



HAL
open science

Interactions hôtes-parasites en écosystèmes forestiers contrastés : le cas des scolytes (Coleoptera : Curculionidae) en région méditerranéenne

Marion Durand-Gillmann

► **To cite this version:**

Marion Durand-Gillmann. Interactions hôtes-parasites en écosystèmes forestiers contrastés : le cas des scolytes (Coleoptera : Curculionidae) en région méditerranéenne. Biodiversité et Ecologie. Aix Marseille Université, 2014. Français. NNT : . tel-02801163

HAL Id: tel-02801163

<https://hal.inrae.fr/tel-02801163>

Submitted on 5 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.



N° attribué par la bibliothèque : -----

AIX-MARSEILLE UNIVERSITÉ

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

UNITÉ ÉCOLOGIE DES FORÊTS MÉDITERRANÉENNES, UR 629, INRA PACA-Avignon

THÈSE présentée par : **Marion DURAND-GILLMANN**

pour obtenir le grade de : **Docteur d'Aix-Marseille Université**
Spécialité : **Écologie**

Interactions plantes-insectes dans deux écosystèmes forestiers méditerranéens contrastés : le cas des scolytes (Coleoptera : Curculionidae : Scolytinae) en région méditerranéenne

Soutenue publiquement le **07 Février 2014** devant la commission d'examen :

THÈSE dirigée par :

M. Bruno FADY

Directeur de recherche, INRA Avignon

Co-encadrée par :

M. Thomas BOIVIN

Chargé de recherche, INRA Avignon

M. Hendrik DAVI

Chargé de recherche, INRA Avignon

RAPPORTEURS :

M. François LIEUTIER

Professeur, Université d'Orléans

M. Massimo FACCOLI

Chargé de recherche, Université de Padoue, Italie

EXAMINATEUR :

M. Louis-Michel NAGELEISEN

Département de la Santé des Forêts, Nancy

EXAMINATEUR INVITÉ :

Mme Marie-Hélène SAUGE

Ingénieur de recherche, INRA Avignon

REMERCIEMENTS

Mes premiers remerciements s'adressent à mes deux directeurs de thèse : Hendrik et Thomas, sans oublier Bruno. Je remercie tout d'abord Hendrik qui m'a fait confiance dès le premier stage effectué sur le gradient altitudinal du Ventoux en 2007 pour étudier la phénologie de diverses espèces d'arbres. Ce premier stage m'a permis de découvrir le monde forestier et les joies du terrain. Puis, tu m'as fait confiance une deuxième fois en 2010 pour mon stage de Master 2 où j'ai découvert l'univers des scolytes et l'entomologie. J'ai beaucoup apprécié tes qualités scientifiques, avec cet esprit « touche à tout » car je t'ai fait découvrir le monde des insectes, et toi en retour tu m'as éclairé et appris beaucoup de choses sur ta discipline : l'écophysiologie. Je n'étais pas partie pour faire une thèse, mais le stage de Master 2 m'a beaucoup plu et j'ai décidé de tenter cette « folle » aventure de 3 ans. Il n'était pas possible de lancer ce projet sans avoir un entomologiste qualifié. Ainsi, je souhaite remercier Thomas (le musicien au grand cœur) pour m'avoir apporté toutes les connaissances scientifiques en entomologie, mais aussi pour m'avoir permis de découvrir le Canada. Merci à vous, pour tous vos conseils et remarques toujours bonnes à prendre. Mais il n'y a pas que vos qualités scientifiques que j'ai appréciée pendant toutes ces années, en effet, je vous remercie aussi tous les deux pour vos qualités humaines indéniables qui m'ont permis de réaliser ma thèse dans les meilleures conditions possibles.

Mais tout ça n'aurait pas été possible sans une équipe technique qualifiée. Merci à Olivier, William, Marion, Nicolas, Florence, Pierre, Henri, Alain, Arnaud, Damien, Roland, pour tous ces moments partagés sur le terrain et au laboratoire. Vous avez su vous adapter chacun à des domaines qui vous étaient inconnus, le monde de l'écophysiologie pour les uns et le monde de l'entomologie pour les autres, permettant d'accumuler un grand nombre de données. Mais au-delà de vos qualités professionnelles, vous êtes aussi une équipe technique exceptionnelle sur le plan humain, et cela a contribué à la réussite de la thèse. Merci à vous pour toutes les discussions non scientifiques au cours des sorties terrain et autres soirées, qui nous ont permis de tisser des liens d'amitiés.

Je souhaite aussi remercier toutes les personnes avec qui j'ai travaillé pendant cette thèse : Roland et Claire Damesin pour leurs lumières en écophysiologie, Sylvie-Annabelle Sabatier et Yves Caraglio pour les mesures d'architecture des arbres, Joël Chadoeuf le statisticien farceur avec qui j'ai passé de bons moments à écrire des scripts sous R et avec qui j'ai découvert comment écrire une fonction. Je remercie également Louis-Michel Nageleisen pour sa disponibilité et l'apport de ses connaissances sur les scolytes, de leur biologie à leur identification. Je remercie également Bernard

Boutte pour m'avoir formé aux notations d'état sanitaire. Je remercie également tous les membres de mon comité de thèse pour leur investissement et leurs remarques pertinentes lors de chaque comité. Un grand merci à Carole Kerdelhué, Joël Chadoeuf, François Lieutier, Nathalie Bréda, Louis-Michel Nageleisen, Frédérique Guibal, Bernard Boutte et Jean-Baptiste Daubree. Je remercie également François Lieutier, Massimo Faccoli, Louis-Michel Nageleisen, Marie-Hélène Sauge d'avoir accepté de relire et corriger mon travail de thèse, et de m'avoir accordé le titre de docteur.

Je remercie également le Département de la Santé des Forêts pour le soutien financier indispensable à la réalisation de cette thèse. Je souhaite remercier aussi tous les correspondants-observateurs du DSF qui se sont rendus disponibles au début de ma thèse pour la recherche d'un site d'étude, et plus particulièrement Christine Merle qui nous a fait découvrir le site de Gémenos. Ainsi, je remercie la ville de Gémenos de nous avoir permis d'installer notre placette et réaliser notre projet de 3 ans dans leur forêt communale.

La thèse est certes une expérience professionnelle de 3 ans mais pas seulement. Elle m'a permis aussi de nouer des liens d'amitiés forts : the « PhD Dream team » ! Un grand merci à mes deux fabuleuses, merveilleuses, fantastiques et rigolotes collègues de bureau : Julie (« cuppy cake » pour les intimes) et Aurore (the US girl) pour tous ces bons moments partagés dans le bureau et en dehors lors des nombreuses soirées, entre les fous rires et les discussions sérieuses, je vous aime les filles ! Mais la « PhD dream team » est aussi formée de MJ (Marie-joe), Cindy (Cindouille) et Guillaume (Gui-geek), merci à vous pour tous ces bons moments partagés au pause-café et lors des soirées qui resteront parmi mes meilleurs souvenirs. Je voulais aussi remercier Marianne (Miss Olive) qui ne fait pas partie des doctorants mais qui est devenue aussi une amie et avec qui j'ai passé de très bons moments. Je remercie aussi Pierre, le petit bébé-apprenti de l'inra qui m'a beaucoup aidé sur le terrain (petit souvenir avec les mesures de potentiel de base à 4h du mat'), je te remercie aussi pour tous les bons moments partagés en dehors du travail. En tout cas, des liens d'amitiés forts se sont noués et j'espère que l'on arrivera à les maintenir pendant de longues années.

Afin de n'oublier personne, je remercie également l'ensemble de l'URFM (et l'UEFM) sans exception pour leur aide, leur disponibilité et l'ambiance d'équipe inoubliable. Merci à vous pour toutes ces années passées à vos côtés !

Je souhaite également remercier toute ma famille pour m'avoir soutenue et aidée durant toutes ces années, et plus particulièrement mon mari qui a toujours été présent à mes côtés et m'a soutenu dans les bons comme dans les mauvais moments. En route pour de nouvelles aventures !!

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. Les interactions plantes-insectes	10
2. L'herbivorie par les insectes	10
3. Typologie des déprédations selon les guildes d'insectes	12
3.1 Les insectes rhizophages	12
3.2 Les insectes xylophages, cambioptages et xylomycétophages	12
3.3 Les insectes phyllophages	13
3.4 Les insectes piqueurs-suceurs de sève	14
3.5 Les insectes floricoles	14
3.6 Les insectes frugivores/séminivores	15
4. Les conséquences de l'herbivorie pour les plantes et les insectes	15
5. Les liens complexes des interactions plantes-insectes avec les facteurs abiotiques de l'environnement : le cas de la sécheresse et des insectes forestiers	16
6. Les dépérissements forestiers : une illustration marquante de ces interactions climat-plantes-insectes	19
7. Les scolytes, agents biotiques majeurs impliqués dans les dépérissements forestiers	20
7.1 Généralités sur les scolytes	20
7.2 Cycle biologique	21
7.2.1 Reproduction	21
7.2.2 Développement larvaire	22
7.2.3 Maturation et dispersion	22
7.3 La colonisation des arbres	23
7.3.1 L'attraction primaire	23
7.3.2 L'attraction secondaire et les phéromones d'agrégation	24
7.4 Les réactions de défenses de l'hôte	25
7.5 Les champignons associés aux scolytes	26

7.6 Le caractère éruptif des populations de scolytes : interactions entre facteurs biotiques et abiotiques	27
8. Les enjeux de l'étude des interactions arbres-scolytes dans les forêts méditerranéennes	29
9. Problématique et objectifs de la thèse	30
10. Structure de la thèse	31

CHAPITRE I – DESCRIPTION DES SYSTÈMES HÔTES-PARASITES ÉTUDIÉS

1. Un système hôte-parasite chez une espèce située dans son aire de répartition	35
1.1 Le pin d'Alep (<i>Pinus halepensis</i> Mill.)	35
1.2 La sensibilité du pin d'Alep aux facteurs abiotiques et biotiques	36
1.3 Les scolytes les plus impactants sur pin d'Alep	38
1.4 Étude d'une population de <i>T. destruens</i> à l'état endémique	42
2. Un système hôte-parasite chez une espèce d'arbre en limite d'aire de répartition	42
2.1 Le sapin pectiné (<i>Abies alba</i> Mill.)	42
2.2 La sensibilité du sapin aux facteurs biotiques et abiotiques	44
2.3 Le dépérissement des sapinières en France	46
2.4 Un cas d'étude pertinent : les sapinières dépérissantes du Mont-Ventoux	47

CHAPITRE II – UNE APPROCHE PLURIDISCIPLINAIRE DES INTERACTIONS HÔTES-SCOLYTES

1. Caractériser le niveau de vulnérabilité de l'hôte aux attaques de scolytes	50
1.1 Estimation du niveau de compétition entre hôtes	51
1.2 Étude de la croissance radiale et de la densité du bois des hôtes	52
1.3 Estimation du stress hydrique et de la vulnérabilité à la cavitation chez les arbres	53
1.4 Étude de la croissance hebdomadaire des hôtes et de la masse surfacique des aiguilles	56
1.5 Quantification des réserves carbonées	58
1.6 Estimer l'état sanitaire du houppier des hôtes	58
2. Stratégies d'exploitation des hôtes par les scolytes	61
2.1 Méthodes de suivi et d'échantillonnage des populations de scolytes	61

2.2 Les niches écologiques	64
2.3 La phénologie	65
2.4 Capacités de reproduction, survie larvaire et compétition	65
2.5 Dispersion des insectes à l'échelle locale (parcelle) : la méthode de Ripley	66
2.6 Cortège de prédateurs et compétiteurs potentiels	69

CHAPITRE III – LES FACTEURS ÉCOLOGIQUES FAVORISANT L'ÉTAT ENDÉMIQUE D'UNE POPULATION DE SCOLYTES

1. Cycle de vie de <i>T. destruens</i> dans le sud-est de la France	73
2. Les facteurs d'endémie de <i>T. destruens</i> à Gémenos	75
2.1 Les facteurs liés à l'hôte	75
2.1.1 Les facteurs prédisposants aux attaques de <i>T. destruens</i>	75
2.1.1.1 Caractères liés à la taille de l'hôte	75
2.1.1.2 Intensité de compétition entre les hôtes	78
2.1.1.3 La croissance radiale passée et la densité du bois	80
2.1.1.4 Potentiel hydrique et vulnérabilité à la cavitation des branches	81
2.1.2 L'impact des attaques sur l'hôte	84
2.1.2.1 L'assimilation du carbone à travers la croissance hebdomadaire, le LMA et les chutes de litière	84
2.1.2.2 Allocation des réserves carbonées pour les mécanismes de défense	89
2.1.3 État sanitaire des hôtes	93
2.1.4 Conclusion	96
2.2 Les facteurs populationnels de <i>T. destruens</i>	98
2.2.1 Niche écologique de <i>T. destruens</i> et compétition intra-spécifique	98
2.2.2 Dynamique spatio-temporelle des attaques de <i>T. destruens</i> à l'échelle de la parcelle	104
2.3 Les facteurs liés à la communauté d'insectes	109
2.3.1 Les compétiteurs potentiels de <i>T. destruens</i>	109

2.3.2 Les insectes prédateurs de <i>T. destruens</i> à Gémenos	112
3. Conclusion	115
CHAPITRE IV – UNE COMMUNAUTÉ DE SCOLYTES À L’ÉTAT ÉPIDÉMIQUE COMME FACTEUR AGGRAVANT DES DÉPÉRISSEMENTS	
1. Problématique et objectifs du chapitre	119
2. Les facteurs prédisposants à l’attaque des scolytes	120
2.1 État sanitaire et intensité de compétition entre les hôtes	120
2.2 Pression parasitaire et communauté associée	121
3. L’effet des scolytes sur la croissance de l’hôte	123
4. Complexité de la prise en compte des facteurs biotiques dans les dépérissements	124
5. Conclusion	126
DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	
1. Concordances et divergences entre deux écosystèmes méditerranéens contrastés	128
2. Une chronologie des interactions hôtes-parasites difficile à expliciter en milieu naturel	130
3. Populations endémiques : enjeux scientifiques et appliqués	131
4. Perspectives de recherche	135
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	137
ANNEXE	157

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. LES INTERACTIONS PLANTES-INSECTES

Les insectes représentent les trois-quarts des espèces animales décrites sur la planète avec environ six millions d'espèces à l'heure actuelle. Les végétaux (environ 300 000 espèces) représentent, quant à eux, le groupe d'organismes avec la plus forte biomasse. Ainsi, les communautés d'insectes et de végétaux jouent un rôle primordial dans le fonctionnement de la biosphère (Stam et al. 2014). Les plantes et les insectes coexistent depuis environ 100 millions d'années et ont développé une importante variété d'interactions bénéfiques et délétères (Stotz et al. 1999). Des interactions à bénéfices réciproques (mutualisme) s'expriment par exemple dans le cadre de la pollinisation entomophile où la fécondation croisée des plantes est favorisée par la recherche de nectar par l'insecte (Potts et al. 2010). C'est également le cas lorsque qu'une plante produit un nectar attractif pour un insecte capable d'éliminer ses compétiteurs, comme cela a été montré avec le Mimosa ou l'Acacia chez les fourmis (Heil & McKey 2003). A contrario, il existe aussi clairement, des interactions de type prédateur-proie entre plantes et insectes : les plantes carnivores capturent des insectes dans des organes spécifiques pour accroître l'apport en azote et en phosphore dans des milieux pauvres en nutriments (Ellison & Gotelli 2001). Mais le plus souvent, les plantes sont attaquées et endommagées par des insectes antagonistes qui en consomment différentes parties (feuilles, racines, fleurs, fruits...) de façon plus ou moins sélective selon les espèces. L'intensité des dommages causés à la plante dépend du type et de la fréquence des attaques ainsi que du stade de développement de la plante au cours duquel elles se produisent (Marquis 1992). L'étude des interactions plantes-insectes représente donc des enjeux scientifiques et sociétaux particulièrement importants puisqu'elles affectent la distribution et l'abondance des plantes, et par conséquent le fonctionnement et la diversité biologique des écosystèmes (Speight et al. 1999).

2. L'HERBIVORIE PAR LES INSECTES

L'herbivorie est la consommation de tissu végétal vivant par un animal. Elle implique une variété d'interactions qui diffèrent dans leurs durées et dans le fait qu'elles induisent ou non la mortalité de la plante. Au sein des communautés végétales, la pression d'herbivorie par les insectes peut être particulièrement forte et avoir des conséquences délétères importantes sur la croissance et la reproduction des plantes, accentuant les conséquences de la compétition et modifiant la composition des communautés (Coley 1983). L'herbivorie des insectes sur les graines et les plantules correspond à une relation proie-prédateur puisque les herbivores tuent et consomment directement un individu de la population-hôte. L'herbivorie des insectes sur d'autres parties d'une plante mature ne conduit généralement pas à sa mort, ou le temps requis pour atteindre la mortalité est plus long que dans le cas d'une graine ou d'une plantule. Qu'il y ait mortalité ou non, cette interaction s'apparente donc

davantage à une interaction hôte-parasite qu'à une interaction proie-prédateur (Linhart 1991). Les insectes herbivores de type parasite peuvent se nourrir soit à l'extérieur (feuilles, tiges, fleurs...) soit à l'intérieur (troncs, galles ...) de leur hôte, et en affecter la biologie, la croissance, le succès reproducteur, la vulnérabilité à d'autres prédateurs, herbivores ou compétiteurs, et *in fine* l'abondance et la distribution.

Les insectes herbivores, spécialistes ou généralistes, représentent 50 % des insectes décrits à l'heure actuelle. Les réponses des plantes-hôtes impliquent des protections mécaniques (épines, poils urticants, feuilles riches en silice...) ou chimiques (phénols, terpènes, alcaloïdes...) qui réduisent l'appétence ou la digestibilité de la partie consommée ou accroissent sa toxicité. Des stratégies d'échappement temporel à l'herbivorie auraient également été sélectionnées via une asynchronie entre la production de tissus et la présence des insectes (Speight et al. 1999). Enfin, les plantes attaquées peuvent attirer indirectement les ennemis naturels de l'insecte herbivore par les substances chimiques émises. La combinaison des défenses directes et indirectes offre à la plante une résistance durable dans l'écosystème (Howe & Jander 2008). La composition et la dynamique des communautés d'insectes herbivores sont donc largement influencées par les traits des végétaux : métabolisme secondaire, biomasse et architecture de la plante, morphologie du feuillage, valeur nutritionnelle de la plante en terme d'eau et de nutriments (Stam et al. 2014). Les insectes utilisent des stratégies alimentaires différentes pour obtenir les nutriments nécessaires à leur développement. Bien que tous les insectes phytophages infligent des dégâts sur les tissus végétaux, la quantité et la qualité des dégâts varient grandement selon les guildes trophiques. Les insectes généralistes (i.e. polyphages) se nourrissent sur plusieurs hôtes appartenant à différentes familles, et sont généralement plus sensibles aux mécanismes de défense de la plante. Les insectes spécialistes (i.e. monophages et oligophages) sont, quant à eux, restreints à une ou quelques plantes de la même famille (Howe & Jander 2008), et utilisent les composés chimiques émis par la plante pour leur propre défense (Stam et al. 2014) ou pour recruter des congénères afin de faciliter l'exploitation de leur hôte (exemple des phéromones d'agrégation des scolytes).

Les insectes herbivores, du fait de leur durée de vie relativement courte, doivent être capables de chercher puis de sélectionner leur ressource trophique ou celle de leur progéniture avec efficacité. Des comportements de recherche mal adaptés à certaines conditions climatiques ou à une présence importante de prédateurs ne permettront pas une sélection efficace de la plante-hôte. La sélection de plantes hôtes par les insectes phytophages est en grande partie déterminée par les insectes adultes qui choisissent le lieu de développement des descendants (Janz & Nylin 1997). Chez de nombreuses espèces, les stades immatures ne changent pas de plantes-hôtes ou de

localisation au sein de la plante-hôte durant leur développement. Par conséquent, la quantité et la qualité de la nourriture disponible pour leur développement mais aussi les conditions écologiques environnantes résultent du choix des parents (généralement la mère) (Awmack & Leather 2002). La décision d'un insecte pour accepter ou rejeter son hôte est déterminée par l'existence de mécanismes de défense directs et/ou indirects développés par la plante (Wallin & Raffa 2004).

Quand ces plantes-hôtes diffèrent dans leur qualité pour le développement des insectes phytophages, la théorie évolutive prédit une relation positive entre le choix du site de ponte par la femelle et la performance des descendants : c'est l'hypothèse de « préférence-performance » (Sauvion et al. 2013). Cette hypothèse est basée sur la capacité des insectes à classer les plantes-hôtes selon des critères de préférence d'un point de vue nutritionnelle et/ou refuge pour les parents et les descendants et pour éviter les phénomènes de compétition intra- et inter-spécifique.

3. TYPOLOGIE DES DÉPRÉDATIONS SELON LES GUILDES D'INSECTES

3.1 LES INSECTES RHIZOPHAGES

Il s'agit d'espèces qui s'alimentent des racines, souvent au stade larvaire. Très peu se développent à l'intérieur de leur hôte (endophytes). La consommation touche le plus souvent une grande variété de plantes avec des espèces très spécialisées. La conséquence pour la plante est une perturbation et un déficit d'alimentation hydrique et minérale qui induisent des retards dans le développement, un avortement des fleurs ou des fruits et la mort dans le cas de plantule ou de dégradation forte du collet. L'altération du système racinaire peut aussi avoir une incidence mécanique qui rend la plante plus sensible au déracinement ou à la verse. Ce type de prédateurs regroupe surtout des larves de Diptères (tipules), Lépidoptères (noctuelles) et Coléoptères Scarabaeoïdés (vers blancs), certains charançons et chrysomèles.

3.2 LES INSECTES XYLOPHAGES, CAMBIOPHAGES ET XYLOMYCÉTOPHAGES

Dans cette guildes, l'insecte est endophyte au moins une partie de sa vie et se développe dans des tiges plus ou moins lignifiées, du brin d'herbe au tronc d'arbre. À partir de l'œuf inséré dans les tissus par la femelle, il creuse une galerie pour s'alimenter de préférence dans les zones irriguées et en croissance ou dans les parenchymes : écorce, interface écorce/aubier (scolytes) ou aubier (buprestes, longicornes) chez les arbres (Dajoz 2007). L'attaque intervient à différents niveaux de vitalité de la plante : certaines espèces se développent sur des plantes saines, mais beaucoup sélectionnent des individus en stress physiologique ou blessés, parfois via une stratégie d'attaque en

masse pour surpasser les défenses constitutives et surtout induites de l'hôte (exemple des scolytes agressifs du genre *Ips* ou *Dendroctonus*). Certaines espèces de scolytes xylomycétophages (exemple de *Xyloterus* sp.) s'attaquent aux arbres morts récemment dont les larves se nourrissent de mycélium de champignons (*Ambrosia*) tapissant les galeries pénétrantes dans l'aubier (Sauvion et al. 2013). Les saproxylophages qui ne se développent que dans du bois mort, ne sont pas des déprédateurs.

Sur des plantes vivantes, le dommage touche le système vasculaire (xylème ou phloème) et le cambium, ce qui engendre des déséquilibres physiologiques variés et une fragilisation des tiges qui peuvent se briser quand les cavités occupent une part importante de leur section (Ciesla 2011; Sauvion et al. 2013). De plus, l'activité des insectes favorise l'entrée et le développement de champignons et de bactéries qui peuvent s'ajouter au dommage mécanique causé par l'insecte. Il existe une grande diversité d'associations symbiotiques entre la plupart des insectes xylophages et des champignons, bactéries ou protozoaires qui contribuent à l'agressivité de l'insecte vis-à-vis de la plante. Les larves de Coléoptères forment le gros du cortège des xylophages avec des groupes essentiellement xylophages et/ou corticoles et des degrés de spécialisation divers : longicornes, scolytes, lucanes, charançons. Des taxa spécialisés de Lépidoptères s'y ajoutent : sésies, pyralidés, etc.

3.3 LES INSECTES PHYLLOPHAGES

Un insecte phyllophage détruit les feuilles qu'il broie depuis l'extérieur. La consommation peut être totale ou partielle, et limitée à une espèce végétale ou s'exercer sur diverses espèces non apparentées (polyphagie). La conséquence directe pour la plante est une réduction de sa capacité photosynthétique entraînant des retards de croissance et de développement si une fraction des feuilles est atteinte, ou la mort si toutes les feuilles sont détruites en cas de consommation du méristème apical chez les petites espèces herbacées et les plantules. Ces insectes sont aussi bien des larves que des adultes : chenilles de Lépidoptères, tenthrèdes, criquets, etc. Par exemple, *Diprion pini* L. est un insecte défoliateur responsable d'importantes défoliations chez le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Il consomme les aiguilles de l'année ou des années précédentes, provoquant un dessèchement de la cime et dans certains cas agit comme un facteur déclenchant le dépérissement, pouvant entraîner la mort de l'hôte parasité (Nageleisen et al. 2010). Deux années de défoliation peuvent entraîner des pertes de croissance allant de 40 à 70 % dépendant du feuillage restant sur l'arbre attaqué la seconde année de défoliation (Langström et al. 2001). De plus, deux années consécutives d'attaques de *D. pini* peuvent rendre l'hôte susceptible aux attaques d'insectes

secondaires tels que les scolytes (*Tomicus piniperda* (L.) et *T. minor* (Hart.)) ou les pissodes (*Pissodes pini* L.) et provoquer la mort de l'arbre attaqué (Annala et al. 1999).

3.4 LES INSECTES PIQUEURS-SUCEURS DE SÈVE

Ces insectes appartiennent à l'ordre des Hémiptères (pucerons, cochenilles, cigales...) dont les larves et les adultes sont dotés d'un appareil buccal très spécialisé. Ils injectent au moment de la piqûre une salive riche en éléments toxiques pour la plante (Sauvion et al. 2013). Une partie de ces insectes s'alimentent essentiellement de la sève élaborée des plantes vasculaires. Chez ces insectes, la dépréciation directe par spoliation de sève élaborée peut affaiblir la plante lors des explosions de populations, auxquelles s'ajoutent des dégâts indirects liés à la toxicité de la salive injectée et à la transmission de maladies, une réduction de la photosynthèse et l'excrétion massive de miellat qui entraîne la prolifération de fumagines et des brûlures (effet loupe et fermentation).

Cette guildes d'insectes est difficile à détecter tant que les dommages ne sont pas visibles. Les pucerons des arbres peuvent par exemple occasionner des dégâts asymptomatiques en réduisant la croissance ou la valeur sélective des arbres jeunes ou matures ; ou des dégâts symptomatiques avec l'apparition de galles par exemple. Le puceron lanigère du peuplier *Phloeomyzus passerinii* (Signoret), est le plus important ravageur des peupleraies en Europe méridionale et au Proche Orient, ses pullulations aboutissant à des mortalités massives dans les peuplements matures (Arzone et al. 1984; Sadeghi et al. 2007). Les dommages directs sur l'hôte sont liés au mode d'alimentation du puceron qui induit des nécroses corticales sur le tronc des peupliers et conduit à des dépérissements en cas d'infestation sévère (Pointeau 2011).

3.5 LES INSECTES FLORICOLES

Ils consomment tout ou partie des pièces florales, dont les organes producteurs des gamètes et des graines (étamines et ovaires) ou leurs produits d'excrétion (nectars) et ne contribuent pas à la reproduction sexuée de ces plantes. Les pollinisateurs qui consomment nectar et pollen ne sont pas des prédateurs. Chez les Coléoptères, les cétoines perforent parfois les pétales et les sépales des fleurs non épanouies pour accéder aux anthères.

3.6 LES INSECTES FRUGIVORES/SÉMINIVORES

Ils consomment tout ou partie des fruits et des graines en croissance ou matures et rendent leur germination impossible. La plupart sont très spécialisées à l'organe et à l'espèce végétale, et de petite taille. Ce sont surtout des larves endophytes qui éclosent d'un œuf pondu dans l'organe hôte ou qui le gagnent depuis l'extérieur rapidement après l'éclosion et une brève recherche. A l'instar des insectes floricoles, cette guildes d'insectes n'affecte pas la santé de leur hôte, mais ses capacités reproductrices en réduisant le nombre de descendants produits à chaque épisode de reproduction, et ce avant la dispersion des graines. De nombreuses espèces de plantes souffrent ainsi de pertes massives dans leurs stocks de graines avant même leur dispersion, ce qui peut impacter significativement la dynamique de leur régénération (Kolb et al. 2007).

4. LES CONSÉQUENCES DE L'HERBIVORIE POUR LES PLANTES ET POUR LES INSECTES

L'insecte exploite la plante à son seul bénéfice et la plante subit une déprédation, un dégât préjudiciable à sa physiologie ou son développement. Le dégât direct est une lésion, la destruction d'un ou plusieurs types d'organes (racine, tige, feuille, fleur, fruit...) ou la spoliation de sève lors de la prise alimentaire ou de la ponte. Un dégât indirect correspond à une aggravation de la déprédation par une réaction physiologique (nécrose, malformation, déformation ou avortement d'organes liés à la toxicité de la salive, formation de galle), le développement de micro-organismes dans ou sur la plante (phytopathogènes, saprophytes ou épiphytes) (Paine et al. 1997; Pointeau 2011), ou l'altération du fonctionnement de certains mécanismes physiologiques (photosynthèse par exemple) (Mattson & Addy 1975).

L'impact global qu'une espèce d'insecte a sur une plante dépend du préjudice qu'un individu peut occasionner par son comportement alimentaire ou de ponte et de celui résultant de l'action conjuguée d'un groupe d'individus (association avec d'autres espèces comme les champignons, les nématodes, etc...). La nature de l'organe consommé et la quantité consommée par individu caractérisent la déprédation et son impact (Marquis 1992). Ainsi, l'effet individuel de défoliation sur un arbre par une chenille est négligeable pour la vie de la plante. À l'inverse, la consommation des graines ou fruits des mêmes arbres par d'autres chenilles (tordeuses) ou des larves de charançons est plus importante, car chaque fruit touché par une seule larve ne pourra donner de graines (Balachowsky et al. 1962; Coutin 1992). L'effet déprédateur sur une plante, ou un groupe de plantes dépend du niveau de population de l'herbivore. Alors que l'effet individuel peut être négligeable, l'effet de groupe peut au contraire être important si l'insecte est capable de pulluler comme c'est le cas pour les pucerons (Goggin 2007) et les chenilles processionnaires (Kanat et al. 2005), ou si un effet de seuil permet de supplanter les défenses naturelles de la plante (réduction des capacités

d'excrétion de résine chez les conifères affaiblis par les attaques massives de scolytes) (Fahse & Heurich 2011).

Enfin, on peut s'attendre à ce que les conséquences démographiques et évolutives de l'herbivorie pour la plante diffèrent selon que l'insecte affecte la survie ou la reproduction ou qu'il ne prélève de la plante qu'une partie de ses tissus (Hulme 1998). Dans la mesure où la prédation sur les graines ou les plantules retire des individus d'une population d'hôtes, on peut envisager qu'elle ait un impact sur sa dynamique et sa diversité génétique par des effets de dérive, ou qu'elle joue un rôle sélectif dans l'évolution de traits particuliers tels que la phénologie de la floraison, les caractéristiques de l'inflorescence, la taille et la longévité des fleurs et la dynamique de production de graines (Janzen 1971; Brody 1997; Fenner et al. 2002; Cariveau et al. 2004; Rose et al. 2005; Strauss & Whittall 2006). En ce qui concerne les arbres, les traces de sélection directement liées aux insectes sont plus difficiles à montrer et peu nombreuses dans la littérature. Malgré des taux de mortalité d'arbres extrêmement élevés observés lors des épidémies du scolyte *Dendroctonus ponderosae* en Amérique du Nord, de nombreux arbres échappent ou survivent à cette pression parasitaire indépendamment de leur vigueur, âge ou taille (Ott et al. 2011). On connaît peu de choses sur l'héritabilité des traits impliqués dans la survie aux attaques de scolytes tels que les composants, la viscosité et le taux de cristallisation de la résine (Baradat et al. 1978; Nebeker et al. 1992), à l'exception de la production de monoterpènes qui semble être fortement sous contrôle génétique (Ott et al. 2011).

5. LES LIENS COMPLEXES DES INTERACTIONS PLANTES-INSECTES AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DE L'ENVIRONNEMENT : LE CAS DE LA SÉCHERESSE ET DES INSECTES FORESTIERS

La sécheresse est souvent considérée comme le principal facteur responsable des pullulations d'insectes phytophages forestiers (Desprez-Loustau et al. 2006; Rouault et al. 2006). Mais elle n'entraîne pas toujours une augmentation de leurs dégâts. En effet, la biologie de l'insecte, le type de substrat consommé et l'intensité du stress hydrique sont des facteurs clés qui expliquent la réponse différentielle des insectes phytophages forestiers à la fois à la modification d'état de leur hôte et au climat (Koricheva et al. 1998; Jactel et al. 2011). Le stress hydrique peut avoir des effets opposés selon son intensité, mesurée par le potentiel de base. Jactel et al. (2011) ont notamment montré que les agents biotiques primaires des organes ligneux causaient moins de dégâts sur les arbres en stress hydrique que ceux vivant sur les organes foliaires quelque soit l'intensité du stress. Au contraire, les dégâts causés par les agents secondaires sur les arbres en stress hydrique augmentent avec l'intensité du stress hydrique. Dans certains cas, les arbres en condition de stress hydrique modéré

sont moins endommagés que les arbres non stressés, tandis qu'au-dessus d'un seuil d'intensité de sécheresse, tous les arbres en stress hydrique sont plus endommagés par ces agents secondaires. Les dégâts dépendent également de la résistance de l'arbre et du comportement des insectes. En effet, la résistance et l'efficacité de ses mécanismes associés (constitutifs comme induits, décrit dans la partie 7.4) augmentent si le stress est modéré et diminuent si le stress est intense (concept de la balance croissance/différentiation) (Jactel et al. 2011). De plus, le niveau du seuil critique de stress qui sépare les deux types d'effets sur la résistance de l'arbre dépend de l'essence végétale et de son comportement face à la sécheresse. Des épisodes de sécheresses répétées peuvent affecter directement la mortalité des arbres (Allen et al. 2010), ou indirectement quand de fortes températures et une résistance réduite des arbres déclenchent des éruptions de populations d'insectes (Netherer & Schopf 2010; Durand-Gillmann et al. 2012). Mattson & Haack (1987) proposent différents mécanismes qui pourraient expliquer l'augmentation des populations d'insectes sur plantes stressées par un déficit hydrique (Fig. 1).

La sécheresse procure effectivement des conditions de températures plus favorables au développement de certains insectes phytophages. En effet, une plante soumise à un stress hydrique ferme ses stomates ce qui provoque un échauffement de sa surface (Jackson et al. 1981). Puisque les insectes n'ont pas de système de thermorégulation, une température de l'air et de la plante-hôte plus élevée peut s'avérer pour certains plus favorables à leur développement.

Par ailleurs, les plantes stressées peuvent être plus attractives ou plus facilement acceptées par les insectes, qui peuvent détecter leurs propriétés thermiques, acoustiques et biochimiques. La qualité spectrale et thermique des plantes change lors d'un stress hydrique pouvant influencer le comportement et le développement de certains insectes. Les propriétés acoustiques des plantes servent comme mode de communication entre individus chez certains insectes phytophages (Visser 1988). Les changements biochimiques du contenu cellulaire des plantes en réponse au déficit hydrique, comme la production d'éthanol des feuilles ou l'augmentation des terpènes (alpha-pinène), peuvent attirer de façon significative de nombreux insectes, notamment phloémophages (Byers 1992). Dans certains cas, les plantes en situation de déficit hydrique posséderaient des teneurs en sucres, acides aminés et sels minéraux plus élevées, qui faciliterait le développement de certains de leurs parasites (Brodbeck et al. 1990).

Les systèmes de détoxification et d'immunocompétence des insectes peuvent être également favorisés en période de sécheresse à travers une accélération du métabolisme secondaire des plantes pour synthétiser des substances secondaires de défense. Les insectes sont capables de mettre en

place un système de détoxification approprié et de renforcer leur système immunitaire vis-à-vis des micro-organismes entomopathogènes (Myers & Cory 2013). Cependant, il faut souligner que les changements induits par les sécheresses dans la qualité nutritive de l'hôte (eau, hydrates de carbone, composés azotés...) ou dans les mécanismes de défense peuvent limiter le développement et les dommages des parasites (Forkner et al. 2004; Rouault et al. 2006; Jactel et al. 2011). Des sécheresses extrêmes peuvent conduire à l'effondrement des populations d'insectes sur de larges échelles spatiales (Yarnes & Boecklen 2005).

On peut citer également le cas intéressant des interactions sécheresses/parasites/risques d'incendies. Les populations éruptives de scolytes d'Amérique du Nord sont suspectées d'accroître la probabilité et l'intensité des feux de forêts car les mortalités d'aiguilles et d'arbres augmentent significativement la quantité de combustible (Parker et al. 2006; Simard et al. 2011). De cette façon, les scolytes peuvent augmenter indirectement les taux de mortalité d'arbres en favorisant l'occurrence de feux de forêts qui toucheront indifféremment les arbres attaqués et non attaqués.

La liste de ces interactions complexes climat-plantes-insectes n'est certainement pas exhaustive, mais elle montre combien que la compréhension de l'interdépendance de ces trois composantes est un enjeu crucial pour analyser et prédire l'impact global du parasitisme des insectes sur la dynamique et l'évolution des plantes, ainsi que pour définir des stratégies de gestion pertinentes, notamment dans le domaine forestier (Lefèvre et al. 2013). Cependant, ces dernières années les tempêtes et les chablis sont le principal moteur de la pullulation des scolytes (Rossi et al. 2009).

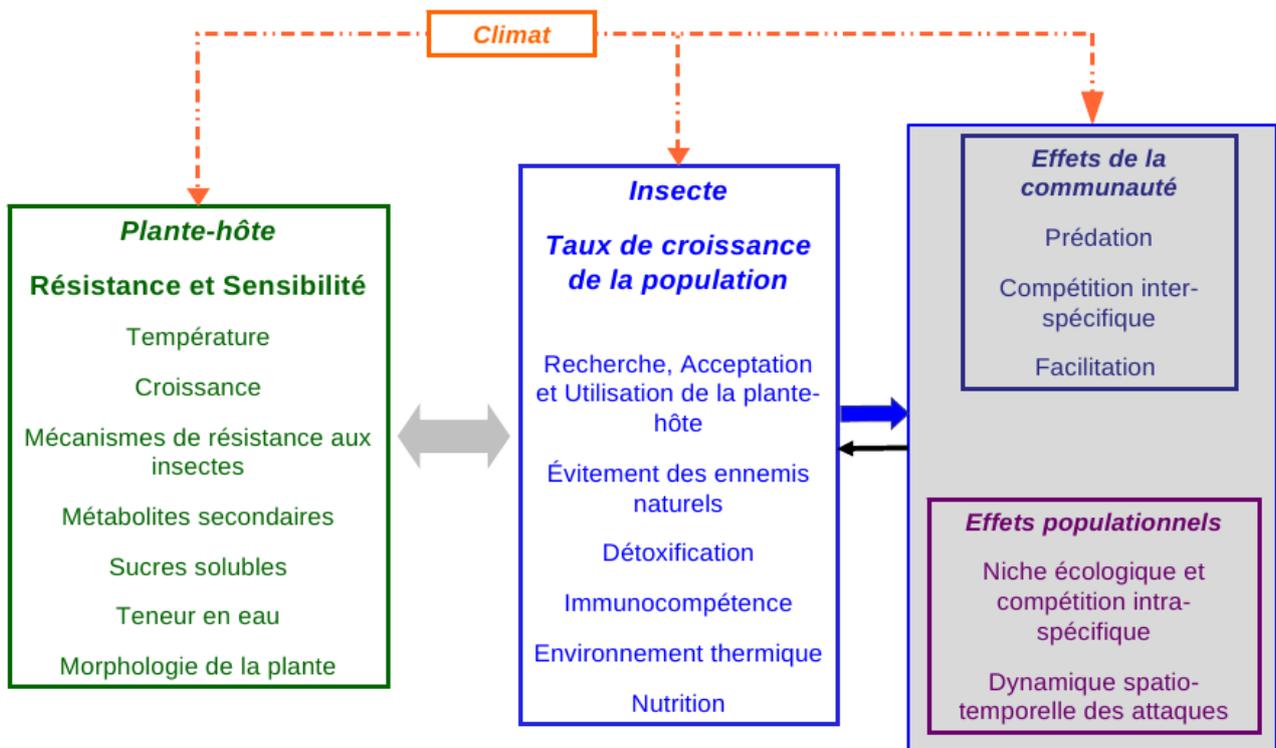


Fig. 1 : Schéma représentatif de l'influence du climat sur la résistance et la sensibilité de la plante-hôte, sur le taux de croissance des populations d'insectes et leurs communautés associées.

6. LES DÉPÉRISSEMENTS FORESTIERS : UNE ILLUSTRATION MARQUANTE DE CES INTERACTIONS CLIMAT-PLANTES-INSECTES

Les changements climatiques actuels sont fortement susceptibles d'influencer les interactions plantes-insectes herbivores. Les écosystèmes forestiers sont particulièrement sensibles à ces changements. Les forêts représentent environ 30.3 % de la surface terrestre et fournissent un habitat pour de nombreux organismes vivants, et des biens et services pour les hommes (production de bois, de résine, de fruits, de champignons, espace récréatif...) (Bronstein et al. 2006). Le dépérissement forestier est donc un modèle d'étude pertinent de ces interactions entre les populations d'arbres et les facteurs biotiques (insectes) et abiotiques (sécheresse). Les dépérissements sont généralement définis comme « **des phénomènes causés par un ensemble de facteurs interagissant et se succédant d'une façon particulière, et qui entraînent une détérioration générale (portant notamment sur l'aspect et la croissance) et graduelle, se terminant souvent par la mort de l'arbre** » (Manion 1981). La notion de dépérissement correspond à une évolution progressive (qui s'étale sur plusieurs saisons de végétation et qui passe par différentes phases) associant à la fois une perte de vigueur et un déclin de la santé de l'arbre ou du peuplement. Ces phénomènes se traduisent par des symptômes visibles (mortalité de tiges, mortalité d'organes pérennes, réduction de la qualité et de la quantité du feuillage, diminution de la

croissance) conduisant notamment à une transparence anormale du houppier en été. Les processus de dépérissement sont des phénomènes complexes qui résultent généralement d'une interaction entre des facteurs abiotiques et biotiques (climat, sol, parasites, pathogènes par exemple). Pour modéliser le dépérissement, Manion (1981) a développé une théorie basée sur trois différents types de facteurs : (1) **les facteurs prédisposants** sont des facteurs contribuant à l'affaiblissement général de l'arbre sur le long terme ; (2) **les facteurs déclenchants** sont des facteurs agissant de façon intense sur une relativement courte période ; et (3) **les facteurs aggravants** sont les facteurs qui accentuent l'affaiblissement de l'arbre et peuvent finalement entraîner sa mort.

Le stress hydrique chronique sur de longues périodes est généralement la cause principale des dépérissements forestiers observés. Le stress hydrique affaiblit l'arbre et finit par le tuer, soit directement par la privation de carbone, car l'arbre en fermant ses stomates lors d'un stress hydrique réduit aussi sa photosynthèse, ou par cavitation de la sève, soit indirectement par les attaques de parasites comme les scolytes qui profitent de la décroissance des défenses d'arbres frappés de privation chronique (McDowell et al. 2013). Ainsi, certaines infestations massives d'insectes forestiers tueurs d'arbres pourraient être attribuées à des facteurs climatiques (Raffa et al. 2008). Indépendamment du mécanisme précis, le dépérissement est souvent un processus non linéaire; il peut se manifester soudainement à l'échelle régionale lorsque les conditions climatiques dépassent les seuils physiologiques de tolérance de l'espèce, ou déclencher des infestations d'insectes parasites (Allen et al. 2010). Le groupe des scolytes (Coleoptera : Curculionidae : Scolytinae) est considéré de longue date comme un acteur majeur des dépérissements forestiers dans le monde entier.

7. LES SCOLYTES, AGENTS BIOTIQUES MAJEURS IMPLIQUÉS DANS LES DÉPÉRISSEMENTS FORESTIERS

7.1 GÉNÉRALITÉS SUR LES SCOLYTES

Les scolytes sont généralement des coléoptères cambiohages, appartenant à la famille des Curculionidés, exclusivement diurnes au stade adulte. Ils peuvent causer des dégâts aux arbres en creusant des galeries sous l'écorce, au niveau du cambium, lieu où les futures cellules du xylème sont élaborées. La sève circulant dans les conduits spécialisés du xylème des arbres (vaisseaux et trachéïdes), le scolyte détruit le phloème et l'élaboration des futures cellules du xylème fonctionnel, entravant alors la circulation de la sève élaborée et la nutrition minérale de l'arbre-hôte, pouvant entraîner la mort de l'arbre. Les scolytes sont des insectes de petite taille (entre 2 et 10 mm) dont plus de 6000 espèces ont été décrites dans le monde. La plupart ont une forme cylindrique et des

denticules sur la déclivité apicale des élytres. Les antennes ont les derniers articles renflés en massue et fusionnés (sauf rares exceptions). Les scolytes sont divisés en trois tribus (Balachowsky 1949). La tribu des *Scolytinae* comprend les insectes trapus (2 à 2.5 fois plus longs que larges) dont les élytres n'englobent pas complètement l'abdomen (Fig. 2a). Le genre *Scolytus* renferme des espèces qui sont toutes liées aux feuillus en Europe. La tribu des *Hylesinae* comprend des insectes dont le bord antérieur des élytres est muni d'une ligne de granules saillantes qui sont distinctes de la rugosité générale des élytres (*Hylurgops*, *Dendroctonus*, *Tomicus*...) (Fig. 2b). Ils vivent majoritairement sur les conifères. La tribu des *Ipinae* est formée d'espèces chez qui le bord antérieur des élytres n'est pas muni d'une rangée de granules (Fig. 2c). La plupart sont liées à des conifères (*Ips*, *Crypturgus*, *Orthotomicus*, *Xyleborus*, *Trypodendron*, *Pityophthorus*). Dans les régions tempérées de l'hémisphère nord, les scolytes des conifères sont plus riches en espèces que ceux des feuillus et cette prédominance s'accroît vers les hautes latitudes.

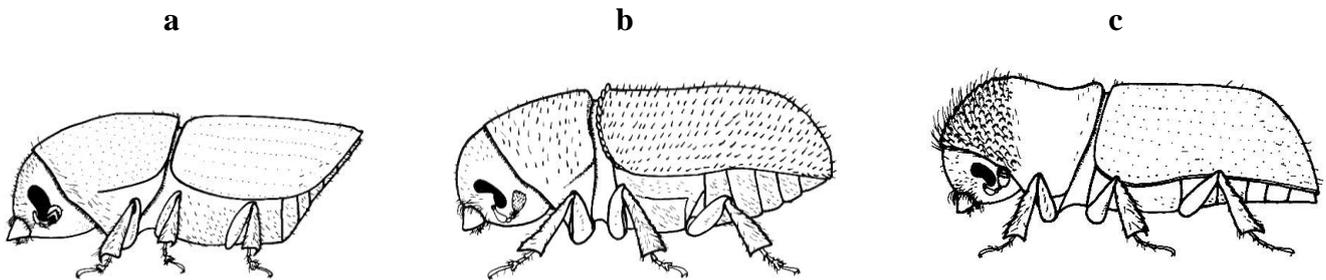


Fig. 2 : Les trois sous-famille de scolytes : a) Sous-famille des *Scolytinae* ; b) Sous-famille des *Hylesinae* ; c) Sous-famille des *Ipinae*.

7.2 CYCLE BIOLOGIQUE

Le cycle de vie d'un scolyte est organisé, à chaque génération, autour d'un cycle de vie basique en 4 phases : reproduction, développement, maturation et dispersion. Chacune de ces phases peut comporter ses propres caractéristiques et générer une large variabilité des cycles de vie entre les différentes espèces de scolytes.

7.2.1 REPRODUCTION

La phase de reproduction (accouplement) commence quand les adultes matures arrivent sur leur hôte. Le choix de l'arbre est décrit dans les parties suivantes, nous nous concentrons donc d'abord sur la biologie des scolytes. La plupart des espèces de scolytes sont agrégatives, c'est-à-dire qu'elles utilisent des phéromones d'agrégation qui entraînent l'arrivée massive d'adultes sur l'hôte en quelques heures, et permettent la rencontre et l'accouplement entre les mâles et les femelles.

Cependant, certaines espèces sont attirées uniquement par les composés volatils émis par leurs hôtes. Chez ces dernières, le mécanisme de choix de l'hôte est peu connu. Indépendamment de l'utilisation des phéromones d'agrégation, chez les espèces polygames, le mâle arrive en premier sur l'arbre et commence à creuser une chambre d'accouplement dans le phloème. Il est rejoint par plusieurs femelles qui vont ensuite creuser de deux à sept galeries maternelles qui peuvent être verticales (*Ips*), horizontales (*Pityokteines*) ou radiales (*Pityogenes*, *Pityophthorus*). Chez les espèces monogames, c'est la femelle qui arrive en premier sur l'hôte et qui initie une galerie maternelle où le mâle la rejoint. La galerie peut être verticale (*Hylastes*, *Dryocoetes*, *Tomicus piniperda* et *Tomicus destruens*), horizontale (*Tomicus minor*, *Xylechinus*) ou élargie (*Dendroctonus micans*). Les mâles et les femelles se reconnaissent en utilisant une combinaison de stimuli sonores (stridulation) et chimiques.

7.2.2 DEVELOPPEMENT LARVAIRE

Après l'accouplement, les femelles déposent les œufs dans des encoches de ponte. Les galeries larvaires se développent perpendiculairement aux galeries maternelles et se terminent par une logette de nymphose. Les larves de scolytes ont le tégument blanc et mou et sont dépourvues de pattes. Il existe en général cinq stades larvaires sauf rares exceptions.

7.2.3 MATURATION ET DISPERSION

Après la phase imaginale, les scolytes ont besoin d'une période de maturation sexuelle avant de pouvoir se reproduire. Elle permet l'achèvement de la sclérotinisation, la constitution de muscles alaires et d'organes génitaux fonctionnels, et le stockage de réserves énergétiques. Elle peut se dérouler sur le lieu de développement, où les immatures consomment les restes de phloème autour des galeries. Quand ils sont matures, les adultes émergent en utilisant le trou d'entrée de la femelle ou perforent l'écorce pour sortir. Ils recherchent immédiatement un hôte pour se reproduire. La maturation et la dispersion sont deux phases séparées et seulement une période de vol est observée au cours du cycle biologique.

Cependant, chez certaines espèces, le repas de maturation ne se déroule pas dans le lieu de développement mais dans les jeunes rameaux du houppier des arbres sains. C'est le cas des espèces du genre *Tomicus* qui creusent une galerie axiale de maturation dans les pousses des arbres sains et se nourrissent de la « moelle », interrompant alors le flux de sève et provoquant le dessèchement rapide de la pousse attaquée. Les scolytes peuvent donc changer de pousses ou d'arbres plusieurs

fois durant la maturation. Ainsi chez ces espèces, le cycle biologique présente deux périodes principales de vol, un vol des individus immatures suite à l'émergence des insectes et un vol d'essaimage avant la reproduction, et quelques vols peuvent avoir lieu entre ces deux vols principaux pour le changement de pousses. L'accouplement peut avoir lieu pendant la phase de maturation et de dispersion (Janin & Lieutier 1988, pour *T. piniperda*).

Le cycle peut être répété une ou plusieurs fois par an (espèces pluri- ou monovoltines), et être interrompu par l'hibernation (Lieutier 2004). La durée du cycle biologique est très variable selon les espèces. Pour les espèces plurivoltines, elle dépend essentiellement des conditions climatiques, notamment de la température. Les contraintes thermiques spécifiques à chacune des espèces de scolytes vont délimiter les frontières potentielles de leur distribution géographique. Cependant, les scolytes ont un développement plus court que les arbres et sont très mobiles car ils doivent souvent rechercher une ressource rare et dispersée dans le paysage, leur procurant d'importantes capacités adaptatives (Raffa & Berryman 1980).

7.3 LA COLONISATION DES ARBRES

Deux théories générales existent sur la recherche d'hôtes favorables. La première théorie est basée sur l'attraction exercée par la plante-hôte, c'est l'attraction primaire. Les scolytes trouvent les hôtes favorables en s'orientant grâce aux composés volatils émis par ces hôtes. La deuxième théorie est basée sur la production de phéromones d'agrégation par les individus pionniers, c'est l'attraction secondaire. Ces deux théories ne sont pas mutuellement exclusives.

7.3.1 L'ATTRACTION PRIMAIRE

L'attraction primaire est une attraction de nature chimique, issus des composés volatils (terpènes) émis par l'hôte. Lors d'une attaque de scolytes, le forage d'une galerie par l'insecte pionnier provoque l'émission de résine et l'émission de composés volatils. Dans d'autres cas, le choix des arbres par les individus pionniers s'effectue au hasard, les capacités de défenses de l'arbre et les stimuli gustatifs par morsure de nutrition déterminent alors l'acceptation ou le rejet de l'hôte (Lieutier & Lévieux 1985). Tous les arbres ne sont pas attractifs pour les scolytes, seuls le sont ceux qui se trouvent en état de déficience physiologique à la suite de blessures, de sécheresses, d'incendies ou ceux qui sont renversés par le vent ou fraîchement coupés. L'attaque d'arbres sains est rare sauf lors des pullulations, où la forte densité d'insectes oblige certains insectes à attaquer les arbres sains puisque tous les arbres déficients sont envahis.

Les conifères possèdent un réseau de canaux résinifères dans lesquels la résine circule sous pression. La résine est un mélange de produits formés essentiellement par des terpènes dont la composition varie d'un arbre à l'autre. Les trois principaux groupes de terpènes sont les monoterpènes qui sont plus volatils et plus abondants, les diterpènes et les sesquiterpènes. En général, les arbres attaqués ont une pression d'exsudation de la résine inférieure à la normale. Cette pression est en rapport avec la teneur en eau de l'arbre et par conséquent avec la pression osmotique des cellules. Les diverses espèces de scolytes répondent à des mélanges attractifs qui sont souvent spécifiques. Les mélanges sont souvent plus attractifs que les substances pures et des produits autres que les terpènes peuvent être responsables de l'attraction primaire (par exemple l'éthanol). Par exemple, *Tomicus piniperda* et ses prédateurs *Thanasimus formicarius* et *Rhizophagus ferrugineus* sont attirés par l'alpha-pinène ; *Hylurgops palliatus* et *Trypodendron lineatum* sont attirés par l'éthanol. Le mélange alpha-pinène et éthanol attire en nombre *H. palliatus*, *R. ferrugineus* mais *T. piniperda* est moins attiré par ce mélange que l'alpha-pinène seul. Cela peut être mis en relation avec la biologie de l'insecte qui colonise de préférence des arbres renversés d'où sortent de grandes quantités de terpènes et peu d'éthanol (Schroeder & Lindelow 1989). L'orientation des scolytes est également déterminée par des stimuli visuels consistant en des réponses à la forme ou à la couleur.

7.3.2 L'ATTRACTION SECONDAIRE ET LES PHEROMONES D'AGREGATION

L'attraction secondaire, *via* l'utilisation des phéromones d'agrégation, est consécutive à l'installation des individus pionniers et elle se traduit par une colonisation massive et rapide qui permet aux insectes de surpasser les défenses de l'arbre. La production de phéromones d'agrégation est une adaptation à l'exploitation de milieux rares et dispersés, constitués par des arbres malades ou dépérissants qui sont isolés, donc difficiles à découvrir par une prospection au hasard. Cependant, chez certaines espèces de scolytes, il n'y a pas de production de phéromones d'agrégation, et les insectes sont uniquement attirés par les composés volatils émis par leur hôte (seul l'attraction primaire est connue). Ces médiateurs chimiques sont généralement issus des substances d'origine végétale (terpènes de l'hôte) modifiées par passage dans le tube digestif des insectes (Lieutier & Lévieux 1985). La phéromone d'agrégation permet de rassembler un grand nombre d'individus de la même espèce pour surmonter les mécanismes de résistance de l'hôte. Le succès de l'attaque dépend à la fois du niveau de population d'insectes et de la capacité de l'arbre à produire des réactions de défense contre les scolytes.

7.4 LES RÉACTIONS DE DÉFENSE ET LES MÉCANISMES DE RÉSISTANCE DE L'HÔTE

Comme tout organisme vivant, les arbres sont capables de se défendre contre les attaques de scolytes en élaborant divers mécanismes de résistance. La réussite ou l'échec des attaques de scolytes est conditionnée à la fois par l'état de santé du végétal et la densité d'attaques qu'il peut supporter. Les chablis qui opposent peu de résistance aux scolytes représentent une source de nourriture importante et facilement accessible pour les insectes, même lorsqu'ils sont à de faibles densités, contrairement aux arbres sains qui ont un fort niveau de résistance et qui ne deviennent exploitables que lorsque les populations de scolytes atteignent des densités très importantes. La quantité de ressources disponible pour les scolytes est donc reliée directement au niveau de résistance de l'arbre, véritable facteur clé de la dynamique des populations de scolytes (Lieutier 2004). La notion de défense est définie chez l'arbre comme la nécessité de bloquer l'attaque de scolytes afin d'assurer sa survie. La résistance constitue l'ensemble des mécanismes actifs (réaction induite) ou passifs (réaction constitutive) qui entravent l'établissement des scolytes dans l'arbre. Il existe un seuil critique de densité d'attaques au-delà duquel l'arbre ne peut plus opposer de résistance aux insectes. Le niveau de résistance d'un arbre peut être estimé par la valeur de ce seuil, qui varie selon les espèces d'arbres et qui est plus élevée pour un sujet en bonne santé que pour un sujet déficient (Waring & Pitman 1980, Mulock & Christiansen 1986 ; Lieutier et al. 1988).

Chez les conifères, la base de la stratégie de défense/résistance implique de multiples structures anatomiques et des substances chimiques qui se chevauchent dans le temps et dans l'espace. Deux types de stratégies de résistance sont observés :

- les mécanismes de résistance constitutifs, présentent dans l'arbre sans stimulus
- les mécanismes de résistance induits, générées après la perception du stimulus (corps étranger)

Les systèmes de résistance constitutive sont les premières défenses rencontrées par le scolyte et sont actives avant l'arrivée de l'insecte. Elles sont essentiellement anatomiques et structurelles. L'épaisseur de l'écorce est la première barrière rencontrée par l'insecte et est souvent responsable de l'échec de l'attaque. Le faible taux d'humidité du phloème peut également empêcher l'oviposition et le développement des larves (Storer & Speight 1996). De même que, la formation des cristaux d'oxalate de calcium dans le phloème des pins contribue à limiter les attaques de scolytes (Franceschi et al. 2005). Le système résinifère est également important dans le succès de l'attaque. Ce système est formé selon les espèces de deux structures anatomiques contenant des métabolites secondaires : les canaux résinifères et les poches de résine qui stockent des composés terpéniques,

puis les cellules parenchymateuses du phloème (PP cells) qui stockent des quantités variables de corps phénoliques qui agissent comme des composés antifongiques et non appétents (Beckman 2000). Le système de canaux résinifères est très développé chez les espèces du genre *Pinus* qui ne possèdent pas de poches de résine contrairement aux espèces du genre *Abies* qui ont des canaux résinifères peu développés mais qui possèdent ces poches de résine (Lieutier et al. 2004). Le système de canaux résinifères est un réseau de canaux verticaux et radiaux interconnectés autour desquels se trouvent les cellules synthétisant la résine. Le flux de résine est déterminé par le nombre de canaux résinifères verticaux (plus nombreux). Ainsi, ce système de défense est moins efficace chez les espèces qui creusent des galeries verticales car les canaux résinifères verticaux sont coupés uniquement au début de l'attaque. Les « PP cells » sont aussi un site majeur de stockage de l'amidon et/ou des lipides (Franceschi et al. 2005).

Les systèmes de résistance induits par l'attaque sont caractérisés dans un premier temps par l'émission de résine par les cellules entourant les canaux résinifères (Ruel et al. 1998). Puis, une réaction hypersensible se produit dans la zone où a eu lieu l'attaque. Elle est caractérisée par une zone imprégnée de résine associée à des zones nécrotiques dans le phloème et l'aubier, en avant de la zone attaquée par les scolytes et leurs éventuels champignons associés. Cette zone est considérablement appauvrie en sucres et riche en composés terpéniques et phénoliques, qui envahissent les espaces intercellulaires, les cellules du phloème et les trachéides, entraînant la mort des tissus affectés (Christiansen & Ericsson 1986 ; Brignolas et al. 1995). Les cellules impliquées dans la synthèse des terpènes sont les cellules parenchymateuses du phloème (PP cells). Ces PP cells sont aussi responsables de la synthèse de phénols impliqués dans la réaction hypersensible (Brignolas et al. 1995). Lorsque l'attaque est contrôlée par cette réaction hypersensible, la formation d'un périderme est observée, isolant alors la zone de réaction et les agresseurs biotiques du reste de l'arbre (Mullick 1977). La mesure de cette zone de réaction est souvent utilisée pour estimer la capacité de défense d'un arbre (Wallin & Raffa 2001). En effet, la réaction d'hypersensibilité est très coûteuse pour l'arbre sur le plan énergétique. La concentration en sucres et en amidon diminue autour de cette zone de réaction, indiquant que ces réserves sont utilisées par l'arbre en réponse aux attaques (Christiansen & Ericsson 1986). Ces systèmes de résistance ont un rôle crucial dans la réussite de l'attaque (stratégie d'épuisement de l'arbre par les scolytes).

7.5 LES CHAMPIGNONS ASSOCIÉS AUX SCOLYTES

Le succès des attaques de scolytes est souvent lié à des associations avec des champignons responsables du bleuissement du bois du genre *Ophiostoma*, *Ceratocystis* et *Leptographium*, et

véhiculés sous forme de spores au niveau de leur cuticule. La pathogénicité fongique est la capacité d'un champignon à tuer un arbre, et le niveau de pathogénicité correspond à la virulence fongique. Chez les espèces de scolytes associées à des champignons, la pathogénicité fongique est mesurée par le seuil critique de densité d'inoculation, correspondant à la densité d'inoculations artificielles au-dessus de laquelle l'arbre meurt (Christiansen et al. 1987 ; Lieutier 2004 ; Lieutier et al. 2009). Le développement de la zone de réaction résulte à la fois de la réponse de l'hôte et de la croissance du champignon (Wallin & Raffa 2001). Plus le seuil critique est faible plus la pathogénicité est forte. Il est important de noter que la relation entre les scolytes et les champignons phytopathogènes ont à la fois des effets positifs et négatifs pour chaque partenaire (Barbosa et al. 1991). Les champignons et les coléoptères peuvent partager des bénéfices mutuels dans le dépassement des défenses de l'hôte quand ils colonisent des arbres sains, mais ils peuvent aussi entrer en compétition pour la même ressource (nutriments du phloème).

7.6 LE CARACTÈRE ÉRUPTIF DES POPULATIONS DE SCOLYTES : INTERACTIONS ENTRE FACTEURS BIOTIQUES ET ABIOTIQUES

De nombreux insectes forestiers sont peu étudiés car ils sont généralement présents à de faibles niveaux populationnels. Cependant, certaines espèces comme les scolytes présentent des fluctuations de populations qui peuvent alterner des périodes de fortes (épidémie) et de faibles (endémie) densités. Les scolytes survivent à l'état endémique en exploitant les rares patches d'hôtes affaiblis dans le paysage (arbres affaiblis, chablis, produits d'exploitation...) (Wallin & Raffa 2004). Le passage de l'endémie à l'épidémie est une question clef car l'épidémie va impacter durablement l'écosystème forestier en causant des mortalités massives d'arbres. Les mécanismes qui favorisent le développement des épidémies sont souvent complexes et impliquent des interactions entre facteurs abiotiques et biotiques. La combinaison de différents paramètres impliquant le climat, l'état de santé de l'hôte, la présence de chablis, la dynamique propre de la population de scolytes et la communauté d'insectes associée à cette population de scolytes sont nécessaires pour que les populations de scolytes atteignent le seuil épidémique de densité de population (Kausrud et al. 2012; Raffa et al. 2008) et surmontent ainsi les mécanismes de résistance des arbres, facteur essentiel de régulation des populations de scolytes. L'épidémie peut alors être définie comme la possibilité de réussir des attaques sur des arbres sains.

L'état de santé de l'hôte est un élément déterminant du niveau de disponibilité en ressources qui dépend de l'abondance d'arbres affaiblis ou morts récemment dans l'environnement. Cette quantité de ressources conditionne la densité de population de scolytes, elle-même influencée par la

dynamique propre à la population de scolytes (voltinisme, la reproduction ou les stratégies d'exploitation et de recherche des hôtes) et la communauté d'insectes (abondance et diversité des prédateurs, compétiteurs et pathogènes de scolytes). Ces facteurs révèlent les compromis que doit faire l'insecte entre la densité locale, la compétition intra- et inter-spécifique, la facilitation par d'autres espèces, la recherche du partenaire, le risque lié à la dispersion et la probabilité de trouver un hôte favorable pour sa progéniture (Smith et al. 2011; Kausrud et al. 2012).

Un effet Allee peut être observé, c'est-à-dire une diminution du taux de croissance de la population pour les faibles densités populations, si l'insecte a des difficultés à trouver un partenaire, entraînant une diminution de ses défenses contre les prédateurs et de son efficacité à rechercher des ressources (Kuussaari et al. 1998).

Tous ces facteurs biotiques sont en étroite interaction avec les facteurs abiotiques tels que le climat, le sol, les éléments du paysage (pente, altitude) et les perturbations (incendies, tempêtes), ainsi que les conséquences d'actions anthropiques (gestion). Ils ont un effet déterminant sur la quantité et la qualité des ressources et des sites de reproduction pour les scolytes (e.g. arbres affaiblis, arbres morts ou rémanents) car ils peuvent directement affecter la qualité de l'hôte en diminuant leur résistance, favorisant ainsi la population d'insectes (Berryman et al. 1986; Kausrud et al. 2012).

Mais les mécanismes mis en jeu sont souvent complexes et impliquent des interactions entre facteurs densité-dépendant et densité-indépendant. La densité-dépendance introduit des feedbacks négatifs ou positifs. Par exemple, de fortes densités de scolytes conduisent à une perte de la disponibilité en ressources, ce qui accroît la probabilité de mortalité pour une génération donnée ou poussent les insectes à chercher d'autres patches de ressources. Cependant, des feedbacks positifs sont aussi possibles. Une forte densité de populations peut par exemple accroître le succès reproducteur d'un individu car la forte densité permet de surmonter les mécanismes de résistance de l'hôte (par exemple, les scolytes primaires ayant des phéromones d'agrégation).

Enfin, si les phases épidémiques sont généralement bien documentées du fait de leurs impacts écologiques, économiques et des forts niveaux d'abondance facilitant l'expérimentation (Aukema et al. 2008; Axelson et al. 2009; Büntgen et al. 2009; Fahse & Heurich 2011; Colombari et al. 2012; Esper et al. 2007), les mécanismes et les processus impliqués dans le maintien des phases endémiques restent peu explorés, sauf pour certaines espèces comme *Ips typographus* (Vité 1989 ; Solheim 1993 ; Wermelinger 2004).

8. LES ENJEUX DE L'ÉTUDE DES INTERACTIONS ARBRES-SCOLYTES DANS LES FORÊTS MÉDITERRANÉENNES

L'étude des interactions entre les arbres et les scolytes présente divers enjeux écologiques, économiques, sociétaux et scientifiques. D'un point de vue économique et sociétal, les scolytes entraînent des changements profonds dans le paysage. Par exemple, *Dendroctonus ponderosae* est responsable de mortalités massives d'arbres, affectant plus de 10.1 millions d'hectares de *Pinus contorta* Dougl. en Colombie-Britannique et entraînant la mortalité d'environ 40 % du volume total de bois marchand (Axelson et al. 2009). De plus, certains d'entre eux transmettent un champignon, agent de bleuissement du bois, qui déprécie fortement la valeur du bois pour les usages où l'aspect esthétique est important et les pertes économiques sont conséquentes (Nageleisen et al. 2010). Les impacts sur l'environnement ne se limitent pas à la perte d'une couverture forestière mature. Les forêts attaquées par les scolytes peuvent devenir une source de carbone au lieu d'un puits (Kurz et al. 2008) et la productivité des peuplements peut être menacée (Romme et al. 1986).

Cependant, les scolytes sont généralement considérés uniquement comme des ravageurs forestiers, or ils forment aussi, avec leur faune associée, une partie non négligeable de la biodiversité des insectes dans l'écosystème forestier. Certaines espèces, comme *Ips typographus*, jouent un rôle clé en causant des perturbations du milieu qui permettent à la forêt de se régénérer et d'évoluer (Müller et al. 2008). De plus, les arbres morts augmentent la biodiversité dans les écosystèmes forestiers (Kaila et al. 1997).

D'un point de vue scientifique, il devient alors intéressant de comprendre les processus impliqués dans ces dynamiques d'interactions entre les arbres et les scolytes dans une situation épidémique et dans une situation endémique. Cette compréhension repose sur une analyse conjointe des deux partenaires de l'interaction : l'arbre et l'insecte, mêlant les disciplines liées à l'entomologie et à l'écophysiologie des arbres.

Une telle approche pluridisciplinaire a été développée dans cette thèse, à travers l'étude conjointe des caractéristiques écophysiologiques et dendrométriques des arbres couplés à la biologie et à la dynamique d'attaque des scolytes dans deux écosystèmes forestiers méditerranéens contrastés. En zone méditerranéenne, les changements climatiques prévus vont fortement impacter les aires de répartition de nombreuses essences forestières, et des communautés animales et végétales qui leur sont associées. Il est également attendu un accroissement des dépérissements et

une hausse du taux de mortalité chez certaines espèces d'arbres (Van Mantgem et al. 2009). Ces dépérissements sont généralement déclenchés par des sécheresses répétées, mais les peuplements ont des capacités de résilience, qui leur permettent dans certains cas d'éviter la mort et de profiter du retour de conditions favorables. Un facteur déterminant ces possibilités de résilience est la présence ou non de facteurs aggravants biotiques. Parmi ces facteurs aggravants biotiques, les scolytes font partie des parasites les plus impactant pour les arbres forestiers méditerranéens car leur activité aboutit généralement à la mort du sujet colonisé, comme chez les scolytes du genre *Tomicus*. Dans des écosystèmes sensibles tels que les forêts méditerranéennes, l'étude du cycle de vie et de la dynamique des populations de scolytes en situation d'endémie est un préalable indispensable à la gestion forestière afin de mieux contrôler les phénomènes d'épidémies et éviter les mortalités massives d'arbres.

En effet, les forêts méditerranéennes sont des écosystèmes sensibles qui sont confrontés à la fois aux facteurs abiotiques (sécheresses successives) et aux facteurs biotiques (attaques de scolytes), mais qui présentent des réponses contrastées à ces pressions. Le climat méditerranéen est caractérisé par des étés chauds et secs impliquant une répartition des espèces forestières selon la durée et l'intensité de cette sécheresse estivale. Selon (Ducrey 1988), il existe deux groupes d'espèces : (1) les espèces qui évitent la sécheresse en bloquant leurs activités physiologiques (transpiration) dès le début de la sécheresse entraînant une période réduite d'activité photosynthétique, compensée par une meilleure efficacité d'assimilation ; (2) les espèces qui tolèrent la sécheresse en maintenant leurs activités physiologiques (transpiration et photosynthèse) mais qui risquent une déshydratation importante pouvant altérer, à terme, l'efficacité photosynthétique, et entraîner sa mort. Ainsi, face à ces deux comportements, nous pouvons attendre une réponse contrastée des populations et/ou des communautés de scolytes inféodées à ces espèces d'arbres.

9. PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS DE LA THÈSE

Mon travail vise à étudier une communauté et une population de scolytes dans deux écosystèmes forestiers méditerranéens contrastés. La pinède de pin d'Alep, située en limite nord de son aire de répartition en France, est un milieu très contraignant au développement de l'insecte car les hôtes sont peu disponibles et présentent un bon état sanitaire. Ce milieu est alors propice à l'étude de l'interaction hôte-parasite en condition endémique. À l'inverse, la sapinière dépérissante du Mont-Ventoux, située en limite sud de son aire de répartition en France, est un milieu peu contraignant au développement de l'insecte, du fait de la grande disponibilité en ressources. En effet, au cours des

dix dernières années, une dynamique de dépérissement et de mortalité est en cours au Mont-Ventoux causée principalement par les sécheresses successives des années 2000. En moyenne, Cailleret et al. (2013) ont noté que le taux de mortalité était d'environ 20 %, mais qu'il pouvait atteindre 54 % dans certaines localités. Ce milieu est donc une zone d'étude intéressante pour l'interaction hôte-parasite en condition épidémique. Dans un premier temps, nous avons cherché à caractériser la vulnérabilité de l'hôte aux attaques de scolytes et en retour les effets de ces attaques sur les facteurs de vulnérabilité et leurs éventuels implications dans la résistance aux attaques afin de répondre à notre première question : **Comment l'étude de certaines caractéristiques dendrométriques et écophysiologicals prédisposant aux attaques de scolytes, et en retour leurs effets sur ces caractéristiques, permettent une analyse de la nature et des conséquences de ces interactions biotiques en environnement stressant ?**

Dans un deuxième temps, nous avons travaillé à l'échelle de la population et de la communauté de scolytes afin de comprendre, à travers les stratégies d'exploitation des hôtes, les mécanismes comportementaux impliqués dans le maintien d'une population à l'état endémique et/ou épidémique (partage de la ressource, dispersion, prédation...) afin de répondre à la question suivante : **Comment une espèce ou un groupe d'espèces arrive à se maintenir en condition endémique/épidémique dans un environnement où la ressource est faible/forte ?**

Mon projet de thèse présente un intérêt fondamental et appliqué. Il s'insère dans une démarche scientifique générale visant d'une part à décrire les interactions au sein de deux modèles arbre-scolyte originaux, et d'autre part à comprendre comment les facteurs environnementaux abiotiques et biotiques interagissent pour réguler les populations de scolytes. Il souligne aussi comment la compréhension de certains processus populationnels restent utiles aux gestionnaires forestiers pour développer des méthodes de prévision des risques et de gestion préventive des populations de scolytes.

10. STRUCTURE DE LA THESE

Les travaux présentés dans cette thèse ont permis la réalisation d'un article paru dans *Annals of Forest Science* en 2012 (Annexe1), un chapitre d'ouvrage intitulé « Le pin d'Alep en France, Chapitre 4 : Surveillance phytosanitaire : dix problèmes à connaître » aux éditions Quae en collaboration avec Bernard Boutte (DSF, Avignon), et un article en préparation.

Le chapitre I est consacré à la description des systèmes hôtes-parasites étudiés visant à décrire les caractéristiques de chaque espèce d'arbre, leur sensibilité aux facteurs biotiques et abiotiques, et les caractéristiques du site d'étude. La première partie s'intéresse au pin d'Alep et à

une population de scolytes (*T. destruens*) dans un contexte d'endémie avec peu de ressources disponibles. La seconde partie correspond au cas du sapin pectiné et à la communauté de scolytes qui lui est associée dans un contexte d'épidémie (dépérissement).

Le chapitre II décrit notre approche méthodologique basée sur la pluridisciplinarité de l'étude des interactions hôtes-parasites. Une première partie caractérise la vulnérabilité de l'hôte aux attaques de scolytes en se basant sur plusieurs caractéristiques écophysiologiques et dendrométriques (état sanitaire, croissance, compétition et stress hydrique). Une deuxième partie est consacrée à l'étude des stratégies d'exploitation des hôtes par les scolytes en décrivant les méthodes d'échantillonnage utilisées pour définir les niches écologiques, la phénologie, les capacités de reproduction, de survie larvaire et la compétition, la dispersion à l'échelle locale et la présence de prédateurs et de compétiteurs potentiels.

Le chapitre III aborde les facteurs biotiques qui favorisent le maintien d'une population de scolytes à l'état endémique. La première partie apporte des précisions sur le cycle de vie de *T. destruens* en France, notamment sur l'existence d'un second vol au mois de février, le nombre de générations sœurs et la fécondité en conditions naturelles, afin de les comparer aux données existantes dans d'autres localités en Europe. La deuxième partie du chapitre est divisée en trois sous-parties caractérisant les trois effets principaux qui peuvent agir sur le maintien d'une population à l'état endémique : **les effets de l'hôte** à travers l'étude de la vulnérabilité de l'hôte aux attaques de *T. destruens* (sa sensibilité et sa résistance) ; **les effets populationnels intrinsèques à *T. destruens*** à travers l'étude de la compétition intra-spécifique et des stratégies d'exploitation des hôtes, et enfin **les effets de la communauté d'insectes** à travers l'étude de la compétition inter-spécifique et de la prédation.

Le chapitre IV s'intéresse aux facteurs individuels de vulnérabilité des sapins aux attaques de scolytes dans un contexte d'épidémie. La première partie décrit les facteurs prédisposants aux attaques de scolytes du point de vue de l'état sanitaire de l'hôte, de la compétition subie par l'hôte et de sa croissance, en comparant des arbres attaqués et non attaqués par les scolytes. La deuxième partie du chapitre est consacrée à l'étude de l'effet des scolytes sur la croissance des arbres en comparant des arbres attaqués et non attaqués par les scolytes. Enfin, ce chapitre se termine par une discussion sur la complexité de prendre en compte les facteurs biotiques dans les dépérissements. Ce chapitre a fait l'objet d'une publication paru en 2012 dans *Annals of Forest Science*.

Enfin, un chapitre de conclusion présente, dans un premier temps, une synthèse des résultats obtenus en montrant les concordances et les divergences observées entre les deux écosystèmes forestiers étudiés. Puis les limites de cette étude sont abordées en se focalisant sur les difficultés et les enjeux d'étudier finement les notions de prédisposition et de réponse à l'attaque. Puis, nous montrons l'intérêt et les enjeux scientifiques et appliqués de l'étude des populations à l'état endémique. Une dernière partie est consacrée aux perspectives ouvertes par ce travail de thèse, en suggérant des pistes de recherches futures ainsi que leurs enjeux.

CHAPITRE I

-

DESCRIPTION DES SYSTÈMES

HOTES-PARASITES ÉTUDIÉS

1. UN SYSTÈME HÔTE-PARASITE CHEZ UNE ESPÈCE SITUÉE DANS SON AIRE DE RÉPARTITION

1.1 LE PIN D'ALEP (*PINUS HALEPENSIS* MILL.)

En région méditerranéenne, certaines espèces d'arbres situées dans leur aire de répartition, semblent moins sensibles aux stress abiotiques, mais restent la cible d'attaques récurrentes par les scolytes. C'est le cas du pin d'Alep, un arbre « circumméditerranéen », caractéristique de l'étage méditerranéen inférieur (Parde 1957), pouvant aller de 0 à 800 m en France méridionale et jusqu'à 2800 m dans le Haut-Atlas marocain (Fernandez C. 2013). *P. halepensis* recouvre 3.5 millions d'hectares et présente une répartition géographique principalement centrée en Méditerranée occidentale (Algérie, Tunisie, Espagne, Italie) (Fig. 3). Côté oriental, le pin d'Alep se situe majoritairement en Israël et dans quelques boisements en Turquie, en Syrie, et sur le littoral libanais (Quézel & Médail 2003). En France, le pin d'Alep occupe 231 000 hectares (IFN 2010), il est majoritairement présent dans 3 départements de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur : il représente 70.4 % de la surface terrière (ou volume) forestière dans les Bouches-du-Rhône, 31.3 % dans le Var et 27.9 % dans le Vaucluse (IFN 2010). *P. halepensis* est présent essentiellement sur des calcaires marneux et des marnes, notamment en Provence. Bien qu'il soit tolérant au calcaire, sa productivité la plus importante est observée sur des sites pauvres en calcaire. Ses exigences en terme de température et de précipitations sont larges. Il se développe dans des gammes de température moyenne annuelle allant de 11 à 19°C, mais il est capable de supporter des froids hivernaux exceptionnels de courte durée de -15 à -18°C. En terme de précipitation, il se développe dans des zones où les précipitations annuelles sont comprises entre 200 et 1500 mm.

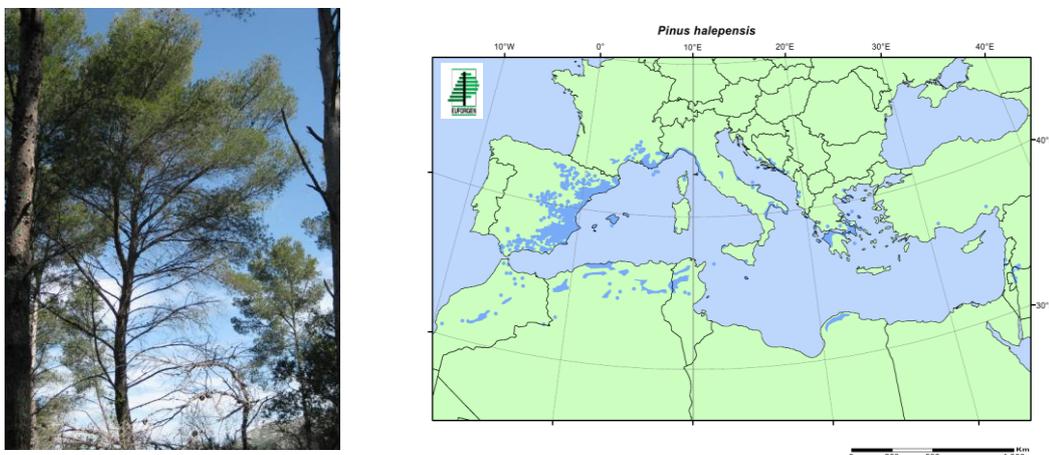


Fig. 3: Carte de répartition du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) dans le bassin méditerranéen

Le pin d'Alep est une espèce bien adaptée à la sécheresse. Il est capable de pousser et de survivre dans des conditions particulièrement variées de sol et de climat. Il sera, plus que d'autres espèces,

capable de s'adapter au changement climatique. Dans les milieux arides et sur les mauvais sols, la densité des racines augmente et leur profondeur peut dépasser 10m. Cette structuration variable du système racinaire permet une utilisation très souple de l'eau du sol. Ainsi, lors des périodes de fortes sécheresses, la croissance devient tributaire des précipitations des trois à cinq années précédentes, grâce à l'eau prélevée dans les couches profondes du sol (Vennetier & Huc 2013). Lorsque les conditions sont favorables, l'eau est prélevée dans les horizons superficiels. Toutefois, la baisse des précipitations peut entraîner un épuisement des réservoirs d'eau profonds et créer des conditions incompatibles avec sa survie. Le pin d'Alep est opportuniste et adopte une stratégie d'évitement de la sécheresse. Il ferme ses stomates dès le début d'un stress hydrique (environ -1.5 MPa), limitant ainsi les pertes en eau par la transpiration. La fermeture stomatique complète se produit quand la tension dans la sève brute chute à -2.8 MPa (mégapascal, mesure de la dépression dans les vaisseaux conducteurs de sève). Ce processus réduit l'assimilation de carbone, nécessaire à la croissance de l'arbre et à la constitution de réserves énergétiques. Dès que l'eau redevient disponible, la réouverture des stomates est immédiate, permettant ainsi au pin d'Alep de reconstituer une partie de ses réserves, voir même une reprise de croissance en hauteur et en diamètre (polycyclisme) (Vennetier & Huc 2013). Le pin d'Alep dépend dans une certaine mesure du feu pour disséminer car il produit des cônes sérotineux qui ne s'ouvrent et ne libèrent leurs graines qu'après le passage de l'incendie (Ganteaume A. 2013).

1.2 LA SENSIBILITÉ DU PIN D'ALEP AUX FACTEURS ABIOTIQUES ET BIOTIQUES

Le pin d'Alep est sujet à divers problèmes sanitaires d'origine abiotiques (lors d'événements climatiques particuliers : gel, chutes de neige...) ou biotiques (pathogènes, insectes...). En région méditerranéenne, les dépérissements sont moins marqués que chez d'autres espèces comme le sapin pectiné. De 1989 à 2013, les correspondants observateurs du DSF ont effectué 676 signalements de problèmes phytosanitaires sur le pin d'Alep en zone méditerranéenne française (soit moins de 1 % des signalements au niveau national, toutes essences confondues). L'analyse de la base de données du DSF permet l'observation de deux périodes majeures de dommages sanitaires sur le pin d'Alep, identiques à celle du sapin : au début des années 1990 et à partir de 2008 (Fig. 4). Ces observations correspondent à 75 problèmes phytosanitaires différents dont 60 ont été signalés moins de 10 fois en vingt ans.

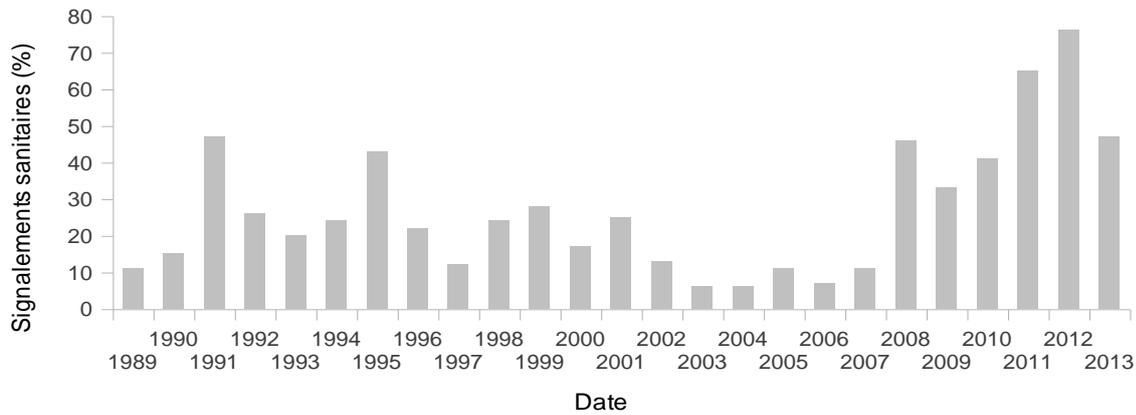


Fig. 4: évolution du taux de signalements sanitaires par année sur le pin d'Alep en France entre 1989 et 2013

Selon les notateurs du DSF, la dégradation de l'état sanitaire du pin d'Alep est majoritairement due à des causes entomologiques (43 % des signalements) et des causes fongiques (35%) (Fig. 5). Entre 1989 et 2013, les principaux problèmes sanitaires sont causés par la maladie chancreuse à *Crumenulopsis soraria* (23 % des signalements) et les scolytes du genre *Tomicus* (16 % des signalements) : *T. destruens* et *T. piniperda*. D'autres espèces de scolytes ont également été signalées : *Orthotomicus erosus* Woll. (9%), *Crypturgus mediterraneus* Eichhoff, 1871 (2%), *Hylastes linearis* Erichson 1836 (1%), *Hylurgus ligniperda* (Fabricius, 1787) (1%), *Ips acuminatus* (Gyll.) (1%), *Ips sexdentatus* Börner, 1767 (1%), *Pityogenes bidentatus* (Herbst) (1%), *Pityogenes calcaratus* Eichhoff (1%).

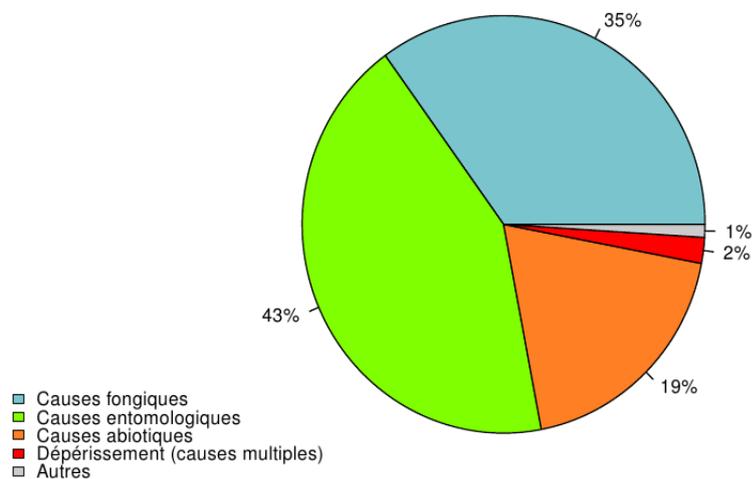


Fig. 5: Proportions respectives des différentes causes de dommages phytosanitaires signalés sur le pin d'Alep entre 1989 et 2013. Les dommages peuvent être d'origine fongiques, entomologiques, abiotiques, parasitaires ou liés à des causes multiples.

1.3 LES SCOLYTES LES PLUS IMPACTANTS SUR PIN D'ALEP, *T. PINIPERDA* ET *T. DESTRUENS*

Le genre *Tomicus* (Latreille 1802), plus communément appelé Hylésine, comporte huit espèces à travers le monde. Cinq existent uniquement en Chine : *T. brevipilosus* (Eggers 1929), *T. pilifer* (Spessivtsev 1919), *T. puellus* (Reitter 1894), *T. yunnanensis* (Kirkendall et al. 2008) et *T. armandii* (Li et al. 2010). Deux autres espèces, *T. piniperda* et *T. minor* (Hartig 1834) ont une répartition paléarctique, tandis que *T. destruens* est située au niveau du bassin méditerranéen. Sur la base de données du DSF, les données sur *T. piniperda* concernent la période de 1989-2007, alors que *T. destruens* n'est signalée qu'à partir de 2008. En raison d'une absence de critères morphologiques fiables et clairs pour différencier ces deux espèces, *T. destruens* a longtemps été considérée comme un écotype méditerranéen de *T. piniperda*. Leurs cycles de vie ne diffèrent que par une reproduction plus précoce (c'est-à-dire, à l'automne) et une absence d'hivernation pour *T. destruens*. Toutefois, grâce à l'information moléculaire (Gallego & Galián 2001; Kerdelhué et al. 2002; Kohlmayr et al. 2002) et à de nouveaux critères morphologiques (Kerdelhué et al. 2002; Kohlmayr et al. 2002), ces deux espèces sont à présent bien différenciées.

Contrairement à *T. destruens*, *T. piniperda* a été très étudiée car elle est régulièrement responsable d'importants dégâts dans les forêts de pins en Europe. Son cycle biologique est relativement bien connu. Il est caractérisé par une phase de vol des adultes sexuellement matures suivie d'une phase d'accouplement et d'oviposition dans les troncs à la fin de l'hiver. Après avoir pénétré l'écorce, la femelle creuse une galerie maternelle verticale (environ 10 cm, du bas vers le haut de l'arbre) puis dépose un œuf dans chaque encoche de ponte réalisée. Les larves se développent perpendiculairement à la galerie maternelle, et se nymphosent pour donner des individus sexuellement immatures. Les individus immatures percent l'écorce et dispersent vers les pousses des arbres sains pour effectuer un repas de maturation sexuelle obligatoire durant la saison estivale. Une fois la maturation achevée, les adultes matures hivernent soit dans les pousses des arbres sains soit dans les infractuosités de l'écorce, avant de disperser à nouveau à la fin de l'hiver pour une nouvelle saison de reproduction. *T. piniperda* est donc une espèce monovoltine qui peut produire une ou plusieurs générations sœurs (pontes successives d'une même femelle après réémergence ou non, Lieutier et al. 1988).

Le cycle biologique de *T. destruens* est peu étudié en Europe alors qu'il présente pourtant un intérêt économique et écologique majeur dans les forêts méditerranéennes. *T. destruens*, comme *T. piniperda*, est un scolyte qui présente une dynamique éruptive et qui profite des conditions favorables et de la disponibilité des ressources pour pulluler et s'attaquer à des arbres en bonne

santé. En collaboration avec le DSF, nous avons écrit un chapitre de livre portant sur les problèmes phytosanitaires du pin d'Alep (Boutte et al. 2013), avec une description détaillée du cycle biologique de *T. destruens*. *T. destruens* est un des rares scolytes présentant une activité hivernale. Son cycle biologique débute au printemps (entre avril et juin) par l'émergence d'adultes immatures sexuellement, issus de populations larvaires s'étant développées dans les troncs durant l'hiver. Ces individus effectuent un repas de maturation sexuelle à l'intérieur des jeunes pousses d'arbres sains, dans lesquelles ils resteront jusqu'au mois de septembre, entraînant le rougissement de celles-ci et/ou leur chute du à l'interruption du flux de sève (symptômes visibles de mai à septembre) (Fig. 6a).



Fig. 6 : a) Adultes de *Tomicus destruens* (4 à 5 mm de long) forant les pousses au cours de l'été (Toulon, France) ; b) Praline de résine sur l'écorce, traduisant la résistance de l'arbre face à une attaque sous-corticale de *T. destruens* (Istres, France).

A partir d'octobre, les femelles matures et fécondées attaquent les troncs en forant des galeries maternelles de 5 à 10 cm sous l'écorce, générant des pralines de résine sur le tronc¹ (symptômes visibles d'octobre à avril) (Fig. 6b). Les larves s'alimentent en creusant d'autres galeries perpendiculaires à la galerie maternelle. Les femelles peuvent produire plusieurs générations sœurs au cours de l'hiver, résultant en de nouvelles attaques des troncs. La présence de *T. destruens* est essentiellement indiquée par ces « pralines » de résine sur les troncs et/ou des pousses vertes ou rouges avec une galerie médullaire jonchant le sol.

En France, peu d'études se sont intéressées à *T. destruens*. L'essentiel des connaissances portent sur la phylogéographie de cette espèce et l'étude de sa distribution en lien avec son espèce-hôte, comparée à *T. piniperda*. Des études récentes ont mis en évidence l'existence d'une spéciation parapatrique entre *T. destruens* et *T. piniperda* (Horn et al. 2012), c'est-à-dire que les populations en divergence ne sont pas totalement isolées géographiquement mais elles possèdent une zone de

¹ Lorsque l'insecte arrive sur un arbre propice à son développement, il débute une activité de forage à travers l'écorce et le liber. L'interférence de cette activité avec les canaux résinifères résulte en une sécrétion plus ou moins abondante de résine selon l'état de santé de l'arbre. Cette résine est évacuée sur le tronc et forme alors des pralines de résine. La présence de praline n'est pas systématique, le trou d'entrée pouvant être très discret sous les crevasses de l'écorce.

contact étroite située dans la péninsule ibérique, le sud de la France et l'Italie, mais aussi aux limites nord et sud de leur aire de distribution respective (Fig. 7).

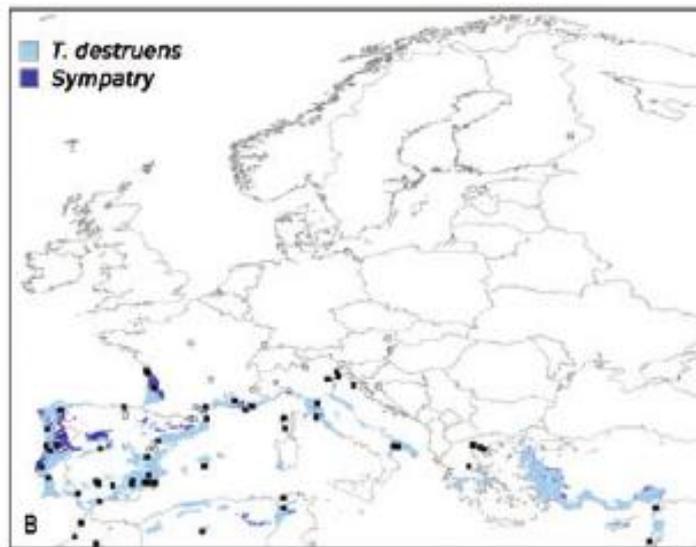


Fig. 7 : Aire de distribution géographique potentielle de *Tomiscus destruens* en Europe et autour du bassin méditerranéen, issu du modèle linéaire généralisé et restreint aux aires où au moins une espèce de pin-hôte est naturellement présente. Les points noirs représentent les endroits où *T. destruens* est présent. Les zones noires représentent les régions où *T. destruens* et *T. piniperda* sont en sympatrie (Horn et al. 2012)

Les migrations entre les populations sont cependant limitées puisque leur répartition est principalement influencée par les conditions environnementales : (1) les facteurs climatiques imposent des contraintes physiologiques chez l'hôte en terme de température et de disponibilité en eau (Gallego et al. 2004), et (2) la répartition géographique de l'espèce de pin-hôte limite la distribution de l'espèce de scolyte (Gallego et al. 2008). Les analyses de phylogéographie ont montré que *T. destruens* était séparée en deux clades: un clade situé à l'est et un clade situé à l'ouest de l'Europe avec une zone de sympatrie identifiée sur la côte Adriatique en Italie. La divergence entre ces deux groupes est très récente et il n'y a donc pas d'isolement reproducteur entre ces deux clades (Faccoli et al. 2005 ; Horn et al. 2006).

Les deux espèces de scolytes ont des exigences écologiques contrastées fortement corrélées avec les variables bioclimatiques. *T. destruens* est présente lorsque les températures du trimestre le plus chaud sont supérieures à 20°C, alors que *T. piniperda* est présente lorsque les températures sont plus faibles (Gallego et al. 2004). Ces préférences sont en lien avec l'écologie et les traits d'histoire de vie des deux espèces : *T. piniperda* est une espèce tolérante aux températures plus froides car elle a la capacité à hiverner sous l'écorce à la base des troncs durant la saison froide, la protégeant des températures hivernales extrêmes. Son absence dans des localités situées plus au sud reflète sa sensibilité aux températures plus élevées qui ne lui permettent pas d'effectuer sa phase

d'hivernation, obligatoire pour les adultes matures, lorsque les températures deviennent trop basses (Horn et al. 2012). L'absence de *T. destruens* dans les localités où les températures sont plus froides peut être expliquée par la limitation du développement larvaire et l'augmentation de la mortalité dues aux températures létales pour l'espèce qui présente un développement larvaire hivernale (Peverieri et al. 2008).

Cependant, dans le contexte de changement climatique, *T. destruens* pourrait être amené à migrer vers le Nord et s'attaquer à des espèces de pins continentaux. Des tests de choix de différentes espèces de pins méditerranéens (*Pinus pinaster* Aiton, *P. halepensis* Mill., *Pinus pinea* L., *Pinus nigra* Arnold) et continentaux (*Pinus sylvestris* L.), basés sur les composés volatils émis par ces hôtes potentiels, ont été effectués chez *T. destruens* pendant les deux phases de dispersion (Guerrero et al. 1997; Vasconcelos et al. 2003; Faccoli et al. 2008; Gallego et al. 2008; Tiberi et al. 2009; Branco et al. 2010). En effet, *T. destruens* et *T. piniperda* ne possèdent pas de phéromones d'agrégation, et les agrégations observées sur l'hôte sont modulés par les composés volatils émis par l'hôte. Faccoli et al. (2008) ont montré que les seuls composés qui provoquent une réponse antennaire chez *T. destruens* sont quatre monoterpènes (α -pinene, β -myrcene, α -terpinolene, limonene), un sesquiterpène (β -caryophyllene) et un alcool ((Z)-3-hexen-1-ol). Ces 6 composés sont des composés volatils communs chez les arbres et peuvent agir comme des composés attractifs (Byers 1995) ou répulsifs (Poland & Haack 2000; Wallin & Raffa 2000) selon l'espèce de scolyte. Les adultes matures de *T. piniperda* et *T. destruens* sont réceptifs aux mêmes composés, mais pour *T. piniperda*, le β -myrcene est remplacé par le 3-carene (Schroeder & Eidmann 1987), un monoterpène commun aux pins continentaux. Ces résultats peuvent expliquer la préférence de *T. destruens* pour les pins méditerranéens et *T. piniperda* pour les pins continentaux. Le comportement de *T. destruens* et *T. piniperda* est gouverné à la fois par les composés volatils spécifiques à l'hôte mais aussi par le stade de maturation de l'insecte. Les immatures sont plus sensibles aux composés volatils émis par les pousses tandis que les adultes matures sont plus sensibles aux composés volatils émis par l'écorce, eux-même dépendant du statut physiologique de l'arbre. Les arbres non stressés émettent plus de β -pinene que de myrcene que les arbres en situation de stress hydrique, indiquant que le processus de colonisation est guidé par les émissions de monoterpènes. Quand une seule espèce hôte est présente dans l'environnement, les adultes de *T. destruens* discriminent et sélectionnent activement leurs hôtes en fonction de leur état physiologique, préférentiellement des arbres vigoureux pour la phase de maturation sexuelle (attaques dans les pousses) et des arbres affaiblis pour la phase de reproduction (attaques dans les troncs) (Branco et al. 2010).

Des champignons pathogènes appartenant au genre *Leptographium* spp. peuvent également être

associés aux scolytes du genre *Tomicus* (*T. piniperda*, *T. destruens* et *T. minor*) mais le pourcentage de contamination des insectes est toujours très bas et ils ne causent pas de dommages aux arbres quand ils sont transportés par les espèces du genre *Tomicus* (Lieutier et al. 2004).

1.4 ÉTUDE D'UNE POPULATION DE *T. DESTRUENS* A L'ÉTAT ENDÉMIQUE

Notre étude du système hôte-parasite *T. destruens* - pin d'Alep s'est focalisé sur la forêt communale de Gémenos (Bouches-du-Rhône, 43°17'16.50"N- 5°37'43.84"E, altitude 181 m, France). Cette forêt est composée d'une strate arborée dominée par *P. halepensis* (hauteur moyenne : 15.6 m ; DBH moyen : 30.5 cm) et une strate arbustive dominée par *Quercus coccifera* L. Cette forêt est issue d'une régénération naturelle après la seconde guerre mondiale (source ONF). Ce peuplement est jeune, en effet l'âge moyen des arbres est de 54 ans, la densité est de 254 arbres par hectare et la surface terrière est de 19,84 m² par hectare. Une placette infestée par *T. destruens* depuis 2002 (source ONF) a été installée en Mars 2011 (environ 0.7 Ha) et suivie pendant 3 années consécutives (de 2011 à 2013). Tous les arbres de la placette ont été cartographiés (n=178). Nous avons également estimé la hauteur, la circonférence, l'état sanitaire du houppier (pourcentage de défoliation et de coloration anormale du houppier) et la présence ou non d'attaques de scolytes sur le tronc ou dans les pousses de chaque arbre. Les données météorologiques (température et humidité relative) ont été enregistrées à l'aide d'un enregistreur miniature autonome de température HOBO Pro V2 (Prosensor, France), situé au sommet d'un arbre au-dessus du couvert forestier. Ce site fourni un cadre d'étude intéressant à l'interaction hôte-parasite en condition endémique. En effet, les premières estimations d'attaques sur les arbres par *T. destruens* suggèrent que la population est à un niveau endémique car très peu d'arbres sont attaqués sur la placette. Cet état endémique est favorisé par l'interaction de facteurs écologiques qui agissent à trois niveaux pour réguler l'abondance et la densité des populations de scolytes en évitant l'extinction de l'espèce : au niveau de **l'hôte** (vulnérabilité de l'hôte aux attaques), au niveau de **la population de *T. destruens*** (compétition intra-spécifique et stratégies d'exploitation des hôtes via la niche écologique et la dispersion à l'échelle de la parcelle) et au niveau de **la communauté d'insectes** (compétition inter-spécifique et prédation).

2. UN SYSTÈME HÔTE-PARASITE CHEZ UNE ESPÈCE D'ARBRE EN LIMITE D'AIRE DE RÉPARTITION

2.1 LE SAPIN PECTINÉ (*ABIES ALBA* MILLER, 1768)

Le sapin pectiné est un gymnosperme appartenant à la famille des Pinaceae. Il peut atteindre l'âge de 600 ans et des hauteurs avoisinant 60 m (Wolf 2008). Il se répartit à des altitudes variant entre

400 et 1800 m d'altitude, dans l'étage montagnard humide de l'Europe moyenne et méridionale en peuplement pur ou mélangé avec le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L., 1753) ou, dans l'étage montagnard supérieur, avec l'épicéa (*Picea abies* (L.) H.Karst., 1881) (Fig. 8). En France, le sapin pectiné est présent dans les Vosges, le Jura, les Alpes, le Massif Central, les Pyrénées, la Normandie et la Corse (Henon 2006).

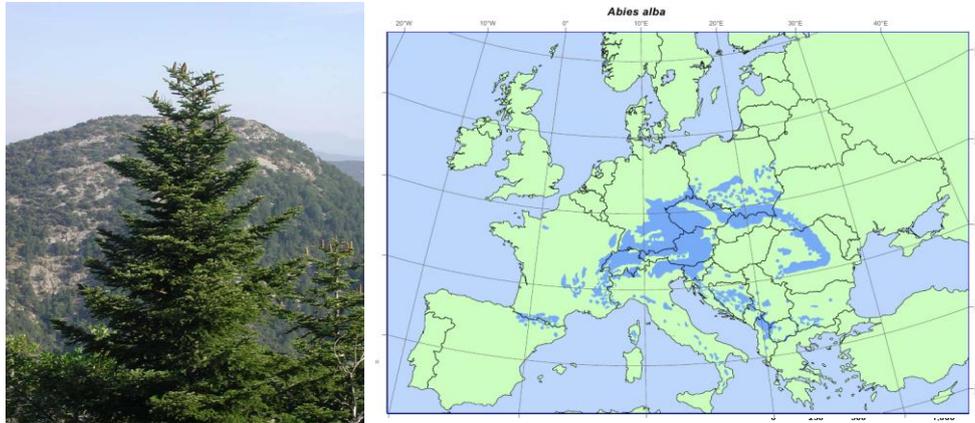


Fig. 8: Carte de répartition du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) en Europe

D'un point de vue écologique, le sapin pectiné représente une espèce clé de voûte. En effet, la hêtraie-sapinière abrite de nombreuses espèces végétales (*Androsace chaixii*, *Aquilegia bertolonii*,...) et animales (le Hibou Grand Duc, cerf,...) d'intérêt patrimonial (<http://inpn.mnhn.fr/zone/znieff/930012383/tab/commentaires>). Le sapin présente aussi un fort intérêt économique puisqu'il occupe 820 000 ha soit 5,5 % de la surface forestière de production. 68% de ces forêts sont constituées de peuplements mélangés. En France, 175 millions de mètres cubes de sapin sont actuellement sur pied, il représente 7,3 % du volume disponible de bois sur pied et 20,2 % du volume total des conifères (IFN 2011). Le bois de sapin pectiné est principalement utilisé pour la construction, l'ameublement et le contreplaqué. Sa présence dans une large gamme de milieux illustre sa capacité à développer des spécificités adaptatives locales face à une large gamme de conditions de sol et de climat. Le sapin est une espèce sensible à la sécheresse (Ducrey 1970; Cailleret & Davi 2011) tolérant l'ombre (espèce sciaphile) et s'installant principalement en versant nord et en fin de succession végétale. Il se développe dans des gammes de température moyenne annuelle allant de 0 à 8°C (Ducrey 1970). C'est également une espèce sensible aux attaques de parasites et pathogènes.

2.2 LA SENSIBILITÉ DU SAPIN AUX FACTEURS BIOTIQUES ET ABIOTIQUES

Entre 1989 et 2013, les correspondants observateurs du Département de Santé des Forêts (DSF) ont signalés 4371 dommages sanitaires sur le sapin pectiné de type abiotiques (sécheresses, dégâts causés par le gel, la neige, le vent ou le feu...) et biotiques (scolytes, armillaire, chermès...). L'analyse de la base de données du DSF permet l'observation de deux périodes majeures de dommages sanitaires sur le sapin : au début des années 1990 et après 2007 (Fig. 9). Le taux de signalements sanitaires calculé correspond au rapport entre le nombre de signalements sanitaires d'une année sur le nombre total de signalements sanitaires entre 1989 et 2013. Les dommages phytosanitaires signalés sont en majorité d'origine fongique (armillaire, chermès, fomès,...), ils représentent au total 40 % des signalements, et d'origine entomologique (38% des signalements). Les scolytes représentent 22 % des signalements sanitaires (Fig. 10).

Parmi les espèces de scolytes signalées, *Pityokteines curvidens* (Germ.) est l'espèce dominante en terme de nombre total de scolytes (35.7 %), suivi par *Pityokteines spinidens* (Reitt.) (8.9 %), *Cryphalus abietis* Ratz. (8%) et *Pityophthorus pityographus* Ratz. (3.3%). Le genre *Pityokteines* (espèces non déterminées) représente, quant à lui, 15.5 % des signalements sanitaires entre 1989 et 2013. De nombreuses espèces de scolytes sont également restées indéterminées (25 % des signalements). Chez le sapin pectiné, la communauté de scolytes est assez riche et leur impact sur l'arbre varie selon les espèces. Différentes niches écologiques sont occupées par les différentes espèces de scolytes. *P. curvidens* attaque de préférence les vieux sapins affaiblis et dépérissants où il s'installe dans les parties du tronc dépourvues de branches. En cas d'invasion massive, *P. curvidens* touche aussi les arbres sains dont il colonise d'abord les parties supérieures de l'arbre avant d'évoluer vers le bas. *P. curvidens* cohabite occasionnellement avec *P. spinidens*, présent dans la même partie du tronc, qui exploite préférentiellement les écorces fines de la partie supérieure du tronc, tandis que *P. pityographus* cible l'écorce des branches ou brindilles dans les peuplements denses ou les arbres isolés, parfois sur des sujets parfaitement sains. *C. abietis* est une espèce qui exploite préférentiellement l'écorce fine des branches et du tronc (Balachowsky 1949).

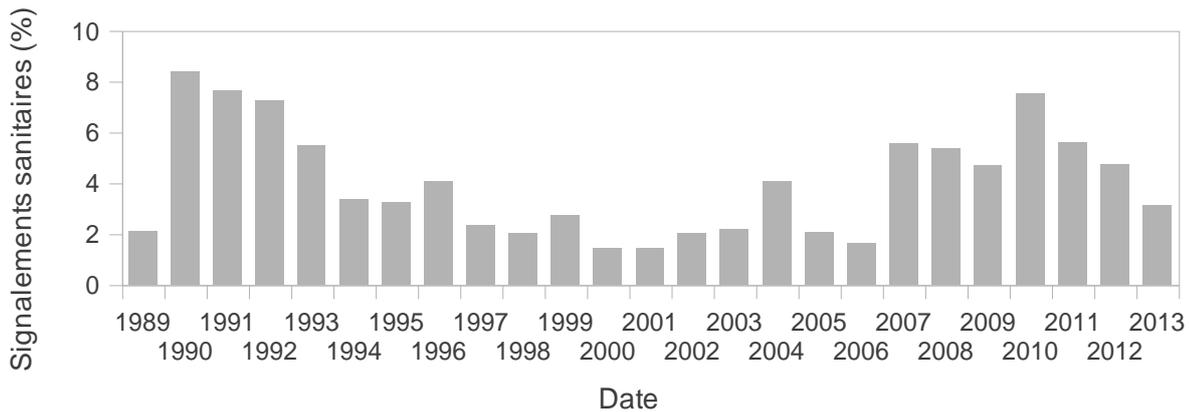


Fig. 9 : évolution du taux de signalements sanitaires par année sur le sapin pectiné en France entre 1989 et 2013

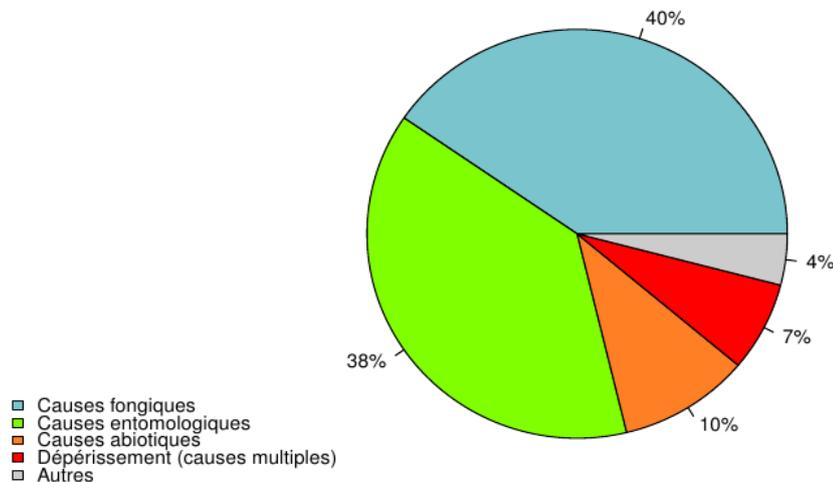


Fig. 10: Proportions respectives des différentes causes de dommages phytosanitaires signalés sur le sapin pectiné entre 1989 et 2013. Les dommages peuvent être d'origine fongiques, entomologiques, abiotiques, parasitaires ou liés à des causes multiples.

P. curvidens et *P. spinidens* ont un essaimage de printemps relativement précoce, lorsque les températures atteignent 15 à 20°C sur plusieurs jours consécutifs. Le mâle creuse une chambre d'accouplement, et il est rejoint par deux à quatre femelles (espèce polygame). Après l'accouplement, les femelles vont forer leurs galeries maternelles transversalement aux fibres du bois, et déposer leurs œufs de part et d'autre de ce couloir dans des encoches de pont. Après quelques jours, les œufs éclosent et les larves forent leurs galeries larvaires perpendiculairement à la galerie maternelle. En fin de développement, les larves se nymphosent. La durée de développement varie de 8 à 10 semaines selon la température. Ces espèces peuvent faire une ou deux générations par an selon les conditions climatiques. Dans le cas d'un premier essaimage en avril, si les

conditions sont favorables, une première génération arrive à maturité au mois de juin. Un deuxième essaimage se produit alors, avec l'arrivée d'une deuxième génération en septembre. En fonction de leur développement, les insectes hivernent soit à l'état adulte sur les troncs sains, soit à l'état de larve, de nymphe ou de jeune immature dans l'aubier des arbres où a eu lieu la ponte.

C. abietis a également un essaimage de printemps assez précoce (mars-avril) lorsque la température atteint un minimum de 12°C. Après l'accouplement sur la surface de l'écorce, la femelle creuse un couloir de ponte irrégulier de 0.5 à 1.5 cm de longueurs. Les œufs sont déposés sur le pourtour, et les galeries larvaires irradient en tous sens autour de la chambre de ponte, formant un système en fausse étoile. Le développement du cryphale nécessite de 60 à 120 jours selon les conditions climatiques. Une à deux générations par an peuvent donc être observées. L'hivernation se fait soit à l'état larvaire, soit à l'état adulte. Les adultes hivernants pratiquent des morsures de nutrition sur les branches d'arbres sains ou déjà attaqués, contribuant à affaiblir l'arbre et à le rendre attractif par les exsudations de résine consécutifs aux morsures. L'hôte est alors vulnérable à une attaque massive de cryphale au printemps suivant, ou à l'attaque d'autres scolytes du genre *Pityokteines* par exemple.

2.3 LE DÉPÉRISSEMENT DES SAPINIÈRES EN FRANCE

En France, et plus particulièrement dans les Vosges, le phénomène de dépérissement des sapinières a commencé à être étudié dans les années 1980 avec le programme DEFORPA (Dépérissement des Forêts attribué à la Pollution Atmosphérique). Ce programme était principalement basé sur les causes abiotiques du dépérissement : les conditions stationnelles (pauvreté du sol en eau et magnésium), les conditions climatiques (sécheresses successives des années 1976, 1982, 1983, 1985, 1989, 1991) et la pollution atmosphérique (dépôts acidifiants). Très peu d'études ont portées sur le rôle des facteurs biotiques dans le processus de dépérissement du sapin pectiné. Depuis la fin des années 1990, le nombre de sapinières dépérissantes (dus à des causes multiples) est en constante augmentation en France (Fig. 11) mais aussi en Europe (Bigler et al. 2004; Oliva & Colinas 2007; Elling et al. 2009). Le nombre de parasites (scolytes et gui) et pathogènes (armillaire, chermès) sont également en constante augmentation (Fig. 11). Le taux de signalements sanitaires a été obtenu par le rapport entre le nombre de signalements sanitaires d'une année sur le nombre total de signalements sanitaires sur la période 1989-2013. Mais, cette augmentation croissante du nombre de dépérissements peut également être due à l'augmentation de l'intérêt pour ce phénomène et donc à des observations plus nombreuses de la part des correspondants-observateurs du DSF.

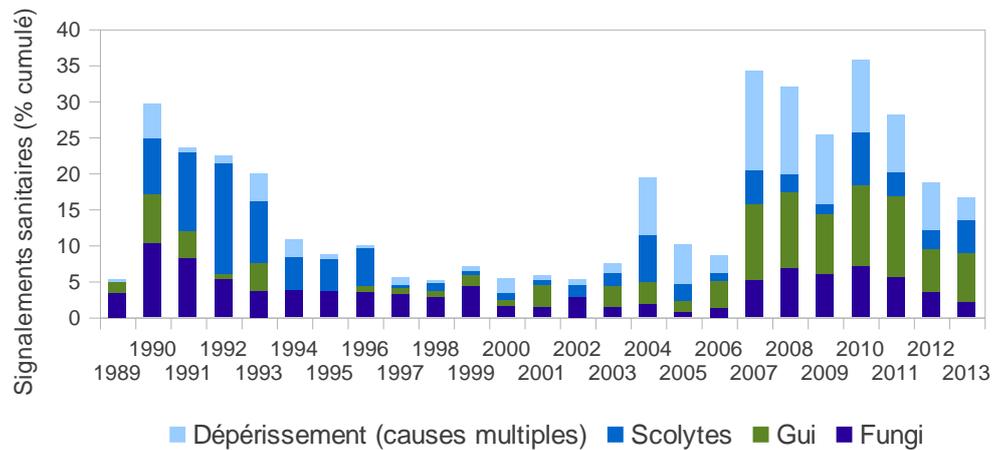


Fig. 11: évolution des principaux signalements sanitaires d'origine entomologique (scolytes), parasitaires (gui) et fongiques (champignons pathogènes) sur le sapin pectiné en France entre 1989 et 2013

2.4 UN CAS D'ÉTUDE PERTINENT : LES SAPINIÈRES DÉPÉRISSANTES DU MONT-VENTOUX

Le Mont-Ventoux (44°11'N; 5°17'E) est une montagne située dans le département du Vaucluse en région Provence-Alpes-Côte d'Azur. Ce massif montagneux, culminant à 1911 m d'altitude (Montenat et al. 2004) est un anticlinal orienté Est-Ouest, situé au début des pré-Alpes sèches. Le Mont-Ventoux a été classé « réserve de biosphère » par l'UNESCO 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 1850, le Mont-Ventoux a subi une grande déforestation dû au pastoralisme et à la surexploitation du bois, mais la diminution du pâturage combinée au campagne de reboisement (Restauration des Terrains de Montagne) ont permis l'introduction d'espèces ligneuses comme le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.), le pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* subsp. *nigra* Arnold) et le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Carr.). Ce reboisement a accéléré la dynamique naturelle du peuplement végétal en permettant la recolonisation d'espèces tolérantes à l'ombrage (*A. alba* et *Fagus sylvatica* L.). D'un point de vue climatique, le Mont-Ventoux est sous l'influence d'un climat méditerranéen aux basses altitudes qui évolue vers un climat tempéré puis continental de type montagnard au sommet. Une forte variabilité intra-annuelle des précipitations est observée avec une sécheresse estivale intense, le maximum des précipitations se produisant en automne puis au printemps. La température moyenne annuelle est de 9.25°C et les précipitations moyennes annuelles sont de 1068 mm à 1000 m d'altitude. Les sols en région méditerranéenne présentent une faible profondeur et l'eau disponible est très variable selon le degré d'éléments grossiers présent dans le sol (entre 50% et 80%) et l'épaisseur de la roche-mère.

Au Mont-Ventoux, le sapin est situé en limite sud de son aire de répartition à l'échelle de la France. Les premières observations de dépérissement du sapin et les premières attaques de scolytes

ont été notées après les épisodes de sécheresses estivales successives des années 1997, 2003 et 2006 (Cailleret & Davi 2011). Le Mont-Ventoux constitue un site d'étude pertinent pour l'interaction hôte-parasite en condition épidémique.

Dans cette partie de la thèse, nous présentons un dispositif expérimental mis en place dans le cadre d'une thèse précédente qui étudiait les causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence à travers l'étude de la croissance des arbres en lien avec les conditions climatiques et édaphiques (Cailleret 2011). Ce dispositif est formé de 16 placettes (20m x 20m), espacées de 40 m chacune et installées le long d'un transect en courbe de niveau à 1200 m d'altitude (Fig. 12). Ce transect s'étend d'une crête (TC1) à une combe (TC16) et il a été choisi afin de réduire la variabilité climatique induite par l'altitude et étudier seulement l'impact de la topographie, des conditions édaphiques et des facteurs biotiques sur la croissance des arbres et le processus de mortalité des sapinières.



Fig. 12: Localisation du transect en courbe de niveau avec les 16 placettes expérimentales (TC1 à TC16, 1130 m d'altitude) espacées de 40m chacune sur un transect de 638m de long allant d'une crête à une combe (points bleus). Les autres points (points rouges) représentent 5 placettes (20 m x 20 m) situées sur un gradient altitudinal de 995 m à 1340 m d'altitude (Dvx1, Dvx2, Dvx3, Dvx4 et Dvx5, respectivement).

CHAPITRE II

-

UNE APPROCHE PLURIDISCIPLINAIRE DES INTERACTIONS HOTES- SCOLYTES

Les interactions arbres-scolytes ont une importance écologique, économique, sociétale et scientifique qui nécessitent d'étudier à la fois les caractéristiques des arbres couplés à la biologie et à la dynamique des populations de scolytes afin de comprendre les facteurs qui prédisposent aux attaques, la réponse des arbres face à ces attaques (résistance ou mortalité) et les stratégies développées par l'insecte pour exploiter au mieux les arbres et se maintenir dans l'environnement. Pour répondre à ces questions, nous avons développé une approche méthodologique commune aux deux systèmes hôtes-parasites étudiés, basée sur l'estimation de plusieurs traits morphologiques et physiologiques des arbres (Tableau 1) et sur la caractérisation des stratégies d'exploitation des hôtes par les insectes (Tableau 2). Parmi les traits morphologiques et physiologiques, nous avons mesuré la compétition entre les hôtes, la croissance et la densité du bois des hôtes, le stress hydrique et la vulnérabilité à la cavitation, la croissance hebdomadaire et la masse surfacique des feuilles, les réserves et l'état sanitaire d'arbres attaqués et non attaqués par les scolytes. Afin de caractériser les stratégies d'exploitation des hôtes, nous avons défini grâce aux différentes techniques de piégeage, les niches écologiques des espèces de scolytes inféodées aux deux espèces (pin d'Alep et sapin pectiné), la phénologie de ces espèces, les capacités de reproduction, la survie larvaire et la compétition, et la dispersion des insectes à l'échelle locale.

1. CARACTÉRISER LE NIVEAU DE VULNÉRABILITÉ DE L'HÔTE AUX ATTAQUES DE SCOLYTES

La vulnérabilité de l'hôte aux attaques d'insectes doit être étudiée en déterminant les facteurs qui augmentent la probabilité d'être attaqué (attaque réussie ou non), et en analysant les effets des attaques sur la survie et l'état sanitaire de l'hôte (résistance ou non de l'hôte aux attaques). Les effets de l'attaque sur l'hôte se décomposent en dégâts directs de l'insecte et en coût de la résistance (Fig. 13).

Ici, nous avons caractérisé la vulnérabilité de l'hôte aux attaques de scolytes par l'estimation des traits morphologiques et physiologiques suivants : l'état sanitaire (le pourcentage de défoliation et de coloration anormale des aiguilles du houppier notable), la croissance radiale, la densité du bois, la compétition, le potentiel hydrique foliaire et la vulnérabilité à la cavitation, les réserves carbonées et l'architecture des houppiers. Un même facteur peut être à la fois prédisposant lorsqu'il est mesuré avant l'attaque, ou servir à estimer le coût global de l'attaque lorsqu'on compare l'écart entre les arbres attaqués et non attaqués depuis l'attaque.

Nous avons caractérisé les facteurs prédisposants aux attaques de scolytes par l'intensité de compétition entre les hôtes, les caractères liés à la taille de l'hôte (diamètre, hauteur et épaisseur de

l'écorce), l'intensité de la sécheresse subie par les hôtes via le potentiel hydrique, la croissance radiale et la densité du bois, et l'adaptation à la sécheresse des hôtes via la vulnérabilité à la cavitation. L'impact de l'attaque a, quant à lui, été étudié par la croissance hebdomadaire, les réserves et la masse surfacique des aiguilles. L'état sanitaire peut-être considéré à la fois comme prédisposant aux attaques et comme le résultat de l'attaque de scolytes (impact).

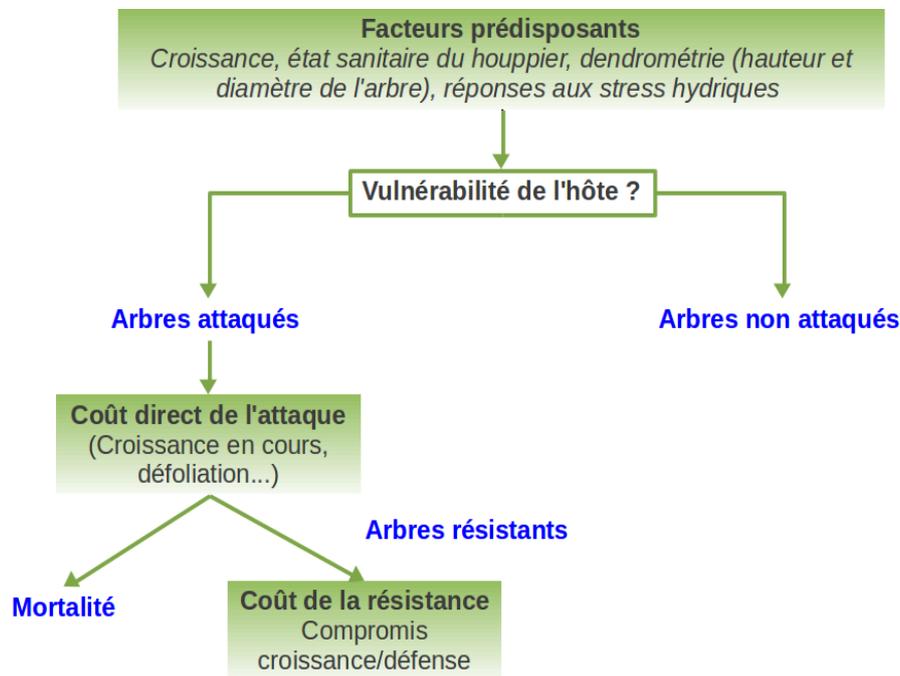


Fig. 13: Schéma représentant les effets de l'attaque sur l'hôte qui se décompose en dégâts directs de l'insecte et en coût de la résistance à l'attaque

1.1 ESTIMATION DU NIVEAU DE COMPÉTITION ENTRE HÔTES

Les interactions inter-arbres sont le plus souvent de nature compétitive (pour l'accès à l'eau, la lumière...). L'estimation d'un indice de compétition par arbre permet d'estimer les contraintes qu'il subit. De nombreux indices de compétition ont été développés pour estimer l'impact des arbres voisins sur la croissance d'un arbre (Stadt et al. 2007) : les indices densité-indépendants ne tiennent pas compte des effets de distance entre les arbres au sein de la parcelle étudiée, alors que les indices densité-dépendants prennent en compte la distance avec les arbres voisins.

Dans notre dispositif expérimental, c'est avec ce dernier type d'indice, développé par (Martin & Ek 1984, *MAEK*), que nous avons calculé le niveau de compétition subi par un arbre i (CI_i) en fonction de son diamètre (dbh_i), de celui du voisin j (dbh_j), et de la distance les séparant (d_{ij}), en considérant tous les arbres (n) situés dans un rayon (r) autour de l'arbre i comme des compétiteurs.

$$CI_{MAEK,i} = \frac{1}{dbh_i} \sum_{j=1}^n \left(dbh_i * \exp \left[\frac{-16 * d_{ij}}{dbh_i + dbh_j} \right] \right)$$

1.2 ÉTUDE DE LA CROISSANCE RADIALE ET DE LA DENSITÉ DU BOIS DES HÔTES

L'accroissement radial d'un arbre et la densité du bois permettent d'estimer la plasticité et l'adaptation des arbres face à un environnement changeant. En effet, c'est une mesure indirecte de l'activité du cambium et un indicateur de la croissance d'une forêt. La largeur des cernes et leur densité permettent notamment de reconstruire le climat passé et de révéler l'existence de perturbations dans le peuplement forestier étudié (changement climatique, pollution, incendies, parasitisme...) antérieures à la période de mesure. La largeur des cernes et la densité du bois ont été mesurées sur une portion de l'arbre en prélevant une carotte au niveau du tronc avec une tarière de Pressler. Parfois, cette méthode peut induire un biais d'échantillonnage si l'épaisseur et/ou le nombre de cernes sont affectés par d'autres facteurs externes (pente, destruction partielle du cambium etc...). Ainsi, pour limiter ce type de biais, nous avons prélevé les carottes perpendiculairement à la pente en évitant les branches et les défauts de forme. Chaque carotte a été prélevée à cœur à 1.30 m de hauteur.

Pour estimer les largeurs de cernes, les carottes ont été aplanies à l'aide d'un scalpel puis scannées. Les limites de cernes ont ensuite été pointées visuellement à l'aide du logiciel CooRecorder et les distances entre ces points calculées avec CDendro (www.cybis.se/forfun/dendro/). Pour chaque arbre, une chronologie de largeurs de cernes a été obtenue et a du être inter-datée par rapport à une chronologie de référence (moyenne de tous les arbres du même site) afin de visualiser les erreurs d'emplacement des limites de cernes, les faux cernes ou les cernes manquants, et ainsi standardiser nos données d'accroissement radial en enlevant l'effet de l'âge. Cette phase d'inter-datation a pu être réalisée à l'aide de CDendro en utilisant les années caractéristiques et les coefficients de corrélation entre la chronologie étudiée et la chronologie de référence (Cailleret 2011). Les largeurs de cernes mesurées (Ring-Width ; RW ; en mm) ont ensuite été transformées en surface de cernes (Basal Area Increment ; BAI ; en mm²) en supposant une circularité parfaite du tronc puisque cette variable est plus proche de l'accroissement en biomasse.

Pour estimer la densité du bois, chaque carotte a été sciée de manière à obtenir un segment de 2mm d'épaisseur et trempée dans du pentane pour éliminer la résine, qui biaise l'estimation de la densité. Chaque carotte a ensuite été radiographiée aux rayons X. Chaque radio a été digitalisée à l'aide d'un

scanner puis calibrée par rapport à la cale des niveaux de gris de l'image. En effet, la couleur va déterminer la valeur de densité associée. Tout d'abord, les limites de cernes ont été pointées à l'aide du logiciel WinDendro® (Regent Instruments Inc., Canada). Les cernes manquants ou les doubles cernes ont été détectés grâce à la comparaison de l'échantillon avec une courbe de référence. Nous avons pu estimer la largeur des cernes et la densité moyenne, la largeur et la densité du bois initial et final.

1.3 ESTIMATION DU STRESS HYDRIQUE ET DE LA VULNÉRABILITÉ A LA CAVITATION CHEZ LES ARBRES

Durant des périodes de stress telles que les sécheresses, la répartition des produits de la photosynthèse entre la croissance et les mécanismes de défense est une composante cruciale de la survie des arbres (Lorio & Sommers 1986). Durant les périodes suboptimales de croissance (c'est-à-dire les périodes de stress hydrique modéré), l'hypothèse de trade-off (ou compromis) pour la croissance prédit que les arbres vont allouer plus de photosynthétats aux composés secondaires de défense (résine) qu'à la croissance. En effet, les processus de croissance sont favorisés quand les conditions sont optimales pour la croissance, tandis que les processus de différenciation sont favorisés quand les conditions restreignent les processus de croissance. Ainsi, durant l'été, les processus de croissance diminuent par rapport au processus de différenciation en réponse à un stress hydrique modéré, entraînant une augmentation de la synthèse de résine (Lorio & Sommers 1986). Le flux de résine est plus fort au mois de mai, juin et juillet lorsque la croissance est ralentie par le stress hydrique (Gaylord et al. 2007). En revanche un stress hydrique sévère diminue le flux de résine et la résistance des arbres aux attaques d'insectes (Lorio & Sommers 1986). Le niveau de seuil critique de stress hydrique correspondant au passage d'un stress hydrique modéré à intense dépend de l'essence végétale et de son comportement face à la sécheresse. Il est généralement admis que la résistance des arbres, caractérisée par le seuil critique de densité d'attaque (estimé avec l'inoculation d'un champignon), augmente lorsque le stress est modéré et diminue lorsque le stress est intense (Lieutier 2004). Par exemple, en Europe, les niveaux de résistance de *Picea abies* aux inoculations de masse avec *C. polonica*, et ceux de *Pinus sylvestris* aux inoculations de *Leptographium wingfieldii*, sont plus forts pour les arbres soumis à un stress hydrique modéré pendant plusieurs mois que pour les arbres témoins (Christiansen et Glosli 1996 ; Dreyer et al. 2002).

Le stress hydrique est souvent cité comme facteur responsable de la pullulation des insectes (Mattson & Haack 1987). Il peut être caractérisé par le potentiel hydrique. Le potentiel hydrique est à son maximum en fin de nuit, puis il diminue rapidement pour aboutir à sa valeur minimum au milieu de la journée. Il remonte rapidement pendant la deuxième partie de la journée, puis plus

lentement, pendant la nuit, où les réserves en eau se remplissent à nouveau. En fin de nuit, on estime que l'eau contenue dans l'arbre est en équilibre avec l'eau du sol (Fig. 14b). Cet état caractérise ce qu'on appelle le potentiel de base d'un arbre, qui traduit à la fois la disponibilité en eau et son état physiologique. Sur un même site, une variabilité inter-individuelle des valeurs de potentiel de base suggère une influence du génotype de l'arbre sur ce paramètre (Ducrey 1988). Le potentiel hydrique est utilisé comme un indice de prédisposition aux attaques de scolytes, car un potentiel hydrique plus bas signifie que l'arbre est soumis à un stress hydrique plus fort et peut être plus vulnérable aux attaques de scolytes. Le potentiel de base se mesure le matin à l'aube. L'intérêt de ce paramètre intégratif est qu'il permet d'estimer la disponibilité en eau pour l'arbre sans directement mesurer les propriétés du sol, et le volume de sol exploré par les racines. De plus, lorsque ces mesures sont réalisées à différentes dates, il est possible d'évaluer les fluctuations d'intensité du stress hydrique auquel l'arbre est soumis au cours de cette période.

La mesure du potentiel hydrique consiste à appliquer une pression grâce à la chambre à pression, aussi appelée « bombe de Scholander » (Fig. 14a), sur un échantillon préalablement coupé. La pression fait ressortir l'eau de l'échantillon à l'extérieur au niveau de la section de branche coupée. Quand ce ménisque d'eau est plat et non bombé, la pression correspondante est à l'opposé du potentiel hydrique de la plante.

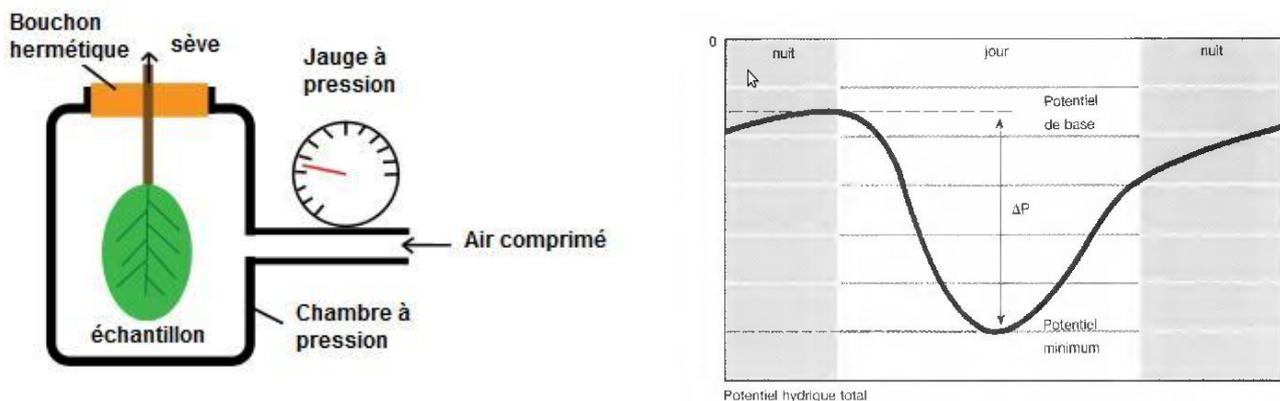


Fig. 14 : a) Mesure du potentiel hydrique par la chambre à pression ou bombe de Scholander ; b) évolution du potentiel hydrique dans la journée (Ducrey 1988)

Les mesures de potentiel hydrique ont été couplées avec des mesures de cavitation ou d'embolie de la plante. La sève circule sous tension dans l'arbre. La cavitation est une rupture de la colonne d'eau dans l'arbre, entraînant la formation de bulles d'air dans les tissus et empêchant la sève de circuler normalement dans l'arbre. Ce phénomène se produit généralement lors des cycles gel-dégel en hiver et en cas de sécheresse du sol en période estivale. Elle peut entraîner de graves conséquences physiologiques allant jusqu'à la mort de certaines parties, voire même de la totalité, de l'arbre (Cruziat et al. 2001). La cavitation induite par le stress hydrique en été peut être expliquée par trois

processus : (1) une rupture de la colonne d'eau par la perte de cohésion entre les molécules d'eau, (2) une rupture à l'interface de la paroi par la perte d'adhérence de l'eau sur les parois, (3) l'aspiration d'une bulle d'air sous pression atmosphérique.

La vulnérabilité à la cavitation d'un échantillon est estimée en établissant une courbe de vulnérabilité à la cavitation représentant la perte de conductivité hydraulique (PLC, %) en fonction de la valeur de pression existante dans le xylème (exprimée en mégapascal, MPa). Une courbe de vulnérabilité à la cavitation présente un aspect sigmoïdal et comporte typiquement 3 phases distinctes :

- 1^{ère} phase : l'augmentation de la tension dans le xylème ne provoque aucune variation significative de perte de conductance stomatique jusqu'à une valeur seuil critique de pression.
- 2^{ème} phase : au-delà de la valeur seuil, l'augmentation de la tension du xylème entraîne une augmentation importante de perte de conductance stomatique.
- 3^{ème} phase : la perte de conductance stomatique est plus lente et amène jusqu'à la zone de rupture hydraulique totale (PLC = 100%).

Pour mesurer la conductivité hydraulique, les échantillons de branches ont été perfusés à basse pression (6.5 Kpa environ), avec une solution dégazée d'eau distillée et acidifiée à l'acide chlorhydrique filtré à 0.2 µm. La mesure de conductivité a été effectuée avec un débitmètre massique de type Xyl'em (Xylem embolism meter, Bronkhorst, France). La valeur de la conductivité initiale (K_h) a été relevée. Pour les mesures de vulnérabilité, les échantillons de branches ont été préalablement introduits dans une chambre individuelle hermétique, avec les extrémités dépassant de chaque côté. La base de chaque échantillon a été raccordée au conductimètre. La mesure de K ($\text{Kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) a été relevée. Elle correspond à la valeur maximale K_{max} de l'échantillon. Les échantillons ont ensuite été soumis, dans la chambre, à une pression croissante (augmentation par paliers de 1 MPa jusqu'à 8 MPa). Chaque palier de pression dure deux minutes et est séparé par un temps de relaxation de 30 minutes. À la fin de chaque relaxation, et avant l'application d'une pression supérieure, une nouvelle mesure de K a été effectuée (K_i). La perte de conductivité (PLC) par rapport à la pression initiale (K_{max}), et qui fait suite à l'application des différentes pressions, a été calculée par la formule suivante :

$$PLC_i = 100 \times \frac{1 - K_i}{K_{max}}$$

A la fin des mesures de conductivité et de vulnérabilité, la taille des échantillons a été mesurée : une mesure de longueur (L) ainsi que deux mesures de diamètre (d1 et d2), perpendiculaires au milieu du segment. Les variables suivantes ont ensuite été calculées :

K_h est la valeur de K normalisée par la longueur de l'échantillon (exprimée en $\text{Kg m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) et transformée (*1000/18) pour être ramenée en $\text{mole m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$.

$$K_h = K \times L (m)$$

$$K_s = \frac{K_h}{S}$$

$$K_L = \frac{K_h}{A}$$

avec S, la section du segment en m^2 , K_s en $\text{mole m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, et A, la surface des aiguilles obtenue à partir de la relation Surface = f(Poids sec). K_L s'exprime en $\text{mole m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ou de préférence en $\text{mmole m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$.

1.4 ÉTUDE DE LA CROISSANCE HEBDOMADAIRE DES HÔTES ET DE LA MASSE SURFACIQUE DES AIGUILLES (LMA)

Nous avons également fait des mesures de croissance hebdomadaire et d'architecture de houppier (surface, longueurs et poids des aiguilles) pour mesurer les variations fines de croissance au cours d'une saison de végétation et pour étudier une possible relation avec les attaques de scolytes. La croissance hebdomadaire a été mesurée à l'aide de dendromicromètres manuels. Un dendromicromètre est un ruban métallique gradué sur lequel est fixé un ressort permettant de le ceinturer au tronc. Ils sont toujours installés à 1.30m sur le tronc (Fig. 15). Pour estimer une croissance hebdomadaire, les valeurs mesurées au dendromicromètre ont été relevés toutes les semaines. À partir des données obtenues, il est possible de caractériser les périodes de croissance et de rétrécissement saisonnier du tronc en été et en hiver (Poupon 1970) via l'estimation d'un taux d'accroissement moyen (accroissement cumulé en mm), qui peut être de valeur positive (accroissement) ou négative (rétrécissement). L'accroissement moyen cumulé est défini par l'équation suivante :

$$\frac{\text{Valeur de l'accroissement de la semaine } n+1 - \text{Valeur de l'accroissement de la semaine } n}{\text{Valeur de l'accroissement de la semaine } n}$$

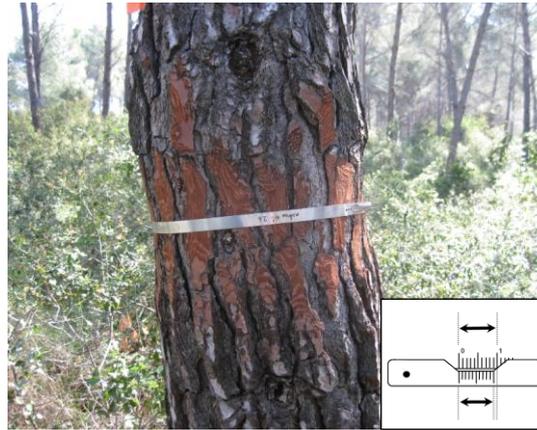


Fig. 15: Dendromicromètre manuel sur un pin d'Alep à Gémenos et son vernier pour la lecture de la valeur d'accroissement en circonférence

En complément des mesures de croissance, les traits foliaires sont des traits fonctionnels couramment utilisés du fait de leur facilité d'échantillonnage et du rôle primordial des feuilles, notamment des adaptations foliaires à la sécheresse, dans le fonctionnement de l'arbre. En effet, les feuilles assimilent du carbone via la photosynthèse, mais leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques peuvent permettre de comprendre le type et l'intensité des contraintes environnementales subies par l'arbre. Associées aux mesures de croissance hebdomadaire, les mesures de surface, de longueurs et de poids des aiguilles ont permis de calculer la masse surfacique des feuilles (LMA, Leaf Mass Area) au cours d'une saison de végétation. La masse surfacique des feuilles (LMA) est le ratio entre le poids du feuillage et sa surface. Elle influence donc fortement le processus de photosynthèse et l'assimilation du carbone par la plante (Davi et al. 2008). De plus, la collecte de litière permet chez les espèces à feuilles persistantes d'accéder uniquement à la fraction renouvelée chaque année (Fig. 16). Elle informe sur les périodes saisonnières de chute de litière habituelles ou non, qui pourraient être expliquées par les attaques de parasites tels que les scolytes. Le contenu de chaque panier est trié et pesé pour estimer une quantité de litière par surface de sol.



Fig. 16: Panier à litière, Gémenos, France

1.5 QUANTIFICATION DES RÉSERVES CARBONÉES

Certains arbres ont une stratégie d'évitement de la sécheresse, entraînant la fermeture précoce des stomates durant les périodes de sécheresses, causant alors un déficit dans le carbone assimilé par la photosynthèse et une diminution des réserves carbonées. Ces réserves sont cruciales pour les arbres soumis à des périodes de sécheresses régulières car elles constituent une source d'énergie importante durant les périodes de faible activité photosynthétique, pour faire face au déficit hydrique du sol et résister aux attaques d'insectes (Gruber et al. 2012). Un déficit carboné est d'autant plus important si une sécheresse se produit durant les périodes de croissance. Cela peut conduire à un manque de réserves ou à un affaiblissement des défenses de l'arbre contre les attaques d'insectes ou de pathogènes pouvant, par conséquent, entraîner la mort de l'arbre.

Lorsqu'un scolyte commence à creuser sa galerie maternelle, il va interférer avec la circulation de la sève et affecter le transport des composés issus de la photosynthèse des feuilles vers les racines. Chez le pin sylvestre, la concentration en sucres solubles est forte en hiver et faible en été, tandis que les concentrations d'amidon sont maximales au printemps et à l'automne (Fischer & Höll 1992). De plus, les sucres solubles, l'amidon et les lipides sont présents en grande quantité dans le bois d'aubier et en quantité négligeable dans le bois de cœur. Ici, nous avons dosé les concentrations en amidon, sucres solubles (fructose, glucose, saccharose et sucres totaux) chez des arbres attaqués ayant résisté (attaques non réussies) et des arbres non attaqués pour mesurer l'interférence possible des attaques de scolytes avec la circulation de la sève et des nutriments chez le pin d'Alep.

1.6 ESTIMER L'ÉTAT SANITAIRE DU HOUPPIER DES HÔTES

Afin de caractériser le statut sanitaire des arbres, nous avons suivi le protocole établi par le Département de la Santé des Forêts (DSF, Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt). Ce protocole consiste à évaluer les dommages causés par divers agents biotiques et abiotiques dans un houppier notable défini par les observateurs. Le houppier notable correspond aux parties supérieures et latérales du houppier, globalement exposées à la lumière, en excluant les zones inférieures ou latérales soumises à des phénomènes de concurrence et les branches, mêmes vivantes, présentes le long du tronc comme les gourmands. Les observations effectuées annuellement sur les arbres concernent les dommages, les symptômes et leurs causes par rapport à un arbre de référence estimé en bonne santé. L'arbre de référence (ou arbre étalon) est l'arbre qui ne présente aucun déficit foliaire et aucune coloration anormale dans son houppier notable. Les

observations s'effectuent généralement en période estivale, sauf pour certains symptômes observables uniquement au printemps (défoliateurs, gel tardif...). Chaque symptôme observé sur l'arbre est décrit à l'aide de 5 paramètres : l'organe affecté, la localisation, le symptôme, la cause et une note d'intensité. Chaque arbre fait ensuite l'objet d'une note globale dans le houppier notable de trois paramètres fondamentaux :

- la mortalité de branches : c'est le pourcentage de branches mortes dans le houppier notable (définie en classe d'amplitude 10), allant de 0 si aucune mortalité de branches n'est observée à 100 pour une mortalité de branches comprise entre 91 et 100 %
- la coloration anormale : c'est le pourcentage de la surface foliaire vivante effectivement présente au moment de la notation et affectée d'une coloration anormale (définie en classe d'amplitude 10) allant de la note 0 si aucune coloration des aiguilles n'est observée à la note 100 pour un rougissement total compris entre 91 et 100 % des aiguilles du houppier
- le déficit foliaire par rapport à un arbre de référence : c'est le rapport de la surface foliaire absente (consommations, trouées, diminution de tailles d'organes...) dans le houppier notable sur la surface foliaire du même houppier notable dans les conditions de feuillaison de l'arbre de référence (défini en classe d'amplitude 5), allant de 0 pour un arbre dont le houppier notable est analogue à celui de l'arbre de référence, à 100 pour un déficit foliaire compris entre 95 et 100 %.

Le houppier des arbres doit être observé à l'aide de jumelles et noté depuis au moins deux points d'observation à une distance équivalente à la hauteur totale de l'arbre.

Tableau 1: Synthèse des facteurs étudiés ou non pour caractériser la vulnérabilité de l'hôte et l'impact des attaques sur l'hôte sur les deux sites d'étude

Facteurs	Mesures	Mont-Ventoux, Sapin	Gémenos, Pin d'Alep
		à l'échelle de la communauté de scolytes	à l'échelle de la population de scolytes
Vulnérabilité de l'hôte	État sanitaire	Oui	Oui
	Croissance passée	Oui	Oui
	Compétition entre les hôtes	Oui	Oui
	Potentiel hydrique	Non	Non
	Vulnérabilité à la cavitation	Non	Non
Impact des attaques sur l'hôte	Croissance hebdomadaire	Non	Oui
	Masse surfacique (LMA)	Non	Oui
	Litière	Non	Oui
	Réserves	Non	Oui

2. STRATÉGIES D'EXPLOITATION DES HÔTES PAR LES SCOLYTES

La compréhension du fonctionnement des populations de scolytes nécessite dans un premier temps de préciser leur niche écologique, puis de connaître les facteurs clés de la dynamique des populations tels que : (1) leur cycle biologique et sa synchronisation avec le développement de leur hôte, (2) leurs capacités de reproduction et leurs réponses à la compétition pour la ressource, et (3) leurs stratégies de recherches de leur hôte. Cependant, les populations de scolytes peuvent être sensibles aux interactions générées avec d'autres composantes biotiques de leur environnement, tels que les prédateurs, les compétiteurs et/ou les facilitateurs pour l'exploitation d'un hôte. Le type d'exploitation des hôtes par les scolytes peut être défini selon 3 niveaux : à l'échelle de l'hôte, à l'échelle du patch d'hôtes et à l'échelle du paysage. Ici, nous nous sommes principalement intéressés aux stratégies à l'échelle de l'hôte en définissant la niche écologique des espèces de scolytes et à l'échelle du patch d'hôtes en caractérisant la distribution spatiale des attaques des arbres par les scolytes

2.1 MÉTHODES DE SUIVI ET D'ÉCHANTILLONNAGE DES POPULATIONS DE SCOLYTES

Nous avons utilisé les techniques les plus couramment utilisées pour le suivi et l'échantillonnage des populations de scolytes : les piégeages passifs et actifs, les arbres-pièges et le prélèvement d'échantillons sur différentes parties de l'arbre (branches et écorce du tronc).

Le piégeage passif n'attire pas activement les insectes mais profite de leurs capacités de déplacement et de dispersion. Dans ce but, nous avons installé des pièges-vitre à interception multidirectionnelle au niveau du tronc et dans le houppier des arbres. Ces pièges sont formés par deux plaques de plexiglas transparentes croisées (35 x 60 cm) et placées au-dessus d'un entonnoir (diamètre : 38 cm), lui-même muni d'un flacon collecteur avec de l'eau pour assurer la capture et la conservation des individus. Relevés de façon hebdomadaire, ces pièges ont généralement un rendement quantitatif assez faible, mais ils restent d'un grand intérêt sur le plan qualitatif car ils permettent de capturer une grande diversité de coléoptères, majoritairement xylophages (Buprestidae, Cerambycidae, Cetoniidae, Cleridae, Elateridae, Carabidae, Curculionidae...).

Dans **le piégeage actif par kairomones**, les insectes sont attirés par des leurres diffusant des composés organiques volatils (COV) émis habituellement par leurs hôtes. Contrairement au piégeage passif, ces pièges ont un rendement quantitatif assez élevé mais qualitativement faible. Ils sont plus sélectifs et ciblent une population d'insectes en particulier ce qui limite la diversité spécifique capturée. Par exemple, lors d'une sécheresse intense, les arbres affaiblis par ce stress

émettent des terpénoïdes (monoterpènes et sesquiterpènes) et de l'éthanol (produit par des métabolismes cellulaires anaérobies). Parmi les monoterpènes, l'alpha-pinene est la substance la plus émise par *P. halepensis* lors d'un stress hydrique (Llusà & Peñuelas 2000). La volatilité de ces composés terpéniques permet l'attraction de scolytes à longue distance, notamment dans le genre *Tomicus*. Des études sur *T. piniperda* et *T. destruens* ont montré une synergie entre l'alpha-pinene à faible dose (30 mg/jour) et l'éthanol (concentration 0.1 à 10 fois plus élevée que l'alpha-pinene) dans l'attraction optimale des insectes (Gallego et al. 2008). Nous avons donc utilisé une combinaison de ces deux attractifs (Ultra High Release, Contech, Canada) dans notre peuplement de pin d'Alep. Les attractifs ont été changés tous les deux mois en hiver (d'Octobre à Avril) et tous les mois en été (de Mai à Septembre) pour maintenir un niveau d'efficacité constant dans le piégeage tout au long de l'année (la durée de diffusion des attractifs dépend de la chaleur).

Les pièges, qu'ils soient actifs ou passifs, ont été relevés toutes les semaines pendant deux ans (Fig. 17). Chaque récolte de piège est ensuite triée individuellement, en séparant les espèces de scolytes des autres espèces d'insectes.



Fig. 17: Piège-vitre à interception multidirectionnelle et récolte hebdomadaire des piégeages à Gémenos

Ces deux types de pièges donnent essentiellement une information qualitative, il est souvent difficile de relier directement un niveau d'abondance à des données de piégeage. Ces pièges permettent à la fois de préciser les périodes de présence des scolytes adultes et des autres espèces d'insectes, et de caractériser la diversité spécifique sur un site, plus précisément les espèces inféodées au peuplement de pin ou de sapin (scolytes, prédateurs, compétiteurs...).

Les arbres-pièges permettent également de capturer des scolytes, en jouant sur le déséquilibre physiologique provoqué par la coupe de l'arbre. La coupe entraîne l'émission de substances terpéniques attractives et une baisse de la pression osmotique qui permet une colonisation plus facile par les scolytes. Il est important de couper les arbres juste avant les périodes de vol des adultes, d'où l'intérêt de les connaître parfaitement sur le site d'étude, grâce aux piégeages actifs et passifs par exemple. En effet, les arbres coupés trop tôt perdent les propriétés caractéristiques des arbres sur pied et donc leur pouvoir attractif. Les arbres-pièges ont été laissés au sol pour être colonisés. Ils ont été vérifiés chaque semaine pour voir l'état d'avancement de l'attaque. La date des premières attaques est supposée égale à la date de coupe, car un arbre est supposé attaqué dès lors qu'il est coupé. Dès que l'arbre-piège est attaqué, des rondins de 50 cm ont été prélevés et les entrées des adultes ont été comptées et matérialisées sur chaque rondin par une marque de couleur pour estimer une densité d'attaque. Les extrémités de ces rondins ont été paraffinées afin d'éviter leur dessèchement trop rapide, puis ils ont été placés individuellement dans des bidons en carton rigide et conservés à l'extérieur sous abri (Fig. 18). Le couvercle des bidons dans lesquels ont été conservés les rondins a été retiré afin de pouvoir installer un sac en toile moustiquaire et relever plus facilement les émergences d'adultes et d'immatures quotidiennement. Un suivi météorologique (HOBO etc...) a été mis en place sur le terrain et au laboratoire afin de suivre l'évolution de la température en lien avec les émergences des insectes.

Cette technique d'échantillonnage permet d'estimer la niche écologique de l'espèce et la compétition intra-spécifique grâce aux mesures de certains estimateurs : le nombre d'entrées des adultes, le nombre de sorties des individus immatures sexuellement, la longueur des galeries maternelles et la mortalité dans les premiers stades larvaires. Dans les derniers stades larvaires, il est difficile de dénombrer les galeries larvaires car les galeries s'enchevêtrent. Elle permet également d'estimer le nombre de générations sœurs, grâce aux décalages des émergences observés.



Fig. 18: Coupe des rondins-pièges à Gémenos et mise en bidon des rondins au laboratoire

Le prélèvement de divers organes de l'hôte (écorce, branches...) à différentes hauteurs dans l'arbre peut également permettre de caractériser la niche écologique de plusieurs espèces coexistant

sur le même hôte. En effet, selon la localisation dans l'arbre, les espèces de scolytes trouvées ne seront pas les mêmes. Les échantillons de branches et d'écorce ont été conservés au laboratoire à température ambiante (environ 20°C) dans des boîtes en Plexiglas transparentes. Les émergences ont été suivies quotidiennement et les individus émergents ont été tués en les plaçant à -18°C pendant 24h minimum puis identifiés à l'espèce.

2.2 LES NICHES ÉCOLOGIQUES

Le concept de niche écologique fait référence à deux notions principales : la niche écologique fondamentale et la niche écologique réalisée. **La niche écologique fondamentale** représente une gamme d'environnements favorisant indéfiniment la survie d'une espèce. **La niche écologique réalisée** est, quant à elle, un sous-ensemble de ces environnements dans lequel une espèce n'est pas exclue par la compétition, ce qui est souvent assimilé à la gamme d'environnements qu'une espèce occupe en réalité dans la nature (Gause & Witt 1935). Pour un insecte, la notion de niche réalisée est très liée à sa façon d'utiliser une ressource et aux contraintes que cela impose. Ces contraintes résultent de ses interactions avec son environnement abiotique (notamment le climat) et son environnement biotique (plante-hôte, mutualistes, compétiteurs, ennemis...). Ici, nous avons restreint la niche écologique des différentes espèces de scolytes à leur distribution spatiale à l'échelle de la plante-hôte, déterminée principalement par l'épaisseur de l'écorce (Bertheau et al. 2009). Certaines espèces de scolytes requièrent des écorces plus épaisses et d'autres des écorces plus fines pour assurer leur développement. L'épaisseur de l'écorce varie très significativement en fonction de la hauteur dans l'arbre et de la localisation (troncs, branches, brindilles).

La récolte d'échantillons d'écorce et de branches ou brindilles à différentes hauteurs dans l'arbre et leur mise à l'émergence permet de caractériser la diversité et l'abondance des différentes espèces de scolytes selon leur localisation dans l'arbre et dans la parcelle, et donc de définir leur niche écologique.

Les arbres-pièges peuvent également être utilisés pour caractériser la niche écologique des scolytes. Après les attaques d'un arbre abattu, la position sur l'arbre de chaque rondin de 50 cm prélevé reflète une hauteur d'arbre à laquelle les attaques se sont produites et à laquelle nous avons pu associer une épaisseur d'écorce. Sur chaque rondin, les mesures d'épaisseur ont été effectuées à l'aide d'un mesureur d'écorce. Cet appareil est composé d'une tige en acier creuse profilée en demi-cercle, ayant une extrémité tranchante et comportant des graduations millimétriques à l'autre extrémité. La tige coulisse dans un tube terminé par une plaque métallique perpendiculaire à l'axe

d'enfoncement. L'appareil doit être tenu perpendiculairement à l'arbre et la tige est enfoncée à travers toute l'écorce. Il est recommandé d'effectuer deux mesures à des endroits diamétralement opposés.

2.3 LA PHÉNOLOGIE

La phénologie reflète la distribution temporelle des stades de développement successifs des insectes, que l'on peut relier au climat et aux différents stades de développement de leur hôte. La phénologie des scolytes peut être appréhendée grâce à l'utilisation de diverses méthodes de piégeages. Nous avons utilisé ici les trois techniques suivantes selon le stade de développement ciblé :

- le piégeage passif (stade adulte) sur sapin et pin d'Alep
- le piégeage actif par kairomones (stade adulte) sur pin d'Alep
- les arbres-pièges ou rondins-pièges (stades adultes et larvaires) sur pin d'Alep

Les détails relatifs à ces piégeages (nombre de pièges dans la parcelle...) sur les deux sites d'étude seront apportés dans les chapitres spécifiques III et IV.

2.4 CAPACITÉS DE REPRODUCTION, SURVIE LARVAIRE ET COMPÉTITION

Dans une population de scolytes, les capacités de reproduction d'une espèce déterminent la fécondité des femelles et donc la croissance et la dynamique de la population. Cependant, la compétition intra-spécifique, pouvant exister à l'intérieur de l'arbre, entraîne généralement une baisse de la fécondité des femelles et une augmentation de la mortalité larvaire. Dans ce cadre, nous avons exploité les échantillons récoltés grâce aux arbres-pièges. Lorsque les émergences sont terminées, chaque rondin a été écorcé pour estimer les caractères suivants : le nombre de trous de sorties des individus immatures, la longueur des galeries maternelles, la mortalité dans les premiers stades larvaires. Le nombre de trous de sortie est une mesure intégrative du succès d'une attaque par une femelle, et les variables associées à ces caractères (nombre de trous de sortie, longueurs des galeries maternelles, mortalité dans les premiers stades larvaires) peuvent être analysés en regard du nombre de trous d'entrées des femelles relevées précédemment avant l'écorçage du rondin, pour estimer l'intensité de la compétition intra-spécifique à chaque niveau de l'arbre.

2.5 DISPERSION DES INSECTES A L'ÉCHELLE LOCALE (PARCELLE) : LA MÉTHODE DE RIPLEY

Dans un environnement variable dans le temps, il y a peu d'avantages à être parfaitement adapté à une situation donnée. En revanche, il est plus avantageux de pouvoir se reproduire le plus rapidement possible et de se disperser à grande distance avant que ces conditions disparaissent : c'est la stratégie r. Inversement, lorsque l'environnement est stable, ou avec des variations prévisibles, les espèces les mieux adaptées seront celles qui exploitent le mieux les ressources, en se dispersant lentement, sans pour autant se reproduire rapidement, puisque les ressources sont de toute manière limitées : c'est la stratégie K.

Dans les interactions hôtes-parasites, on distingue également ces deux types de stratégies à travers des balances coûts/bénéfices dans les comportements des parasites. Tout d'abord, il y a les stratégies à dispersion fréquente ou longue distance qui peuvent accroître la probabilité de trouver un hôte favorable au développement de la descendance tout en limitant la compétition intra-spécifique et la prédation. Cependant, cette stratégie est risquée puisque à chaque événement de dispersion, le parasite n'est pas certain de trouver des hôtes favorables, ce qui augmente alors le taux de mortalité. La deuxième stratégie consiste à rechercher moins d'hôtes favorables et à disperser plus lentement au risque d'accroître la compétition intra-spécifique et la prédation locale.

Les populations de scolytes développent généralement une stratégie de type r, en ayant une fécondité élevée et une forte capacité de dispersion (distance de vol à plusieurs kilomètres chez certaines espèces, Forsse & Solbreck 1985). Cependant, les espèces du genre *Tomicus* présentent un cas d'étude intéressant, puisqu'elles effectuent un repas de maturation sexuelle dans les pousses des arbres sains. Il existe donc deux phases de dispersion au cours du cycle biologique : lors de la phase d'accouplement et lors de cette phase de maturation sexuelle, impliquant des stratégies de dispersion différentes selon ces phases. Ce travail a été fait uniquement sur le pin d'Alep en collaboration avec Joël Chadoeuf de l'unité de Biostatistiques spatiales de l'INRA d'Avignon. Il n'a pas été réalisé sur le sapin par manque d'indicateurs fiables de la présence des scolytes, autres que les prélèvements de branches et leur mise à l'émergence.

Le motif de dispersion spatiale des individus dépend d'une multitude de facteurs : les uns exogènes, de nature physico-chimique, topographique, climatique, les autres endogènes, de nature biologique, liés à la compétition, à la reproduction, aux relations plantes-animaux, à la régénération des espèces (Chessel 1978). A l'échelle de la parcelle que nous avons étudié, nous avons souhaité appréhender des patterns spatio-temporels de dispersion à travers : (1) la distribution des patches de

ressources (arbres-hôtes) utilisés par l'insecte, (2) le suivi temporel des attaques au sein de la parcelle, et (3) les caractéristiques de l'hôte qui peuvent expliquer la distribution spatio-temporelle de l'insecte à l'échelle locale.

À l'échelle locale, tous les arbres de la parcelle ont pu être cartographiés individuellement et plusieurs caractéristiques de ces hôtes ont pu être notées : présence d'attaques d'insectes, circonférence de l'arbre-hôte, état sanitaire (pourcentage de déficit foliaire et de coloration anormale). Les attaques de scolytes sur les troncs ont été caractérisées par le nombre de pralines de résine sur le tronc (Fig. 6b) (une praline représente une attaque de scolyte) ou la sciure produite par l'activité de forage de l'insecte dans le tronc. Chez *Tomicus*, la phase d'attaques sur pousses est caractérisée par le rougissement des pousses durant l'été, observé lors des mesures d'état sanitaire. Notre parcelle d'étude présente alors quatre catégories d'arbres : les arbres non attaqués sur les troncs et dans les pousses, les arbres attaqués dans les pousses, les arbres qui ont résisté aux attaques sur les troncs et les arbres attaqués sur les troncs qui sont morts suite aux attaques. Les arbres non attaqués sur les troncs et dans les pousses ont un houppier notable présentant moins de 20 % de déficit foliaire. Les arbres attaqués sur les troncs ayant résisté aux attaques présentent un houppier notable sain (moins de 20 % de déficit foliaire) et aucune attaque réussie (c'est-à-dire, une attaque qui a donné une descendance viable), elle-même caractérisée par la présence de trous d'entrées des insectes (pralines de résine sur le tronc de l'arbre) et l'absence de trous de sorties des insectes visibles sur le tronc. Les arbres attaqués sur les troncs et morts sont des arbres avec un houppier notable fortement défolié (plus de 40 % de déficit foliaire) et des attaques réussies, caractérisées par la présence de trous d'entrée et de trous de sortie des insectes sur le tronc.

Pour étudier la structure spatiale des attaques, il faut partir de l'idée que la parcelle d'étude représente « un semis de points » sur un espace rectangulaire. Chaque point représente la position du centre d'un arbre selon ses coordonnées (x,y). A chaque point peut être associé un ensemble d'attributs quantitatifs (diamètre du tronc, hauteur de la couronne,...) et qualitatifs (état sanitaire, présence d'attaques d'insectes...). Ce type de données est analysé en statistique spatiale en utilisant la méthode de Ripley. Cette méthode est une analyse spatiale basée sur la distance séparant chaque individus de son plus proche voisin. Elle permet de déterminer si un processus (par exemple les arbres attaqués ayant résisté aux attaques de scolytes) est agrégé ou non dans l'espace. Dans le cas du site de Gémenos sur Pin d'Alep, avec les coordonnées (x,y) de chaque arbre nous avons pu tester l'indépendance ou l'agrégation spatiale des différents processus suivants observés dans notre parcelle :

- les arbres attaqués sur les troncs à l'automne 2010 (T_{2010}), 2011 (T_{2011}) et 2012 (T_{2012}) ayant résisté aux attaques
- les arbres attaqués dans les pousses au printemps 2011 (P_{2011}) et 2012 (P_{2012})
- les arbres morts avant 2011 (M_{2010}), les arbres morts en 2011 et 2012 (M_{2011}, M_{2012})
- les arbres attaqués sur le tronc à l'automne 2010, 2011 et 2012 (T_{2010} , T_{2011} et T_{2012}) et ayant résisté aux attaques au sein des arbres non attaqués en 2011, 2012 et 2013 (S_{2011}, S_{2012} et S_{2013})
- les arbres morts avant 2011 (M_{2010}), les arbres morts en 2011 et 2012 (M_{2011}, M_{2012}) au sein des arbres non attaqués en 2011, 2012 et 2013 (S_{2011}, S_{2012} et S_{2013})
- les arbres attaqués sur les troncs et ayant résisté aux attaques (T_{2010} , T_{2011} et T_{2012}) par rapport aux arbres attaqués dans les pousses (P_{2011}, P_{2012})

Afin de savoir si un processus est agrégé ou indépendant dans l'espace, la fonction K de Ripley compare le motif ponctuel observé avec un motif ponctuel engendré par un processus connu, par exemple un processus de Poisson (aléatoire) homogène. La méthode de Ripley est basée sur le nombre de points (ici les arbres d'un peuplement) recensés à une certaine distance ou classe de distance exprimé par $K(r)$:

$$K(r) = \lambda^{-1} E(r)$$

où $E(r)$ est l'espérance du nombre de points à l'intérieur d'une distance r d'un point quelconque du semis de points.

Dans le cas d'une distribution de Poisson d'une population, la valeur attendue $K(r)$ est égale à πr^2 , où r est la distance d'un point quelconque du semis de points. Si $K(r) < \pi r^2$, les points sont mis à distance les uns des autres et la distribution est alors régulière et non agrégative. Par contre, si $K(r) > \pi r^2$ alors la distribution est agrégative. Pour tester l'hypothèse H_0 d'une distribution de Poisson, des intervalles de confiance locaux sont calculés, par exemple à un seuil de 5 % pour chaque distance r , avec la même intensité que pour le motif observé. Pour un semis de n points, une série aléatoire de n couples (x,y) est générée S fois. À chaque pas de distance d_r , les valeurs estimées sont calculées pour les S séries et ordonnées de façon croissante. Au risque de $2k/S$, les $k^{\text{ème}}$ et $(S-k)^{\text{ème}}$ valeurs simulées de l'estimateur fourniront les limites supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance. Les $5^{\text{ème}}$ et $95^{\text{ème}}$ valeurs simulées définiront les limites de l'enveloppe de confiance à 90 % de H_0 à la distance de r (Fig. 19 a et b).

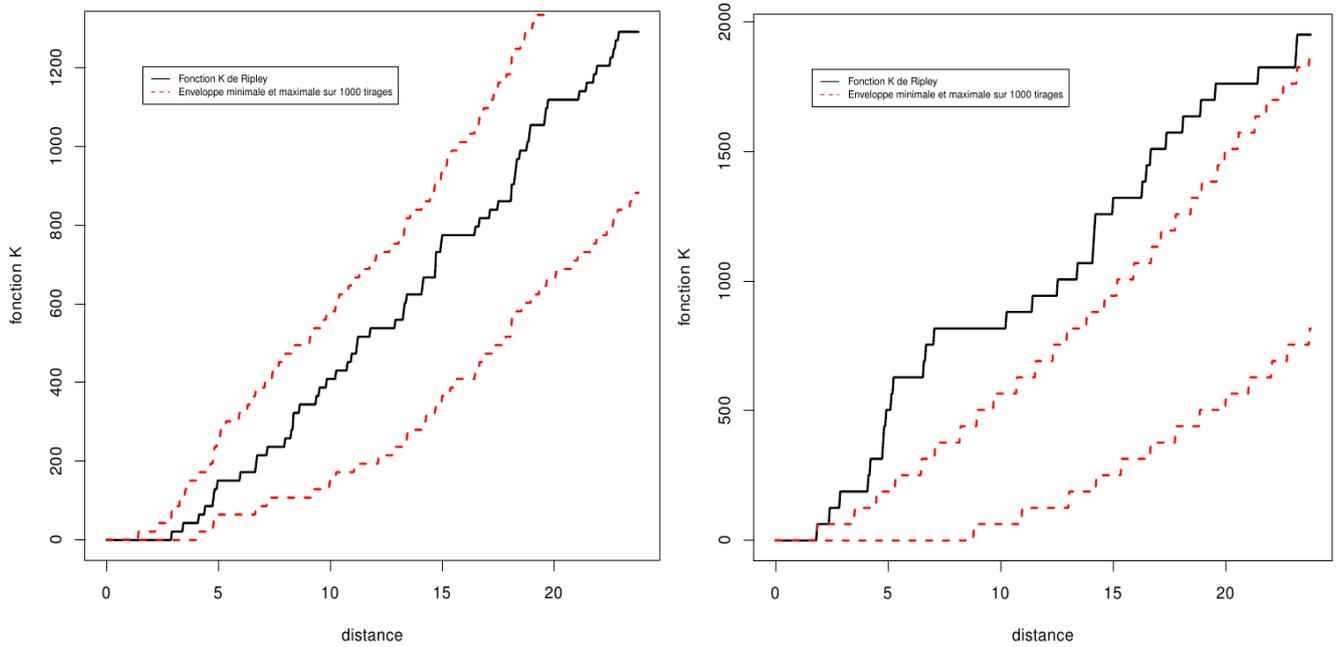


Fig. 19: Distribution de la fonction K de Ripley (courbe noire) et définition de l'enveloppe de confiance minimale et maximale sur 1000 tirages (courbe rouge) : a) la distribution de la fonction K est maintenue dans les limites de l'enveloppe de confiance, même sur 1000 tirages, indiquant que le processus n'est pas agrégatif ; b) la distribution de la fonction K est supérieure à la valeur de l'enveloppe maximale indiquant que le processus est agrégé.

2.6 CORTEGES DE PREDATEURS ET COMPETITEURS POTENTIELS

La prédation et la compétition inter-spécifique sont également des facteurs qui agissent sur la croissance d'une population à tous les stades de développement (larves, nymphes, immatures, adultes).

Ici, nous avons estimé, grâce aux piégeages actifs et passifs, d'une part, la compétition inter-spécifique en estimant la diversité et l'abondance des autres espèces de scolytes présentes, et d'autre part, la diversité et l'abondance des prédateurs de *T. destruens* dans l'environnement, comparée à l'abondance de *T. destruens*. Cette estimation a été faite uniquement chez le pin d'Alep.

Tableau 2: Mesures effectuées ou non sur les deux sites d'études concernant la stratégie d'exploitation des hôtes par les scolytes

Facteurs	Mont-Ventoux, Sapin	Gémenos, Pin d'Alep
	à l'échelle de la communauté de scolytes	à l'échelle de la population de scolytes
Niche écologique	Oui	Oui
Phénologie	Oui	Oui
Capacités de reproduction, survie larvaire et compétition intra-spécifique	Non	Oui
Dispersion à l'échelle locale	Non	Oui
Prédateurs et compétiteurs	Uniquement les compétiteurs	Oui

CHAPITRE III

-

LES FACTEURS ÉCOLOGIQUES FAVORISANT L'ÉTAT ENDÉMIQUE D'UNE POPULATION DE SCOLYTES

L'abondance et la densité des populations d'une espèce de scolyte sont contrôlées par de nombreux facteurs biotiques associés à l'hôte et à la communauté d'insectes présentes dans l'écosystème, mais également par des facteurs intrinsèques à l'espèce. Dans ce chapitre, à travers l'étude du pin d'Alep, espèce située dans son aire de distribution et résistante aux sécheresses estivales, nous souhaitons comprendre les facteurs contribuant au maintien d'une population de scolytes à l'état endémique, plus particulièrement dans un environnement où une ressource favorable (i.e hôte affaibli) est peu abondante et est par conséquent un facteur limitant. En effet, le pin d'Alep, dont l'état sanitaire est meilleur que celui d'autres espèces de conifères en région méditerranéenne, fournit un cadre potentiellement contraignant à des populations de scolytes à fort caractère éruptif tels que *T. destruens*.

T. destruens est une espèce peu étudiée en Europe, et particulièrement en France, alors qu'elle présente des intérêts économiques et écologiques majeurs dans les forêts méditerranéennes. En Afrique du Nord et en Italie, *T. destruens* présente deux phases de dispersion : à l'automne (octobre-novembre) et au printemps (février-mars) (Nanni & Tiberi 1997; Chakali 2005; Horn et al. 2006). C'est pourquoi, nous avons souhaité, dans un premier temps, clarifier le cycle biologique de *T. destruens* dans le sud-est de la France (phénologie, nombre de générations sœurs), afin de les comparer aux connaissances établies dans d'autres localités en Europe. Dans un deuxième temps, nous nous sommes intéressés aux facteurs écologiques contribuant au maintien d'un état endémique dans une population de *T. destruens*. Ces facteurs résultent des trois catégories d'effets suivantes et sur lesquelles nous avons porté une attention particulière : (1) **les effets de l'hôte** : à travers l'étude de la vulnérabilité de l'hôte aux attaques de *T. destruens* (sa sensibilité et sa résistance); (2) **les effets populationnels intrinsèques à *T. destruens*** : à travers l'étude de la compétition intra-spécifique et des stratégies d'exploitation des hôtes; et (3) **les effets de la communauté d'insectes** : à travers l'étude de la compétition interspécifique et de la prédation.

Dans ce chapitre, nous avons décliné les arbres attaqués sur les troncs en trois catégories : (1) les attaques réussies : les arbres attaqués sur le tronc sont morts (présence de trous d'entrée et de sortie de scolytes), (2) les attaques non réussies : les arbres attaqués sur le tronc ont résisté aux attaques (présence de trous d'entrée uniquement) et (3) l'absence d'attaque : aucun trou d'entrée observé. En ce qui concerne les arbres attaqués dans les pousses, nous avons établi les deux catégories suivantes : présence (non quantifiée) de pousses attaquées et (2) absence de pousses attaquées.

1. CYCLE DE VIE DE *T. DESTRUENS* DANS LE SUD-EST DE LA FRANCE

Conformément aux méthodes décrites dans le Chapitre II, nous avons pu caractériser à Gémenos la phénologie des **individus adultes matures** par l'installation de 10 pièges-vitres à interception multidirectionnelle (PVIM) sur les troncs et de 10 PVIM dans les houppiers. Ces pièges passifs ont été utilisés pour suivre en parallèle les périodes de vol et la distribution spatiale naturelle des attaques des adultes matures, sans interférence avec un attractif au sein de la parcelle qui biaiserait cette dernière estimation. Cependant, dans la mesure où la faible densité attendue de *T. destruens* sur ce site aurait pu affecter le rendement de ces pièges passifs et rendre difficile un suivi phénologique, un PVIM avec des attractifs (1 attractif alpha-pinène et 1 attractif d'éthanol Ultra-High Release, Contech, Canada) a également été installé en dehors de la parcelle, à une distance de 500 m, afin de préciser les périodes de vol entre avril 2011 et juin 2013. Chaque récolte de piège a été triée individuellement, en séparant les espèces de scolytes des autres espèces d'insectes. Parmi les espèces de scolytes, nous avons également dénombré les individus de *T. destruens*.

Pour caractériser les périodes d'émergences des **individus immatures** et le nombre de générations sœurs, nous avons coupé 6 arbres sains (sans aucune attaque de scolytes) en dehors de la parcelle et durant les périodes de vol attendues des adultes matures, déterminées selon la littérature et le piégeage attractif sur site (Kerdelhué et al. 2002; Faccoli et al. 2005; Peverieri et al. 2008). La première période de vol couverte a duré de mi-octobre à mi-décembre, et la seconde de fin janvier à fin mars.

Ces suivis de piégeage sur deux années consécutives ont permis de mettre en évidence à Gémenos l'existence de deux périodes de vol d'adultes matures, c'est-à-dire deux périodes distinctes d'attaques des troncs : en octobre-novembre et en février. Les relevés d'émergences des rondins soumis à ces deux phases d'attaques ont mis en évidence deux périodes distinctes d'émergence d'adultes immatures (Fig. 20), suggérant la production de deux générations sœurs au cours de l'hiver. Ces résultats sont confirmés par la méthodologie utilisée car deux périodes de coupe des arbres ont été faites avant le vol des individus adultes: une première coupe au mois d'octobre, et une deuxième coupe au mois de février. Au cours des deux années de suivi, les premières sorties des adultes immatures ont été observées avant la mi-avril, puis les deuxièmes sorties ont eu lieu à la mi-mai (Fig. 20). La première génération sœur est donc très probablement issue des premières attaques

de femelles aux mois d'octobre et novembre (première coupe d'arbre et premier vol des adultes matures), tandis que la deuxième génération sœur est très probablement issue d'une seconde phase d'attaques par la même cohorte de femelles en février (deuxième coupe d'arbre et deuxième vol des adultes matures). Il n'est pas fait mention d'une possible diapause hivernale dans la littérature. Nos résultats corroborent les observations faites en Espagne (Gallego et al. 2004), en Italie du Nord (Peverieri et al. 2008) et en Afrique du Nord (Chakali 2005).

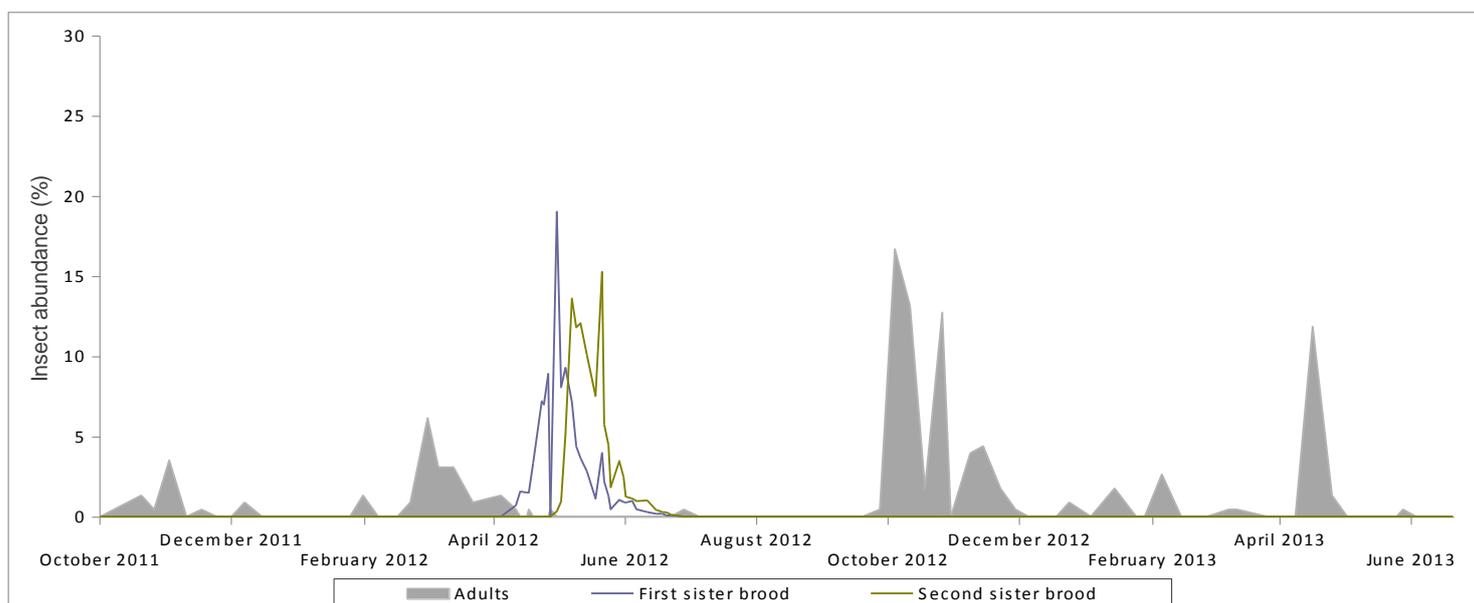


Fig. 20: Distribution saisonnière des émergences de *T. destruens* montrant les deux périodes de vol des individus adultes matures (gris) et les périodes d'émergences des individus adultes immatures issus de la première génération sœur (bleu) et de la deuxième génération sœur (verte) (Gémenos, France).

Afin de confirmer que la population de *T. destruens* de Gémenos se maintenait à un état endémique au cours de la période étudiée, nous avons recensé les attaques sur troncs dans un rayon de 200 mètres au-delà de notre parcelle de 178 arbres. Ceci fût réalisé pour détecter d'autres patchs d'attaques possibles, qui auraient pu interférer avec notre dispositif et révéler un « effet parcelle » dans nos données. Un faible nombre d'arbres attaqués supplémentaires (n=22), non agrégés, a été trouvé à l'extérieur de la parcelle. Cela suggère une faible pression de *T. destruens* sur ce massif de pins d'Alep, confirmant le niveau endémique de cette population.

La suite de ce chapitre décrira l'approche pluri-disciplinaire que nous avons conduite pour préciser les facteurs écologiques (hôte, communauté et populationnels) qui peuvent contribuer au maintien de cette population à l'état endémique.

2. LES FACTEURS D'ENDÉMIE DE *T. DESTRUENS* A GÉMENOS

2.1 LES FACTEURS LIÉS A L'HÔTE

Dans notre étude, nous avons distingué les facteurs prédisposants à l'attaque et les effets des attaques sur l'arbre. Les facteurs prédisposants sont caractérisés par la mesure de la croissance passée, de l'architecture hydraulique (vulnérabilité à la cavitation), du potentiel hydrique, de la taille de l'hôte et de la compétition subie par l'hôte. L'impact des attaques a, quant à lui, été étudié par des mesures réalisées après les attaques de scolytes en comparant des arbres attaqués ayant résisté aux attaques (densité minimale d'attaques : 38 attaques/m² ; densité maximale d'attaques : 494 attaques/m²) et des arbres non attaqués d'un point de vue de leur croissance hebdomadaire, leurs teneurs en réserves et leur masse surfacique des aiguilles. L'état sanitaire est une caractéristique plus difficile à classer, car dans notre étude, il est à la fois prédisposant et il peut aussi être impacté par les attaques de scolytes.

2.1.1 LES FACTEURS PRÉDISPOSANTS AUX ATTAQUES DE *T. DESTRUENS*

2.1.1.1 Caractères liés à la taille de l'hôte

Les scolytes repèrent leurs hôtes par divers stimuli sensoriels (forme de l'arbre, composés chimiques émis par les arbres...). Le diamètre de l'arbre (ou la circonférence) est une caractéristique importante dans la sélection de l'hôte. Il peut déterminer la qualité individuelle de la descendance (par exemple la taille corporelle des descendants et leur contenu lipidique) (Graf et al. 2012). La circonférence de tous les arbres de la parcelle a donc été mesurée (n=178). Nous avons différencié les arbres attaqués dans les pousses (n=62) et les arbres attaqués sur les troncs (n=19) pour voir si les exigences dans la sélection des hôtes variaient entre les deux phases de dispersion de l'insecte. À Gémenos, le diamètre des arbres se répartit de 150 à 550 mm et les arbres attaqués par *T. destruens* se répartissent dans toutes ces classes de diamètre (Fig.21). Les arbres attaqués dans les pousses ont une circonférence significativement plus élevée que les arbres non attaqués dans les pousses (Test t

de Student ; $t = 4.41$, $df = 144.47$, $p < 0.001$) (Fig.22a). Les attaques sur les troncs ont lieu sur des arbres de même circonférence (Test t de Student ; $t = -1.16$, $df = 21.82$, $p=0.258$) (Fig. 22b).

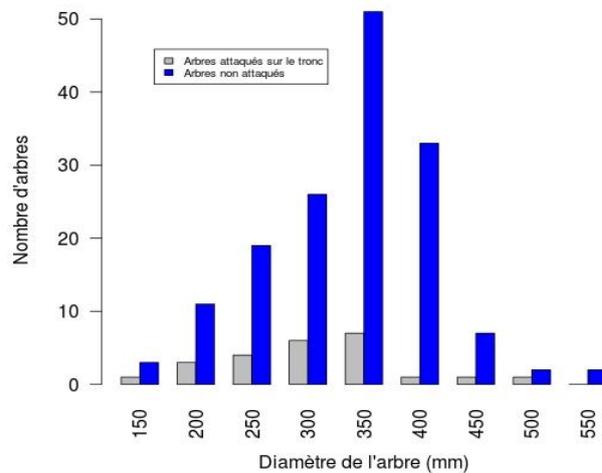


Fig. 21: Histogramme de répartition des diamètres des arbres attaqués sur les troncs et ayant résisté aux attaques (gris) et des arbres non attaqués sur les troncs (bleu) à Gémenos, France.

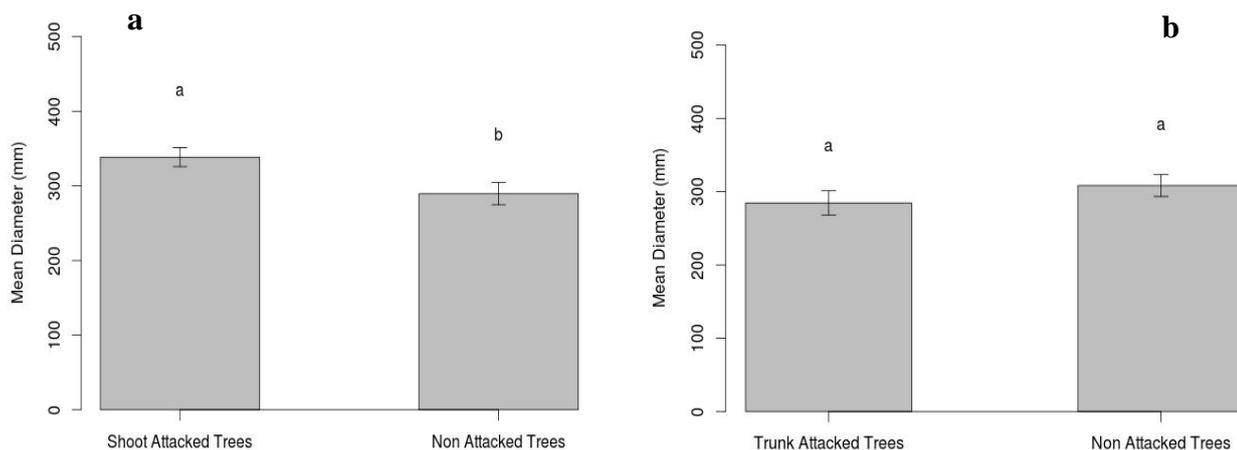


Fig. 22: a) Diamètre moyen des arbres attaqués dans les pousses ($n=62$) et non attaqués dans les pousses ($n=102$) au printemps 2012 ; b) Diamètre des arbres attaqués sur les troncs et ayant résisté aux attaques ($n=19$) et non attaqués sur les troncs à l'automne 2010 ($n=148$).

Nous avons mesuré également l'épaisseur de l'écorce sur 12 arbres attaqués sur les troncs, 6 arbres attaqués dans les pousses et 12 arbres non attaqués aux 3 hauteurs différentes suivantes : 130 cm, 300 cm et 700 cm. L'épaisseur de l'écorce n'est pas significativement différente selon l'orientation

de prélèvement (nord, sud, est et ouest), respectivement pour chaque hauteur de mesure. Il existe une relation allométrique entre la hauteur totale de l'arbre, le diamètre de l'arbre et l'épaisseur de l'écorce à 3 hauteurs de mesure (130, 300 et 700 cm). Plus la hauteur de l'arbre augmente, plus le diamètre du tronc de l'arbre augmente significativement à 130 cm (Test de corrélation de Pearson, $r= 0.67$, $t = 4.22$, $df = 22$, $p < 0.001$), à 300 cm (Test de corrélation de Pearson, $r= 0.61$, $t = 3.57$, $df = 22$, $p < 0.01$) et à 700 cm (Test de corrélation de Pearson, $r= 0.75$, $t = 5.33$, $df = 22$, $p < 0.001$) (Fig. 23a). De même, plus la hauteur de l'arbre augmente plus l'épaisseur de l'écorce augmente à 130 cm (Test de corrélation de Pearson, $r= 0.36$, $t = 1.82$, $df = 22$, $p = 0.08$), à 300 cm (Test de corrélation de Pearson, $r= 0.23$, $t = 1.12$, $df = 22$, $p = 0.27$) et à 700 cm (Test de corrélation de Pearson, $r=0.45$, $t= 2.35$, $df = 22$, $p < 0.05$) (Fig. 23b).

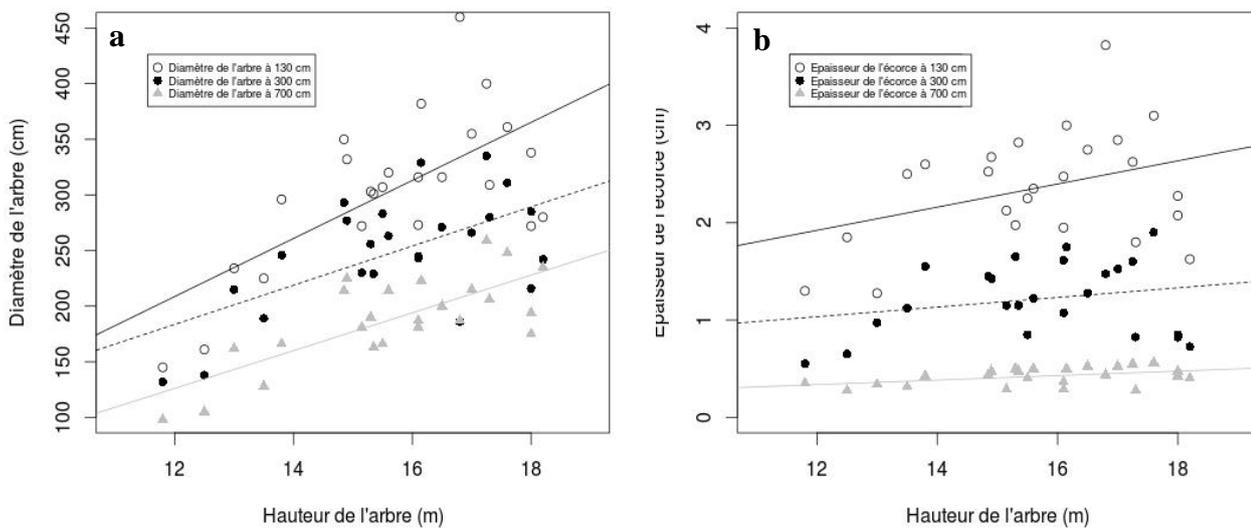


Fig. 23: a) Relation allométrique entre le diamètre de l'arbre (D) et la hauteur totale de l'arbre (H). Les droites de régression linéaires sont ajustées sur les points par plusieurs équations : pour $H=130\text{cm}$, $y (D) = 26.10x - 104.69$; pour $H=300\text{ cm}$, $y (D) = 17.62x - 27.87$; pour $H=700\text{ cm}$: $y (D) = 16.98x - 77.72$; b) Relation allométrique entre le diamètre de l'arbre (D) et l'épaisseur moyenne de l'écorce (E). Les droites de régression linéaires sont ajustées sur les points par plusieurs équations : pour $H=130\text{cm}$, $y (E) = 0.12x + 0.49$; pour $H=300\text{ cm}$, $y (E) = 0.05x + 0.44$; pour $H=700\text{ cm}$, $y (E) = 0.02x + 0.06$.

La comparaison de l'épaisseur moyenne de l'écorce entre les arbres attaqués sur le tronc ($n=12$) et les arbres non attaqués ($n=12$) ne montre aucune différence significative pour les 3 hauteurs de mesure (Test t de Student ; à 130 cm : $t = -0.51$, $df = 19.96$, $p= 0.61$; à 300 cm : $t= 0.44$, $df = 21.71$, $p= 0.66$; à 700 cm : $t= -0.31$, $df = 21.71$, $p= 0.76$) (Fig. 24a). Par contre, l'épaisseur moyenne de l'écorce des arbres attaqués dans les pousses est significativement plus élevée que l'épaisseur moyenne de l'écorce des arbres non attaqués dans les pousses (Test t de Student ; à 130 cm : $t = 3.683$, $df = 9.326$, $p < 0.01$; à 300 cm : $t = 3.4937$, $df = 20.33$, $p < 0.01$; à 700 cm : $t = 4.079$, $df =$

19.114, $p < 0.001$), confirmant que les attaques dans les pousses ont lieu sur des arbres vigoureux (Fig. 24b).

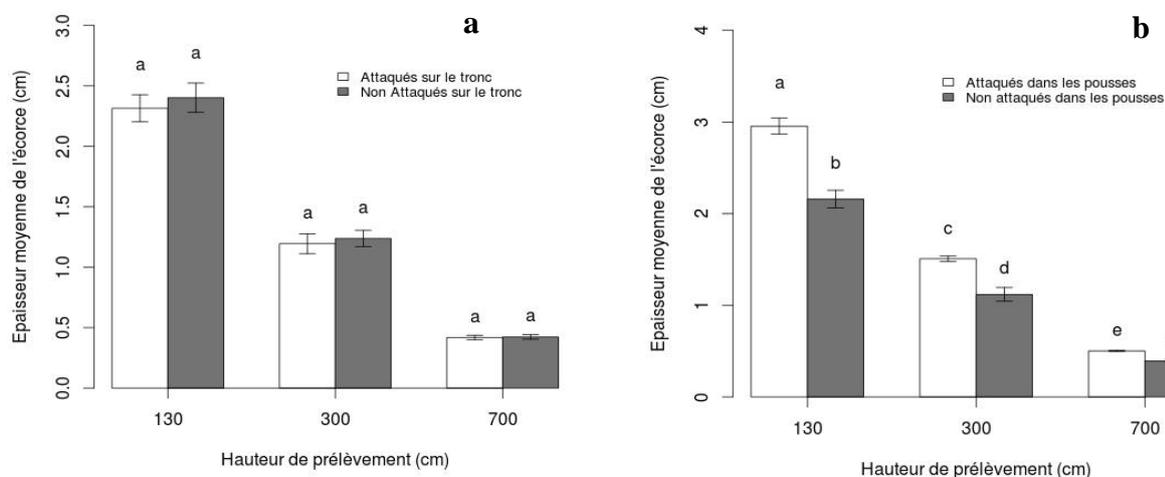


Fig. 24 : Épaisseur moyenne de l'écorce à 3 hauteurs de mesure (130, 300 et 700 cm) en fonction du statut d'attaque de l'arbre : a) les arbres attaqués sur le tronc et ayant résisté aux attaques (blanc) comparés aux arbres non attaqués sur le tronc (gris) ; b) les arbres attaqués dans les pousses (blanc) comparés aux arbres non attaqués dans les pousses (gris) à Gémenos, France.

2.1.1.2 Intensité de compétition entre les hôtes

La compétition subie par un arbre est essentiellement une compétition pour la lumière et pour l'accès à l'eau. Les contraintes d'accès à la ressource pour un arbre sont susceptibles d'en impacter négativement la croissance et de le rendre plus vulnérable aux attaques de scolytes. Dans ce cadre, nous avons utilisé l'indice de compétition de Martin-Ek (Stadt et al. 2007), basé sur la distance entre les arbres, pour tester l'hypothèse que des arbres soumis à une compétition sont plus vulnérables aux attaques de *T. destruens*. L'indice de Martin-Ek a été estimé pour chacun des 178 arbres de la parcelle dans un rayon de 1 à 10 m autour de chaque arbre.

Nous avons trouvé que cet indice de compétition, toutes distances confondues, est corrélé négativement à la hauteur de l'arbre (Test de corrélation de Pearson ; pour une distance de 5m : $r = -0.328$, $t = -4.42$, $df = 162$, $p < 0.001$, Fig. 25a ; pour une distance de 10m : $r = -0.484$, $t = -7.033$, $df = 162$, $p < 0.001$, Fig. 25b).

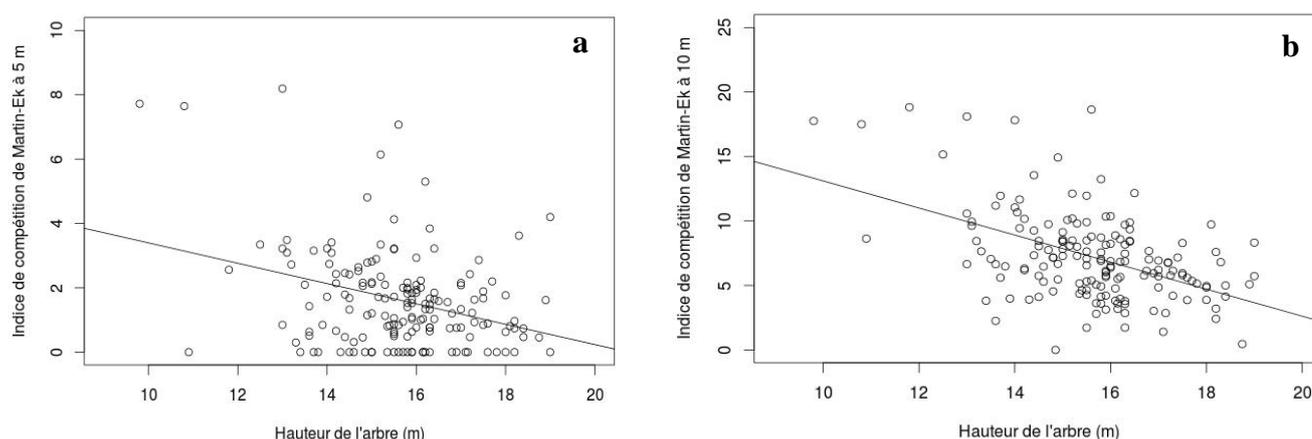


Fig. 25: a) Indice de compétition de Martin-Ek à une distance de 5 m en fonction de la hauteur de l'arbre. La droite de régression linéaire est ajustée sur les points selon l'équation suivante : $y = -0.316x + 6.552$. L'erreur standard résiduelle est de 1.449 ; b) Indice de compétition de Martin-Ek à une distance de 10 m en fonction de la hauteur de l'arbre. La droite de régression linéaire est ajustée sur les points selon l'équation suivante : $y = -1.049x + 23.59$. L'erreur standard résiduelle est de 3.02.

Les attaques dans les pousses sont corrélées négativement à l'indice de compétition à partir de 6 m de distance (Tableau 3) et positivement avec la hauteur de l'arbre : plus l'arbre est grand plus il risque d'être attaqué dans les pousses (Test de corrélation de Pearson : $r = 0.1594$, $t = 2.0563$, $df = 162$, $p < 0.05$). Par contre, les attaques sur les troncs ne sont pas corrélées à l'indice de compétition pour toutes les distances testées (de 2 à 10m).

Tableau 3: Corrélation entre la compétition subie par chaque arbre entre 2 et 10m (CI_{MAEK} : indice de compétition de Martin-Ek) et la présence ou non d'attaques dans les pousses pour les 178 arbres de la parcelle (Gémenos, France)

Distances testées par CI_{MAEK}	r	t	df	IC 95 %	p
2	0.01743	0.222	162	-0.1362 0.1702	0.825 NS
4	-0.1018	-1.3026	162	-0.2511 0.0522	0.195 NS
6	-0.1554	-2.0031	162	-0.3015 -0.0023	0.047 *
8	-0.1364	-1.7525	162	-0.2837 0.0172	0.081 .
10	-0.1870	-2.423	162	-0.3308 -0.034	0.016 *

* : $p < 0.05$; . : $p < 0.1$; NS : non significatif

Les attaques sur les troncs sont indépendantes de la compétition subie par l'arbre toutes distances confondues, tandis que les attaques dans les pousses ont préférentiellement lieu sur des arbres dominants moins soumis à la compétition ce qui confirme les résultats obtenus sur les diamètres.

2.1.1.3 La croissance radiale passée et la densité du bois

La croissance radiale et la densité du bois d'un arbre sont des mesures indirectes de l'activité du cambium et permettent de reconstruire le climat et les perturbations passées qui peuvent altérer la croissance du peuplement forestier (changement climatique, pollution, incendies, attaques de parasites...). La croissance radiale dépend de la quantité de carbone allouée à l'ensemble des processus déterminant le fonctionnement et la croissance de l'arbre : assimilation par la photosynthèse et utilisation pour la respiration, la reproduction, les mécanismes de défense et la mise en réserves. Une croissance passée faible peut prédisposer l'arbre aux attaques de scolytes. Tous les arbres de la parcelle (n=178) ont ainsi été carottés afin d'estimer la croissance passée et la densité du bois de chacun des arbres. Cependant, seulement 115 carottes ont pu être analysées car certaines carottes ont cassées lors du sciage ou les images étaient floues après leur passage aux rayons X. Dans un premier temps, nous avons estimé les variations inter-annuelles de croissance et de densité entre les arbres attaqués sur les troncs et ayant résisté aux attaques (n=11) et non attaqués sur les troncs (n=12).

La croissance radiale et la densité du bois des arbres attaqués sur le tronc à l'automne 2010 et ayant résisté aux attaques, et des arbres non attaqués n'est pas significativement différente (Test t de Student, largeur de cernes : $t = 0.556$, $df = 18.82$, $p = 0.584$; densité du bois : $t = 1.383$, $df = 15.982$, $p\text{-value} = 0.185$). Cependant, nous avons observé des variations inter-annuelles de croissance significatives pour certaines années. La croissance radiale (largeur de cernes moyenne) était significativement plus faible pour les arbres attaqués aujourd'hui, en 1963, 1988 et 2003 (Fig. 26a). La densité du bois était significativement plus faible pour les arbres attaqués aujourd'hui, en 1972, 1978, 1994 et 2002 (Fig. 26b).

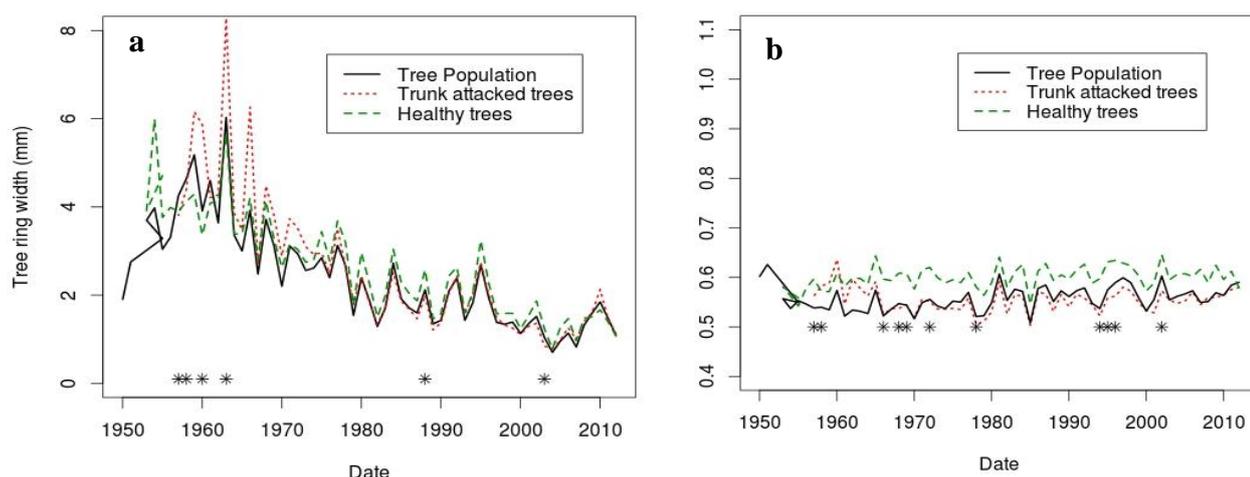


Fig. 26: a) Largeurs de cernes moyenne (mm) des arbres attaqués sur le tronc à l'automne 2010 et ayant résisté aux attaques (n=11, rouge), des arbres non attaqués (n=12, vert) et de la population (n=115, noir) de 1950 à 2012 ; b) Densité moyenne des arbres attaqués sur le tronc à l'automne 2010 et ayant résisté aux attaques (n=11, rouge), des arbres non attaqués (n=12, vert) et de la population (n=115, noir) de 1950 à 2012. Les étoiles indiquent un seuil de significativité au test t de Student où $p < 0.1$.

Nous avons ensuite calculé l'indice de croissance de 2003 à 2012 (rapport de la largeur observée sur la largeur moyenne de référence pour l'âge cambial correspondant) afin d'observer des différences de croissance entre arbres durant les dix dernières années. Nous avons testé par une analyse de variance les effets des différents paramètres pouvant interagir avec la croissance de l'arbre : les attaques de scolytes sur les troncs et dans les pousses, le déficit foliaire et la coloration anormale du houppier. L'indice de croissance confirme que la croissance des arbres attaqués sur les troncs à l'automne 2010 et 2011 et ayant résisté aux attaques (densité minimale d'attaques : 38 attaques/m² ; densité maximale d'attaques : 494 attaques/m²) n'est pas significativement différente de la croissance des arbres non attaqués au cours des dix dernières années. Par contre, les arbres défoliés avaient une croissance plus faible ces dix dernières années que les arbres peu ou pas défoliés en 2011 et 2012 (ANOVA, défoliation 2011 : $df= 1$, $F= 6.202$, $p < 0.05$; défoliation 2012 : $df= 1$, $F= 3.267$, $p= 0.07$). Cette tendance n'est pas significative pour la coloration anormale des aiguilles du houppier.

2.1.1.4 Potentiel hydrique et vulnérabilité à la cavitation des branches

Le potentiel hydrique de base traduit la disponibilité en eau pour un arbre et indirectement le stress hydrique subi par l'arbre. Le stress hydrique est souvent cité comme facteur responsable de la pullulation des insectes forestiers (Mattson & Haack 1987) car il affecte les mécanismes physiologiques de la plante-hôte (trade-off résistance versus croissance). Sur la parcelle de

Gémenos, nous avons récolté deux rameaux sur 6 arbres non attaqués et 6 arbres attaqués, soit au total 24 mesures de potentiel hydrique étalées durant la période de sécheresse estivale (en juillet 2011, 2012 et 2013). Les 12 arbres choisis sont des arbres suivis également pour la croissance hebdomadaire. Des mesures de potentiel hydrique (n=6) ont également été réalisées sur un site témoin situé à Fontblanche, site suivi pour les flux de carbone au sein d'un écosystème forestier méditerranéen et où aucune attaque de scolytes n'a été recensée à l'heure actuelle. Nous avons pu suivre la dynamique temporelle sur trois années consécutives du potentiel de base sur la parcelle témoin située à Fontblanche et sur la parcelle attaquée par *T. destruens* à Gémenos en comparant des arbres attaqués par les scolytes mais ayant résisté aux attaques (n=6) et des arbres non attaqués (6 arbres pour Gémenos et 6 arbres pour Fontblanche). Entre 2011 et 2013, les valeurs de potentiel de base augmentent pour les 3 catégories d'arbres (les arbres attaqués sur le tronc et résistants à l'attaque, les arbres non attaqués sur le tronc et les arbres témoins situés à Fontblanche) (Fig. 27) indiquant que le stress hydrique a été plus fort en 2011. Il y a une différence significative entre les arbres témoins de FontBlanche et les arbres attaqués ayant résisté aux attaques (densité minimale d'attaques : 38 attaques/m² ; densité maximale d'attaques : 494 attaques/m²) et les arbres non attaqués sur les troncs par les scolytes à Gémenos pour le potentiel de base (Test t de Student, pour les arbres attaqués : $t = -2.628$, $df = 3.492$, $p\text{-value} = 0.067$; pour les arbres non attaqués : $t = -2.468$, $df = 3.9$, $p\text{-value} = 0.070$).

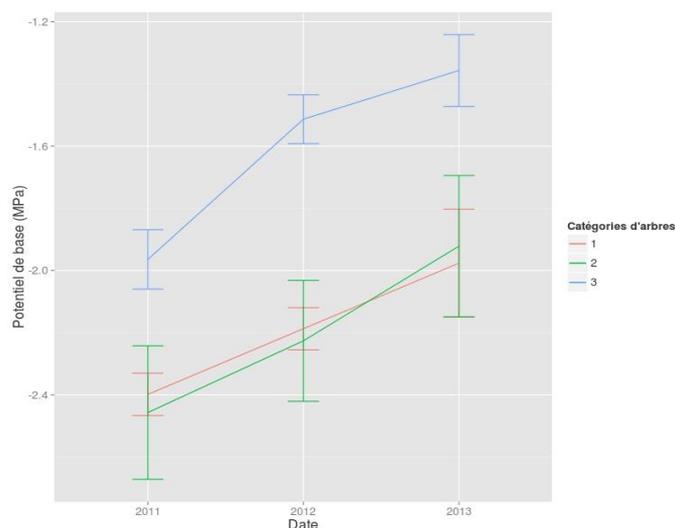


Fig. 27: Potentiel de base moyen pour le mois de Juillet 2011, 2012 et 2013 pour 3 catégories d'arbres : les arbres attaqués par les scolytes sur le tronc mais ayant résisté aux attaques (n=6, courbe rouge n°1), les arbres non attaqués par les scolytes sur le tronc (n=6, courbe verte n°2) et les arbres témoins échantillonnés à Fontblanche (n=6, courbe bleue n°3), site sans attaque de scolytes. Les deux premières catégories se situent dans la parcelle d'étude à Gémenos. Les barres verticales représentent l'écart-type sur la moyenne pour chaque catégorie et chaque année.

Par contre, il n'existe aucune différence significative pour le potentiel minimum entre les arbres témoins de FontBlanche et les arbres attaqués et non attaqués sur les troncs à Gémenos (Fig. 28). Le stress est donc en moyenne plus élevé à Gémenos (potentiel hydrique plus bas) qu'à FontBlanche ce qui pourrait expliquer l'absence de scolytes à FontBlanche. Par contre, il n'y a aucune différence significative des valeurs de potentiel de base entre 2011 et 2013, respectivement pour chaque catégorie, ce qui indique que les arbres attaqués et non attaqués subissent le même stress hydrique.

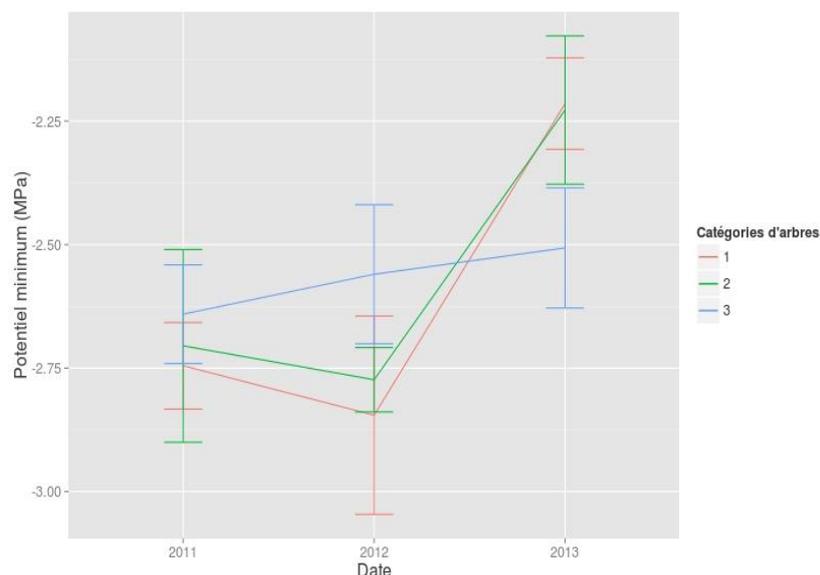


Fig. 28: Potentiel minimum moyen pour le mois de Juillet 2011, 2012 et 2013 pour 3 catégories d'arbres : les arbres attaqués par les scolytes sur le tronc mais ayant résisté aux attaques (n=6, courbe rouge n°1), les arbres non attaqués par les scolytes sur le tronc (n=6, courbe verte n°2) et les arbres témoins échantillonnés à Fontblanche (n=6, courbe bleue n°3), site sans attaque de scolytes. Les deux premières catégories se situent dans la parcelle d'étude à Gémenos. Les barres verticales représentent l'écart-type sur la moyenne pour chaque catégorie et chaque année.

En complément des mesures de potentiel hydrique, nous avons également prélevé des échantillons pour effectuer des mesures de cavitation sur 12 arbres attaqués ayant résisté aux attaques et 12 arbres non attaqués à Gémenos. Ces arbres sont les mêmes arbres suivis pour le potentiel hydrique et la croissance hebdomadaire (n=24). Nous avons tracé les courbes de vulnérabilité à la cavitation représentant la perte de conductivité hydraulique (PLC, %) en fonction de la valeur de pression existante dans le xylème (exprimée en mégapascal, MPa). Les courbes sont obtenues en utilisant l'équation de Pammenter et Vander Willigen (1998) :

$$PLC = 100 / (1 + \exp(a(\Psi - b)))$$

où PLC est le pourcentage de perte de conductivité, ψ est le potentiel hydrique correspondant (MPa), a est la pente de la courbe au point d'inflexion et b est la valeur du P_{50} .

La courbe de vulnérabilité à la cavitation des arbres attaqués par les scolytes montre que les arbres attaqués par les scolytes ont une P_{50} plus faible que les arbres non attaqués, c'est-à-dire que ces arbres sont plus vulnérables à la cavitation que les autres arbres (Fig. 29).

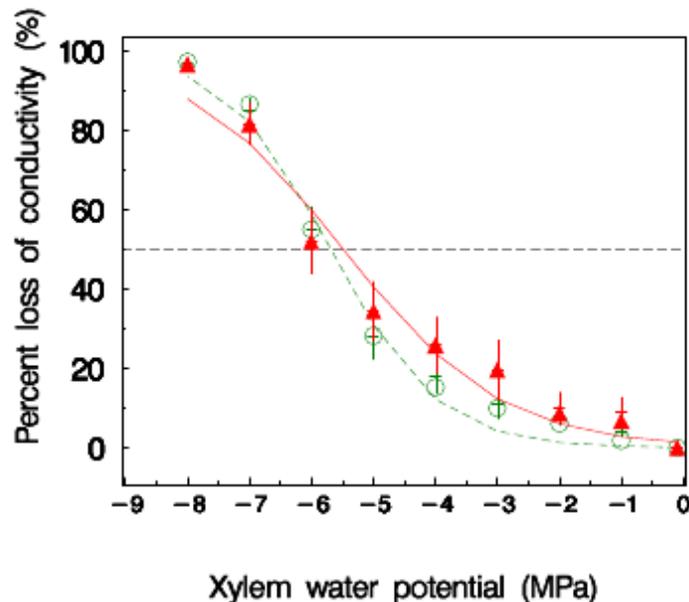


Fig. 29 : Courbe de vulnérabilité à la cavitation (PLC,%) des arbres attaqués par les scolytes sur le tronc et résistant aux attaques (triangles rouges), et des arbres non attaqués (ronds verts). Ces valeurs sont prédites par le modèle de Pammenter et Vander Willigen. Les courbes représentent l'ajustement du modèle aux points (rouge : arbre attaqués ; vert : arbres non attaqués). La barre verticale représente l'erreur standard sur la moyenne pour les mêmes points.

2.1.2 L'IMPACT DES ATTAQUES SUR L'HÔTE

2.1.2.1 L'assimilation du carbone à travers la croissance hebdomadaire, le LMA et les chutes de litière

Lors d'une attaque de scolytes, une baisse de la croissance aussi peut être observée due à la ré-allocation du carbone pour les mécanismes de défense, c'est ce que nous avons étudié dans cette partie. En complément de l'étude sur la croissance radiale, la croissance hebdomadaire permet de détecter finement les variations de croissance au cours d'une saison de végétation. Elle a été mesurée sur 24 arbres à l'aide de dendromicromètres manuels (12 arbres non attaqués et 12 arbres attaqués sur le tronc). Ces variations de croissance associées aux traits foliaires : la surface des

aiguilles, leur masse et la masse surfacique ou LMA (Leaf Mass Area) peuvent permettre de comprendre le type et l'intensité des contraintes environnementales subies par l'arbre. Le LMA est le rapport entre le poids sec des feuilles et leur surface. Il conditionne fortement le processus de photosynthèse et d'assimilation du carbone dans l'arbre. Il caractérise l'adaptation des arbres aux conditions environnementales, notamment à l'environnement lumineux et au stress hydrique. Il a également été mesuré sur les arbres suivis pour la croissance hebdomadaire (n=24). Enfin, nous avons mesuré la dynamique saisonnière des chutes de litière en installant 10 paniers à litière répartis uniformément dans notre parcelle d'étude à Gémenos.

La croissance hebdomadaire des arbres attaqués sur le tronc (n=12) n'est pas significativement différente de celle des arbres non attaqués (n=12) (Test t de Student, $t = -0.379$, $df = 228$, $p = 0.705$) (Fig. 30). La croissance estivale en circonférence du Pin d'Alep est très faible, due à l'adaptation de cette espèce lors des périodes de sécheresses estivales : elle ferme ses stomates pour éviter les pertes en eau (Venetier & Huc 2013). Les arbres attaqués sur le tronc semblent avoir des périodes de plus fortes rétractations du tronc en période estivale mais cette tendance n'est pas significative.

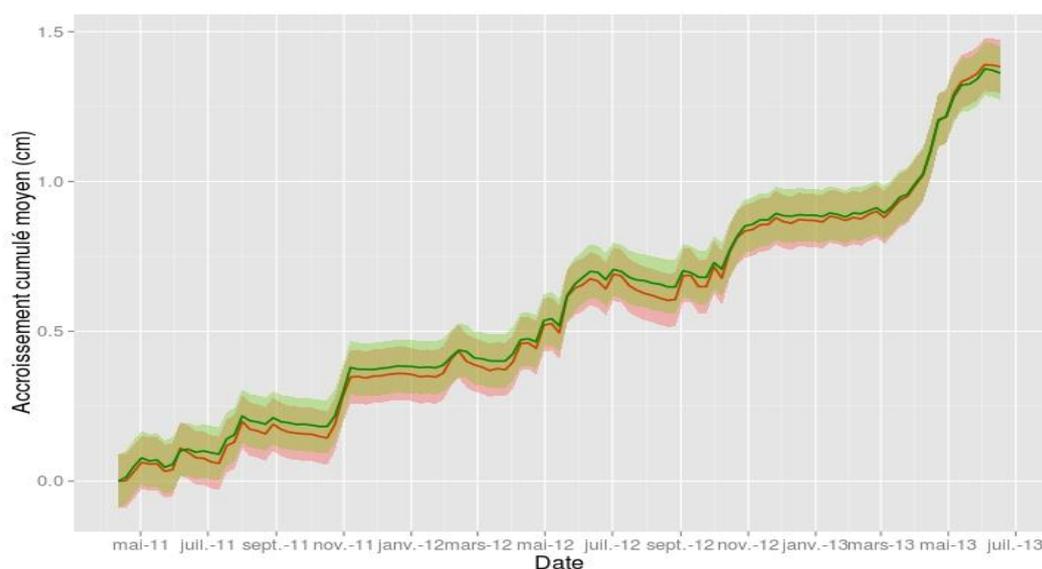


Fig. 30: Accroissement cumulé moyen (cm) \pm SE des arbres attaqués sur le tronc et ayant résisté aux attaques (n=12 ; courbe rouge) et non attaqués (n=12 ; courbe verte) sur le tronc d'Avril 2011 à Juin 2013 à Gémenos, France.

Sur les arbres suivis pour la croissance hebdomadaire, c'est-à-dire les arbres attaqués sur les troncs à l'automne 2010 et ayant résisté aux attaques (n=12) et les arbres non attaqués sur les troncs (n=12), nous avons récolté les échantillons dans la moitié supérieure du houppier vert (moitié

supérieure de la hauteur de base du houppier) en le divisant en 4 compartiments : le bas, le milieu, le haut et le sommet de l'arbre. Dans chacune de ces zones, nous avons prélevé les extrémités de rameaux les plus vigoureuses suivants les 4 points cardinaux : Nord, Ouest, Sud, Est. Les échantillons sont des rameaux comprenant au moins l'unité de croissance de l'année 2011. Pour chaque échantillon (n=312), nous avons mesuré pour l'unité de croissance 2011, le diamètre à la base de cette unité de croissance, le nombre d'aiguilles, la longueur de 10 aiguilles et leur poids sec après un passage à l'étuve à 60°C. La surface foliaire de 10 aiguilles par échantillon a été mesurée sur 16 sous-échantillons choisis dans différents compartiments et différentes orientations. Il existe une relation allométrique entre la surface de 10 aiguilles et leur longueur moyenne (Test de corrélation de Pearson, $r = 0.99$, $t = 43.26$, $df = 14$, $p < 0.001$) (Fig. 31).

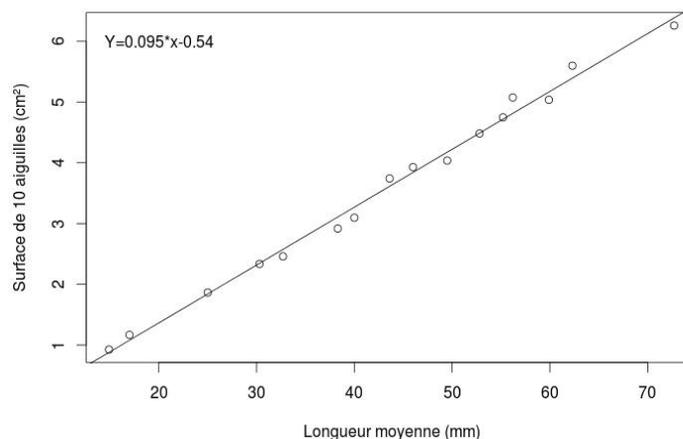


Fig. 31: Relation allométrique entre la surface de 10 aiguilles (cm²) et leur longueur moyenne. La droite de régression linéaire est ajustée sur les points par l'équation suivante : $y = 0.095x - 0.54$.

La surface foliaire a ensuite été calculée pour toutes les aiguilles grâce à l'équation de la droite de régression linéaire : $y = 0.095x - 0.54$, où x représente la longueur moyenne des aiguilles pour chaque échantillon. Le LMA a ensuite été calculé grâce à ces estimations de surface foliaire et aux mesures de poids sec.

$$LMA = \frac{\text{Poids sec des aiguilles}}{\text{Surface des aiguilles}}$$

La surface moyenne des aiguilles, la longueur moyenne des aiguilles et le poids moyen des aiguilles ne sont pas significativement différents entre les arbres attaqués et non attaqués sur le tronc. Par contre, nous avons montré que le LMA des arbres attaqués (n=12) était plus élevé que les arbres

non attaqués (n=12) mais cette tendance n'est pas significative (ANOVA, df=1, F= 2.79, p=0.109). Mais comme la surface moyenne des aiguilles et le poids moyen des aiguilles varient significativement avec le niveau dans l'arbre (bas, milieu, haut et sommet) et selon l'exposition, nous avons modélisé les différents facteurs agissant sur la longueur, la masse et la masse surfacique (LMA) des aiguilles de pins d'Alep grâce à un modèle linéaire généralisé et nous avons testé la significativité de ces effets par une analyse de variance (ANCOVA) (Tableau 4).

$$f(L_{moyenne}, P_{moyen}, LMA) = C + D_{2011} + S_{0,1} + N + O$$

avec $L_{moyenne}$, la longueur moyenne des aiguilles de pins, P_{moyen} , le poids moyen des aiguilles de pins, LMA , la masse surfacique des aiguilles, C , la circonférence des arbres, D_{2011} , la défoliation du houppier en 2011, $S_{0,1}$, la présence ou l'absence d'attaques de scolytes sur le tronc, N , le niveau du compartiment (bas, milieu, haut, sommet), et O , l'orientation de l'échantillon (Nord, Ouest, Sud, Est).

Tableau 4: Coefficients associés au modèle linéaire des différents facteurs agissant sur la longueur, la masse et la masse surfacique (LMA) des aiguilles de Pin d'Alep et significativité de ces effets après analyse de variance.

	Longueur	p	Masse	p	LMA	p
Ordonné	16.21		2.64E-02		319.04	
Caractéristiques de l'arbre						
Circonférence	0.02	3.06E-04 ***	6.47E-05	4.29E-02 *	-0.02	9.8E-03 *
Défoliation 2011	-0.05	NS	-4.74E-05	NS	0.02	NS
Absence de scolytes	-2.05	0.06 .	-1.05E-02	1.07E-02 *	-14.44	7.1E-03 **
Position dans le Houppier						
Haut	5.00		2.67E-02		34.89	
Milieu	1.01	5.36E-05 ***	8.41E-03	7.88E-10 ***	14.94	1.46E-09 ***
Sommet	7.62		4.45E-02		58.79	
Orientation						
Nord	-1.06		-1.81E-03		1.78	
Ouest	0.26	2.53E-02 *	4.69E-03	1.47E-02 *	11.79	NS
Sud	3.15		1.39E-02		13.20	

* : p < 0.05 ; ** : p < 0.01 ; *** : p < 0.001 ; NS : non significatif

La circonférence de l'arbre impactent positivement la longueur, la masse des aiguilles de pins d'Alep, et négativement leur LMA. L'orientation de l'échantillon (Nord, Sud, Est, Ouest) influe également sur la longueur et la masse des aiguilles, mais pas le LMA. La position de l'échantillon dans le houppier impacte significativement la longueur des aiguilles, leur masse et le LMA ; les LMA sont décroissants du sommet vers la base du houppier. La présence de scolytes sur les troncs conduit à des masses, des longueurs ainsi qu'à des LMA plus élevés. Enfin, la défoliation de l'année 2011 n'a aucun effet significatif sur la longueur des aiguilles, leur masse et le LMA (Tableau 4).

Parallèlement à ces mesures de croissance et de LMA, nous avons également suivi la dynamique des chutes de litière de Juillet 2011 à Juin 2013. Les chutes d'aiguilles sont importantes lors des périodes estivales, au moment où la croissance est réduite (Fig. 32). Ces chutes d'aiguilles et l'arrêt de la croissance associé font partie de l'adaptation du pin d'Alep à un environnement soumis à un stress hydrique important en période estivale. Nous n'avons pas remarqué de périodes anormales de chutes d'aiguilles liées aux attaques de scolytes sur le tronc et/ou dans les jeunes rameaux de pins.

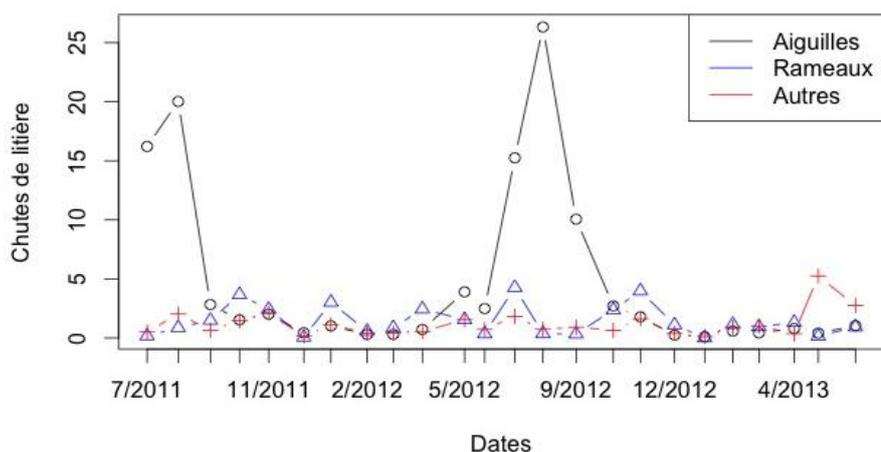


Fig. 32 : Dynamique saisonnière des chutes de litière des pins d'Alep de Juillet 2011 à Juin 2013 à Gémenos, France.

L'étude de la croissance hebdomadaire et du LMA n'ont pas montré de différences très probantes entre les arbres attaqués et non attaqués par les scolytes sur le tronc. La croissance n'est pas significativement différente entre les arbres attaqués sur le tronc et les arbres non attaqués et il y a une légère tendance pour les arbres attaqués à avoir un LMA plus fort quand on prend les autres sources de variation comme cofacteurs. Mais ce résultat ne semble pas aisément interprétable. À

l'échelle de la parcelle, les arbres développent la même stratégie d'évitement de la sécheresse lors des périodes estivales : un arrêt de la croissance avec des périodes de rétractations du tronc légèrement plus fortes pour les arbres attaqués par les scolytes, et une chute d'aiguilles importante permettent de limiter les pertes en eau par la transpiration et d'éviter le phénomène de cavitation.

Nous pouvons conclure que nous n'observons pas d'impact de l'attaque des scolytes sur les troncs sur l'accroissement en diamètre des arbres (densité minimale d'attaques : 38 attaques/m² ; densité maximale d'attaques : 494 attaques/m²).

2.1.2.2 Allocation des réserves carbonées pour les mécanismes de défense

Les mécanismes physiologiques sous-jacents aux mécanismes de résistance de l'hôte face aux attaques de scolytes sont insuffisamment étudiés. Néanmoins, il est généralement établi que les conifères résistent aux attaques de scolytes et aux champignons associés par un double mécanisme de défense : dans un premier temps, il y a la défense innée qui consiste en l'émission de résine due à la rupture des canaux résinifères lors de l'entrée du scolyte, et dans un deuxième temps, la défense induite qui correspond au maintien de l'insecte ou du champignon dans des poches imbibées de résine. La résistance de l'arbre dépend de sa vitalité au moment de l'attaque, c'est-à-dire sa capacité à allouer des réserves pour subvenir aux fortes demandes énergétiques des mécanismes de défense. Plus la réaction de défense est intense plus l'arbre est vulnérable. Chez les arbres, les réserves carbonées sont stockées sous forme de glucides non structuraux (amidon, sucres solubles) et de lipides (triacylglycerol), dans les différentes parties de l'arbre (aiguilles, troncs, racines) (Fischer & Höll 1991). Nous avons souhaité estimer la dynamique des réserves carbonées de paires d'arbres attaqués ayant résisté aux attaques et non attaqués avant et après la période de sécheresse estivale (juin et octobre 2011), afin d'estimer si les arbres attaqués par les scolytes sur le tronc à l'automne et ayant résisté aux attaques ont plus de difficultés à mobiliser leurs réserves lors de la période de sécheresse estivale l'année suivant l'attaque. Dans un deuxième temps, nous avons regardé si le déficit foliaire affecte les concentrations en réserves carbonées dans le phloème. Pour mesurer les concentrations en réserves carbonées de l'arbre, nous avons prélevé sur 10 arbres (5 arbres non attaqués et 5 arbres attaqués), deux carottes à 1.30m à la tarière de Pressler (diamètre : 0.5 cm) avec une longueur suffisante pour avoir l'ensemble de l'aubier. Puis, nous avons prélevé deux pastilles de phloème à l'emporte-pièce (diamètre : 1.5 cm). Les échantillons ont ensuite été numérotés, placés

dans des sachets avec la date de prélèvement et conservés à -18°C dans un premier temps et -80°C jusqu'à l'analyse biochimique faite en collaboration avec l'équipe d'écophysiologie végétale du laboratoire « écologie, systématique et évolution » de Paris-Sud Orsay.

Dans le phloème, entre juin et octobre 2011, les concentrations moyennes en réserves varient entre les arbres attequés et non attequés sur le tronc à l'automne 2010, mais cette tendance n'est significative que pour l'amidon (Fig. 33). L'amidon diminue significativement plus, entre juin et octobre 2011 pour les arbres attequés (Test de Wilcoxon : $W=24$, $p < 0.05$) que pour les arbres non attequés (Test de Wilcoxon : $W= 25$, $p < 0.01$), mais ce résultat est avant tout du au fait que les concentrations en amidon étaient plus fortes en juin 2011 chez les arbres attequés. Hormis l'amidon, nous avons noté que les réserves en fructose, glucose et sucres totaux augmentent entre juin et octobre 2011 pour les arbres attequés sur le tronc à l'automne 2010 (pour le fructose, glucose et les sucres totaux, Test de Wilcoxon : $W=0$, $p < 0.01$) alors que la tendance inverse est observée chez les arbres non attequés (Test de Wilcoxon ; pour le fructose, $W=1$, $p < 0.05$; pour le glucose, $W=0$, $p < 0.01$; pour les sucres totaux, $W=0$, $p < 0.01$) (Fig. 33).

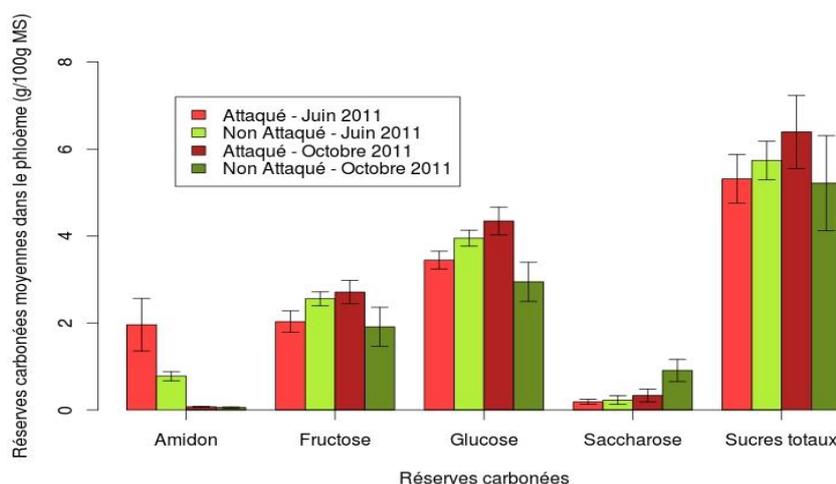


Fig. 33: Concentration (g/100 g de matière sèche) des réserves carbonées moyennes (amidon, fructose, glucose, saccharose et sucres totaux) dans le phloème entre juin et octobre 2011 pour les arbres attequés et ayant résisté aux attaques et les arbres non attequés par les scolytes sur le tronc à l'automne 2010.

Dans le xylème, les concentrations en amidon, fructose, glucose, saccharose et sucres totaux, en juin et en octobre ne sont pas significativement différentes entre les arbres sains et attequés. Dans le xylème, les variations sont moins importantes mais il existe comme dans le phloème une teneur en amidon significativement différente entre octobre et juin 2011 pour les arbres attequés

(Test de Wilcoxon : $W=25$, $p < 0.05$) et les arbres non attaqués sur le tronc à l'automne 2010 (Test de Wilcoxon : $W= 25$, $p < 0.05$) (Fig. 34). Nous observons une diminution plus forte des teneurs en glucose, fructose et sucres totaux chez les arbres attaqués entre juin et octobre. Pour les arbres non attaqués, les teneurs en sucres totaux sont significativement plus élevées dans le xylème que les teneurs en saccharose, glucose, fructose et amidon au mois de juin (pour le saccharose, Test de Wilcoxon : $W= 1$, $p < 0.05$; pour le glucose, le fructose et l'amidon, Test de Wilcoxon : $W= 0$, $p < 0.01$) et octobre 2011 (pour l'amidon, Test de Wilcoxon : $W= 0$, $p < 0.05$; pour le glucose, le fructose et le saccharose, Test de Wilcoxon : $W= 0$, $p < 0.01$). De même, les teneurs en amidon sont significativement plus faibles en octobre 2011 que les teneurs en saccharose, glucose, fructose et sucres totaux pour les arbres attaqués et non attaqués (Test de Wilcoxon : $W= 0$, $p < 0.05$). Le déficit foliaire joue également un rôle important dans les teneurs en amidon, fructose, glucose, saccharose et sucres totaux, dans le phloème. En effet, plus le déficit foliaire augmente plus les teneurs en réserves diminuent (Fig. 35). Néanmoins, cette tendance n'est pas significative. Cette absence de significativité peut être expliquée par les faibles effectifs étudiés, une densité d'attaques trop basse et un stockage des réserves carbonées dans d'autres parties de l'arbre (feuilles, racines).

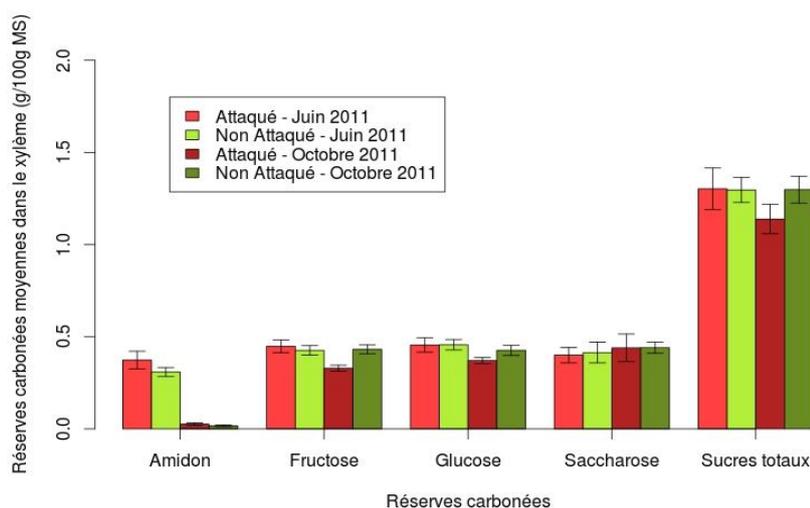


Fig. 34: Concentration (g/100 g de matière sèche) des réserves carbonées moyennes (amidon, fructose, glucose, saccharose et sucres totaux) dans le xylème entre juin et octobre 2011 pour les arbres attaqués et ayant résisté aux attaques sur les troncs et les arbres non attaqués par les scolytes sur le tronc à l'automne 2010.

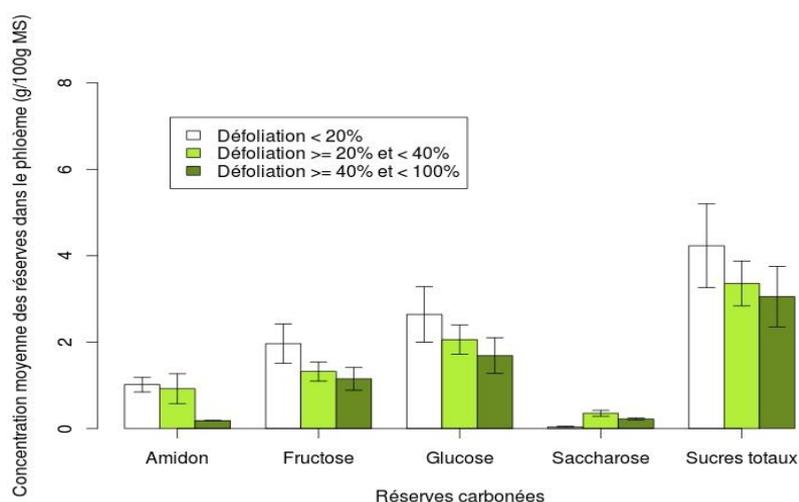


Fig. 35:

Concentration moyenne des réserves carbonées dans le phloème selon le déficit foliaire (blanc : les arbres sains avec moins de 20 % de déficit foliaire ; vert clair : les arbres dépérissants avec entre 20 et 40 % de déficit foliaire ; vert foncé : les arbres fortement dépérissants avec plus de 40 % de déficit foliaire) des pins échantillonnés (n=10) à Gémenos, France.

Dans le tronc, au niveau du phloème, le glucose et le fructose sont les principales réserves carbonées. L'amidon est présent en quantité plus faible et le saccharose est rare. Ces résultats concordent avec l'étude menée par Annila et al. (1999) chez le pin sylvestre. L'amidon varie fortement au cours de la saison. En effet, la teneur en amidon diminue fortement entre le mois de juin et le mois d'octobre par rapport aux autres réserves contenues dans le phloème du tronc.

Dans le tronc, au niveau du xylème, les réserves sont présentes en quantité plus faible que dans le phloème. Comme dans le phloème, la teneur en amidon diminue fortement entre juin et octobre, contrairement aux autres réserves qui varient peu entre juin et octobre. Cette tendance a été montrée à la fois chez des espèces feuillues et résineuses, où l'amidon joue un rôle très important dans la croissance de la plante (mécanismes de division cellulaire) car il stocke le carbone dans les périodes de surplus d'assimilation de carbone (Hoch et al. 2003).

Des études précédentes ont montré l'impact de la défoliation par *Diprion pini* sur les teneurs en réserves carbonées du phloème chez le pin sylvestre (Ericsson & Persson 1980; Webb & Kilpatrick 1993; Annila et al. 1999). Nous avons observé une baisse de la teneur en amidon pour les arbres avec un déficit foliaire plus élevé. Nos résultats sont en accord avec ceux trouvés par Annila et al. (1999) qui montrent que les arbres défoliés ont une teneur plus faible en amidon et en sucres totaux et pourtant ils ont résisté aux attaques de *T. piniperda*. Par conséquent, comme les attaques sur les troncs conduisent à une augmentation de la défoliation, celle-ci peut produire indirectement une

modification de la teneur en amidon qui est compatible avec la baisse d'amidon plus forte chez les arbres attaqués sur le tronc. Par contre, nous n'obtenons pas de résultats très probants quant au coût de l'attaque sur les troncs sur les dynamiques des autres réserves que l'amidon. Visiblement, ces réserves diminuent dans le xylème tout en augmentant dans le phloème. L'attaque, si elle a un effet, produit plutôt des déséquilibres dans l'allocation du carbone qu'une chute globale des réserves.

2.1.3 ÉTAT SANITAIRE DES HÔTES

Dans cette étude, l'état sanitaire de chacun des 178 arbres de la parcelle a été défini par un pourcentage de déficit foliaire et de coloration anormale du houppier notable. Tous les arbres ont donc été examinés et notés à l'aide de jumelles (Swarovski *40) par les mêmes observateurs. L'arbre qui présentait le moins de défoliation et de coloration anormale a servi d'arbre étalon. Il a été désigné hors de la placette par les observateurs. Les arbres de la placette ont ensuite été classés selon les 4 catégories suivantes :

- Catégorie 0 : arbre sain qui présente moins de 20 % de décoloration des aiguilles et de déficit foliaire,
- Catégorie 1 : arbre dépérissant, dont le houppier est faiblement endommagé (décoloration et/ou déficit foliaire entre 20 et 40 %),
- Catégorie 2 : arbre très dépérissant dont le niveau de décoloration et/ou déficit foliaire est supérieur à 40 %,
- Catégorie 3 : arbre mort totalement défolié ou 100 % d'aiguilles rouges.

Lors de la notation sanitaire du pin d'Alep, la présence de pousses attaquées par *T. destruens* (pousses avec aiguilles rouges) a également été renseignée. En 2011, les arbres attaqués dans les pousses ont été repérés lors des observations d'état sanitaire à l'aide de jumelles, alors qu'en 2012, ils ont été repérés depuis la cime de certains arbres, après grimpage.

Les mesures de déficit foliaire montrent que plus de 90 % des arbres de la parcelle présentent moins de 40 % de défoliation. Il existe donc peu d'arbres vraiment dépérissant (i.e. avec plus de 40 % de défoliation), mais 70 % d'entre eux présentent tout de même une défoliation modérée comprise entre 20 et 40 % (Fig. 36a). Les pourcentages de défoliation ont augmenté entre 2011 et 2012 mais cette différence n'est significative que pour les arbres non attaqués (Test t de Student ; sur les arbres

non attaqués : $t = -3.37$, $df = 158.83$, $p < 0.001$; sur les arbres attaqués dans les pousses : $t = 0.84$, $df = 35.94$, $p = 0.41$; sur les arbres attaqués sur les troncs: $t = -0.74$, $df = 3.11$, $p = 0.51$) (Fig. 36b). Ce résultat est l'inverse de celui que nous aurions pu attendre mais, d'une part, il faut noter que seulement quatre nouveaux arbres ont été attaqués en 2012, et d'autre part, la méthode de détection des attaques sur pousses n'a pas été la même entre 2011 et 2012.

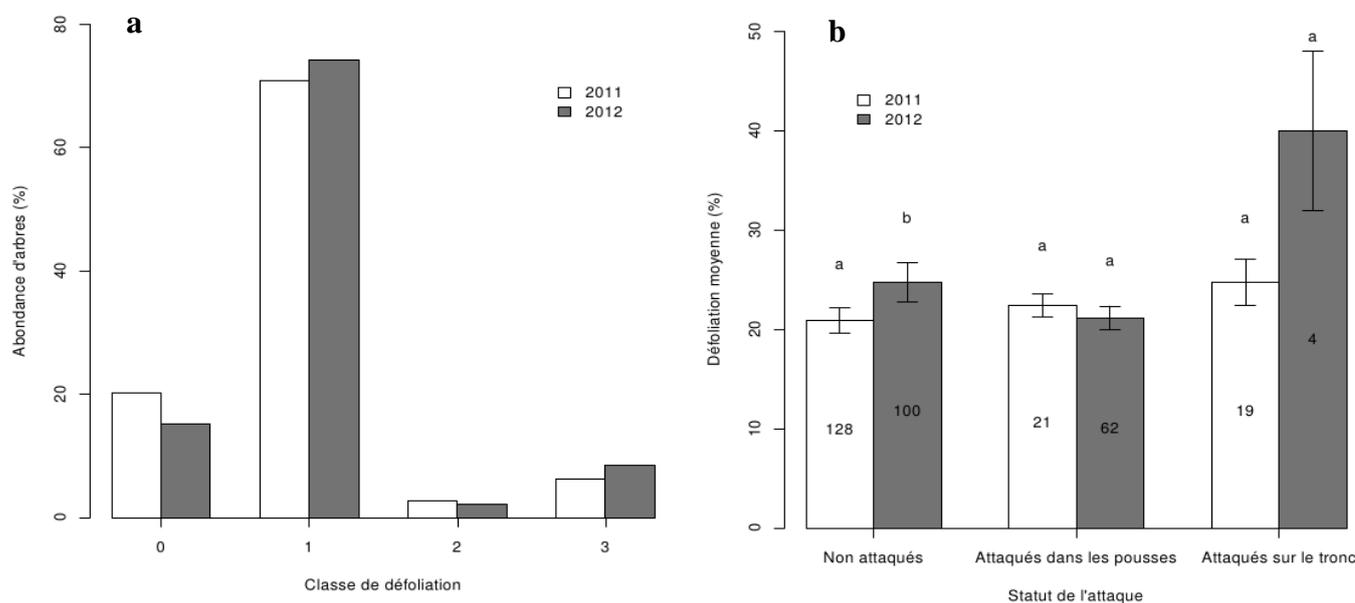


Fig. 36: a) Abondance d'arbres dans la parcelle en fonction de la classe de défoliation en 2011 et 2012 (0 : moins de 20 % de déficit foliaire ; 1 : entre 20 et 40 % de déficit foliaire ; 2 : plus de 40 % de déficit foliaire ; 3 : arbre mort totalement défolié) ; b) Défoliation moyenne des arbres (\pm erreur standard) en fonction de la présence ou non d'attaques dans les pousses ou sur les troncs en 2011 et 2012. Les lettres différentes représentent des moyennes statistiquement différentes. Les nombres inscrits dans chaque barre de l'histogramme représentent le nombre d'arbres dans chaque catégorie par année de mesure. Les arbres morts ne sont pas inclus dans cette analyse.

Concernant la coloration anormale des aiguilles des pins d'Alep, plus de 90 % des arbres de la parcelle ont une coloration anormale du houppier inférieure à 20 % (catégorie 0 de coloration anormale) (Fig. 37a). Entre 2011 et 2012, comme pour le déficit foliaire, la coloration anormale des aiguilles de pins a augmenté mais cette différence n'est significative que pour les arbres non attaqués (Test t de Student ; les arbres non attaqués : $t = -2.83$, $df = 120.66$, $p < 0.01$; les arbres attaqués dans les pousses : $t = 0.29$, $df = 39.96$, $p = 0.77$; les arbres attaqués sur le tronc et ayant résisté aux attaques : $t = -0.83$, $df = 3.13$, $p = 0.46$). Les arbres attaqués dans les pousses sont des arbres présentant une faible coloration anormale des aiguilles (moins de 10% de coloration anormale des aiguilles, Fig. 37b) et un faible déficit foliaire. Contrairement aux arbres attaqués dans

les pousses, les arbres attaqués sur les troncs à l'automne 2010 et ayant résisté aux attaques présentent une coloration anormale des aiguilles plus élevée en 2012 mais cette augmentation comme pour le déficit foliaire n'est pas significative du fait des faibles effectifs des attaques sur les troncs en 2012.

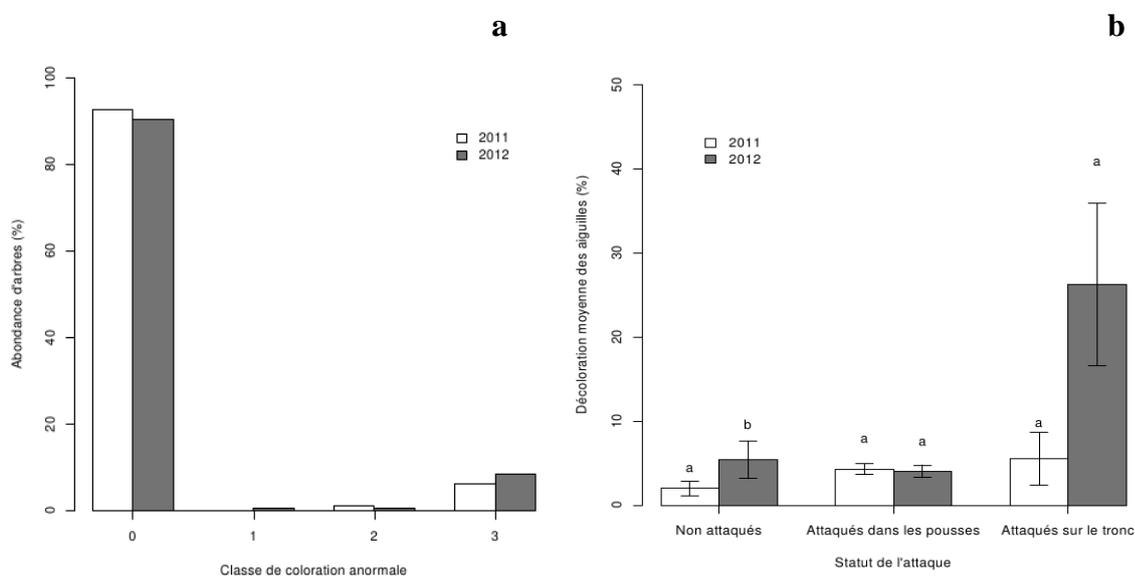


Fig. 37: a) Abondance d'arbres dans la parcelle en fonction de la classe de coloration anormale en 2011 et 2012 (0 : aucune coloration anormale; 1 : moins de 20% de coloration anormale; 2 : plus de 20 % de coloration anormale; 3 : arbre mort totalement décoloré) ; b) Décoloration moyenne des aiguilles (\pm erreur standard) en fonction de la présence ou non d'attaques dans les pousses ou sur les troncs en 2011 et 2012. Les lettres différentes représentent des moyennes statistiquement différentes.

À ce stade, nous avons montré que la dégradation de l'état sanitaire entre 2011 et 2012 ne peut être imputée à la présence de scolytes sur les troncs ou dans les pousses. Mais l'analyse fine, année après année, des corrélations entre la présence d'attaques et l'état sanitaire du houppier donne d'autres types d'indications. En 2011, le déficit foliaire et la coloration anormale du houppier sont significativement plus forts pour les arbres attaqués sur les troncs à l'automne 2010 et ayant résisté aux attaques (ANOVA, déficit foliaire : $df=1$, $F= 4.38$, $p < 0.05$; coloration anormale des aiguilles : $df=1$, $F= 4.13$, $p < 0.05$). En 2012, cette tendance n'est pas confirmée de manière significative car très peu d'arbres ont été attaqués. Ensuite, les attaques sur les troncs à l'automne 2011 ont eu lieu sur des arbres résistants présentant, à l'été 2011, un déficit foliaire et une coloration anormale des aiguilles significativement plus élevés (ANOVA, déficit foliaire : $df=2$, $F= 29.81$, $p < 0.001$; coloration anormale des aiguilles : $df= 2$, $F= 51.63$, $p < 0.001$). Au contraire, les attaques dans les pousses au printemps 2012 ont lieu sur des arbres avec un déficit foliaire et une coloration anormale plus faible que les arbres attaqués sur les troncs (ANOVA, $df=2$, $F= 35.54$, $p < 0.001$).

Pour conclure cette partie, dans notre parcelle d'étude :

- Les arbres attaqués sur les troncs à l'automne 2010 et ayant résisté aux attaques présentent un déficit foliaire plus important l'été 2011 suggérant que l'attaque sur les troncs affaiblit les arbres.
- Les arbres attaqués sur les troncs à l'automne 2011 et ayant résisté aux attaques correspondent à des arbres dont le déficit foliaire de l'été 2011 était plus élevé, laissant supposer que les scolytes choisissent des arbres affaiblis pour se reproduire.
- Au contraire, les arbres attaqués dans les pousses sont les arbres présentant le moins de déficit foliaire et de coloration anormale des aiguilles du houppier, suggérant que les scolytes choisissent des arbres plus vigoureux lors de cette phase de maturation.

2.1.4 CONCLUSION

Dans cette partie, les différents effets concernant l'état de l'hôte ont été étudiés avec des échantillons différents, ce qui potentiellement peut biaiser nos analyses. Par exemple la taille des échantillons est plus importante pour les analyses de cernes, d'état sanitaire et d'attaques dans les pousses que pour les mesures de vulnérabilité à la cavitation, d'estimation des réserves ou de croissance hebdomadaire. De plus, l'analyse du rôle de la qualité de l'hôte sur les attaques de scolytes mixe deux effets : (i) les facteurs déterminants le choix de l'hôte et, (ii) l'effet du scolyte sur la santé de l'hôte (coût direct de l'attaque et de la résistance après l'attaque). L'analyse corrélative ne permet pas toujours de trancher quant à la nature de l'effet. Nous avons synthétisé l'ensemble des résultats dans le tableau 5.

Les facteurs écologiques favorisant l'état endémique d'une population de scolytes

Tableau 5 : Synthèse des résultats concernant les différents facteurs étudiés et mesures associées en dissociant le choix de l'insecte et le coût de l'attaque, d'une part sur les troncs pour la phase de reproduction, et d'autre part, dans les pousses pour la phase de maturation sexuelle de *T. destruens*, Gémenos, France. (positif : relation entre la variable étudiée et les attaques ; négatif : aucune relation)

Facteurs	Mesures	Attaques sur les troncs pour la reproduction		Repas de maturation dans les pousses	
		Choix de l'hôte	Coût de l'attaque	Choix de l'hôte	Coût de l'attaque
Intensité de la sécheresse	Potentiel de base	NS	Négatif (NS)	-	-
	Largeur de cernes	Positif	NS	Positif	-
Adaptation à la sécheresse	Vulnérabilité à la cavitation	Positif	-	-	-
	Masse surfacique	Positif	-	-	-
Croissance hebdomadaire	Croissance avec dendromicromètres		NS	-	-
Taille	Hauteur, Circonférence (diamètre)	NS	-	Positif	-
	Épaisseur de l'écorce	NS	-	Positif	-
Compétition	Indice de Martin-Ek	NS	-	Positif	-
Réserves	Amidon	-	Négatif	-	-
	Sucres solubles dans le phloème	-	Positif	-	-
	Sucres solubles dans le xylème	-	Négatif	-	-
État sanitaire	Déficit foliaire et Coloration anormale	Positif	Positif	Négatif	NS

2.2 LES FACTEURS POPULATIONNELS DE *T. DESTRUENS*

2.2.1 NICHE ÉCOLOGIQUE DE *T. DESTRUENS* ET COMPÉTITION INTRA-SPÉCIFIQUE

Alors que la présence de congénères sur un même hôte peut contribuer au succès d'une attaque de scolytes, le taux de croissance d'une population exploitant une ressource rare (peu d'arbres vulnérables) peut être affecté négativement lorsque la densité des individus augmente. Cette compétition intra-spécifique peut s'exprimer, d'une part, entre les adultes lors de la création de la galerie maternelle et durant la ponte, et d'autre part, entre les larves au cours de leur développement, impactant alors directement le taux d'émergence des adultes (Beaver 1974). La compétition intra-spécifique est d'ailleurs connue pour intervenir sur le taux de croissance d'une population de scolytes par (Klomp 1964) :

- l'augmentation de la mortalité larvaire et/ou nymphale,
- la diminution de la taille et/ou du poids des individus à tous les stades de développement (larves, nymphes, adultes) pouvant réduire la fécondité des femelles émergentes,
- des modifications du sexe-ratio,
- une émigration hors de la zone soumise à la compétition.

Afin d'estimer si la densité de la population de *T. destruens* à Gémenos était susceptible de générer de la compétition intra-spécifique pour l'exploitation du pin d'Alep, nous avons utilisé la technique de piégeage d'insectes par rondins-pièges décrite dans le Chapitre II. Cette technique a en effet l'avantage : (1) d'exercer un pouvoir attractif important pour les scolytes adultes présents sur le site, (2) de supprimer la résistance de l'hôte et de faciliter le succès des attaques, et (3) de préciser la niche écologique préférentielle de *T. destruens* via l'analyse de la distribution spatiale des attaques à l'échelle du tronc (division du tronc attaqué en plusieurs classes de hauteurs reflétant très probablement des épaisseurs d'écorce – et potentiellement des conditions de développement – différentes. Sur les six arbres-pièges utilisés, nous avons dénombré les trous d'entrées des adultes matures (n=169) et les trous de sorties des adultes immatures (n=7581) au niveau de l'écorce, et estimé la longueur des galeries maternelles (n=59) et le nombre de galeries larvaires initiées sur un sous-échantillon (n=3227). La présence de trous de sortie d'adultes immatures est une variable particulièrement intéressante car elle permet une approche globale du succès reproducteur moyen (fitness) d'une femelle par l'intégration des différents types de mortalité appliqués aux stades successifs du développement de la descendance (mortalité embryonnaire, larvaire et nymphale). Le

nombre de galeries larvaires initiées à partir d'une galerie maternelle sera utilisé comme une approximation de la taille de ponte d'une femelle (fécondité).

Dans les conditions naturelles de Gémenos, nous avons trouvé que la fécondité moyenne de *T. destruens* est de 60.2 œufs par galerie maternelle. La longueur moyenne des galeries maternelles est de 8.3 cm. (Faccoli 2007) avait montré que la femelle de *T. destruens* pouvait produire 90.6 œufs en moyenne chez le pin d'Alep en conditions contrôlées en laboratoire. La fécondité diffère d'une femelle à une autre et dépend de plusieurs caractéristiques comme la densité d'attaque, la hauteur d'attaque et l'épaisseur de l'écorce.

Sur ces arbres-pièges, nous avons observé des attaques de *T. destruens* de la base du tronc jusqu'à une hauteur maximum de 8m, et nous avons défini trois classes de hauteur pour l'étude de la distribution de ces attaques : [$< 4\text{m}$], [$4 - 6\text{m}$] et [$6 - 8\text{m}$]. La densité des trous d'entrée augmente significativement avec la hauteur dans l'arbre (Fig. 38a ; Kruskal-Wallis : $\chi^2=10.1818$, $df=2$, $p=0.006152$). Cependant, le ratio densité des trous de sortie/densité des trous d'entrée ne montre pas de différence significative entre les trois classes de hauteurs (Fig. 38b ; ANOVA, $df=1$, $F=1.24$, $p=0.27$), suggérant que le succès reproducteur de *T. destruens* n'est pas affecté par la hauteur de l'attaque, même si les attaques se produisent préférentiellement au-delà de 4m. La niche écologique de *T. destruens* semble donc se situer de la base du tronc jusqu'à une hauteur maximale de 8m dans notre cas. Il est connu que chaque espèce de scolyte requiert une épaisseur minimum d'écorce pour la formation de la galerie maternelle et le développement des larves jusqu'au stade adulte immature, l'épaisseur de l'écorce du tronc diminuant progressivement avec la hauteur (Howard 1971). C'est d'ailleurs ce phénomène qui favorise la coexistence de différentes espèces de scolytes sur un même hôte, reflétant une ségrégation de niches (Amezaga & Rodríguez 1998). Chez *T. destruens*, il est probable que l'exploitation de l'ensemble du tronc jusqu'à 8m soit favorable à la production de nouveaux individus, mais également que l'exploitation de cette niche au-delà de 4m soit préférée pour limiter les différents coûts associés à l'accès au phloème pour les adultes matures. En effet, il est possible que traverser la partie inférieure du tronc, où l'écorce est la plus épaisse, nécessite davantage d'énergie et de temps pour une femelle, augmentant ainsi sa vulnérabilité vis-à-vis des mécanismes de défense de l'arbre (résine) et/ou des prédateurs et pathogènes. Nous avons pu estimer que l'épaisseur moyenne de l'écorce varie de 2.3 cm à la base du tronc (130 cm) à 0.4 cm à une hauteur de 7m.

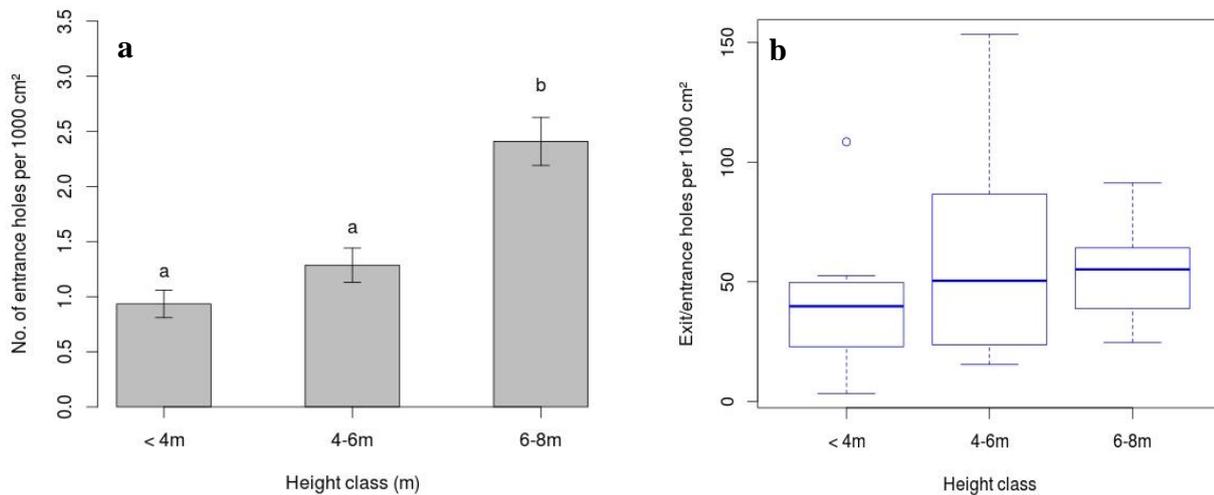


Fig. 38: a) Nombre de trous d'entrées d'adultes matures de *T. destruens* par unité de surface en fonction de la hauteur d'attaque dans l'arbre ; b) Ratio du nombre de trous de sorties des adultes immatures et du nombre de trous d'entrées par unité de surface des adultes matures de *T. destruens* en fonction de la hauteur d'attaque dans l'arbre (Gémenos, France).

Puisque la hauteur des attaques ne semblent pas affecter le succès reproducteur de *T. destruens*, nous avons analysé l'ensemble des estimations de densités (trous d'entrées et de sorties), de longueurs de galeries maternelles et les densités de galeries larvaires initiées indépendamment de ce paramètre. Dans notre dispositif, la densité des trous de sortie des imago est corrélée positivement et significativement avec le nombre d'entrées des adultes (Fig. 39 ; Test de corrélation de Pearson : $r= 0.62$, $t= 4.67$, $df= 35$, $p < 0.001$). Ces résultats suggèrent que le niveau de production d'une nouvelle génération n'est pas contraint par la densité des femelles reproductrices, même jusqu'à ce niveau de densité maximum observé (4 trous d'entrée par 1000 cm²). Sous l'hypothèse que notre méthode de piégeage donne un reflet suffisamment représentatif du niveau d'infestation de notre parcelle, une compétition intra-spécifique significative est improbable dans cette population endémique de *T. destruens*. La relation linéaire que nous avons obtenue (Fig. 39) suggère, en effet, que la capacité du milieu n'a pas encore été atteinte et, que le niveau de ressources disponibles via ces arbres-pièges et la densité des reproducteurs ne devraient pas constituer un frein majeur au recrutement net dans cette population.

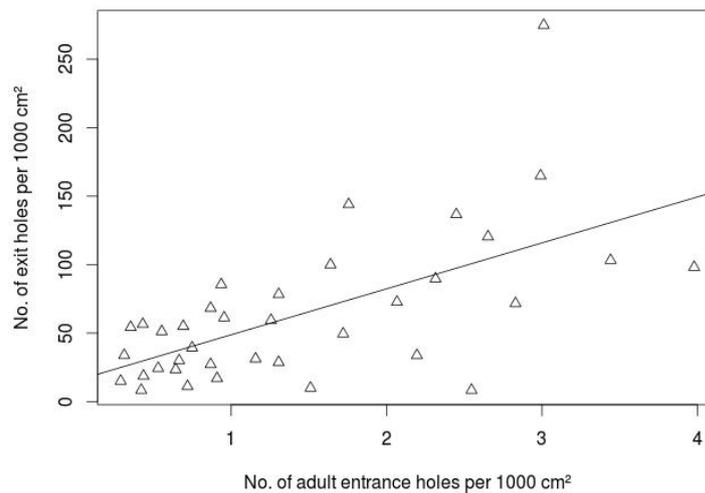


Fig. 39 : Densités de sortie des individus immatures en fonction de la densité d'entrées creusées par les femelles par unité de surface chez *T. destruens* à Gémenos, France. La droite de régression linéaire est ajustée sur les points avec l'équation suivante : $y = 33.55x + 15.21$. L'erreur standard résiduelle est de 42.9.

Nous avons tout de même trouvé que la longueur des galeries maternelles diminue significativement avec l'accroissement de la densité des trous d'entrée (Fig. 40a ; Test de corrélation de Pearson, $r = -0.38$, $t = -2.06$, $df = 25$, $p < 0.05$). Ceci suggère que la présence de congénères influence sur le comportement des femelles de *T. destruens* par un raccourcissement des galeries maternelles. Toutefois, le nombre moyen de galeries larvaires initiées (considéré ici comme un proxy de la fécondité) ne semble pas être corrélé significativement à la longueur de la galerie maternelle (Fig. 40b ; Test de corrélation de Pearson, $t = 1.023$, $df = 25$, $p = 0.316$). Nous pouvons donc supposer que la réponse de la longueur de la galerie maternelle à l'accroissement de la densité en congénères n'impacte pas nécessairement la production d'une nouvelle génération quantitativement. Enfin, la densité des émergences d'adultes immatures a montré une relation linéaire positive et significative avec la densité de galeries larvaires initiées (Fig. 40c ; Test de corrélation de Pearson, $t = 4.50$, $df = 25$, $p < 0.001$), suggérant une absence de mortalité larvaire densité-dépendante dans notre dispositif.

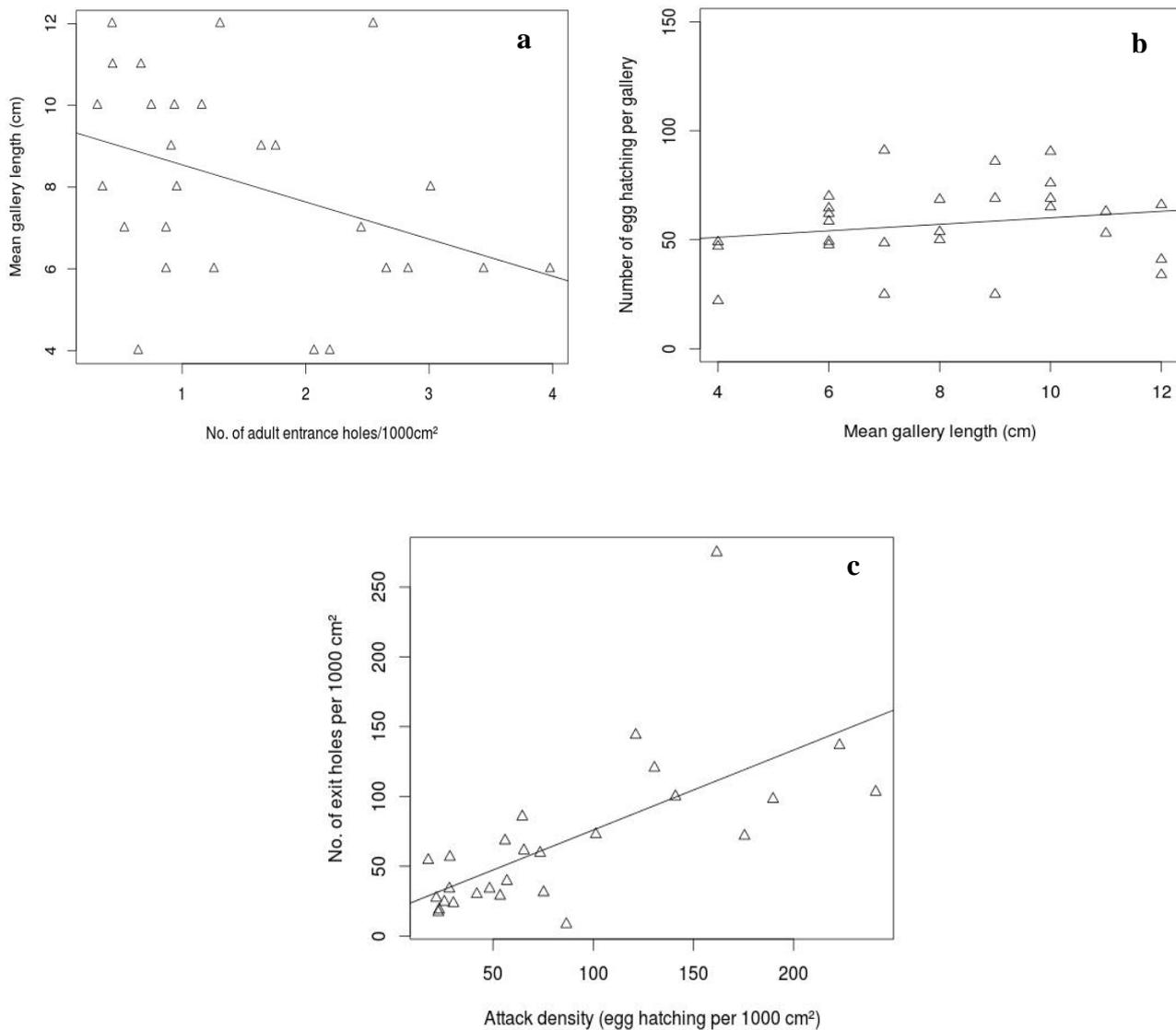


Fig. 40: a) Longueur moyenne des galeries maternelles en fonction du nombre d'entrées des adultes matures par unité de surface chez *T. destruens* (Gémenos, France). La droite de régression linéaire est ajustée sur les points selon l'équation suivante $y = -0.91x + 9.45$. L'erreur standard résiduelle est de 2.34; b) Nombre moyen d'œufs pondus ayant initié une galerie larvaire en fonction de la longueur moyenne des galeries maternelles chez *T. destruens* (Gémenos, France). La droite de régression linéaire est ajustée sur les points selon l'équation suivante $y = 1.49x + 45.14$. L'erreur standard résiduelle est de 18.43 ; c) Nombre de trous de sortie des adultes immatures en fonction du nombre de galeries larvaires initiées par unité de surface chez *T. destruens* (Gémenos, France). La droite de régression linéaire est ajustée sur les points selon l'équation suivante $y = 0.573x + 18.59$. L'erreur standard résiduelle est de 42.47.

Ces trois derniers éléments pourraient donc expliquer l'absence ou la très faible intensité de compétition intra-spécifique que nous avons évoquée précédemment, au vu de la figure 39.

Chez *T. destruens*, Faccoli (2009) a montré que la densité des femelles impacte la production par femelle et par dm^2 à partir d'une densité supérieure à 0.75 femelles/ dm^2 . Nos résultats montrent que la longueur des galeries maternelles diminue avec la densité d'entrées des adultes matures mais elle n'affecte pas le nombre de galeries larvaires initiées et donc le nombre de congénères à la génération suivante. De plus, à Gémenos, la densité des femelles est de 0.4 femelles/ dm^2 , confirmant que le niveau de ressources disponibles et la densité des reproducteurs ne freine pas le recrutement net dans la population de *T. destruens*. Chez *T. piniperda*, Sauvard (1989) a montré que l'augmentation de la densité d'attaque ($12,5$ à 1600 femelles/ m^2) se traduit par une diminution du nombre de galeries maternelles, de leur longueur moyenne et du nombre d'œufs et de larves. De même, Amezaga & Garbisu (2000) ont montré chez *T. piniperda* qu'une forte densité de femelles par unité de surface entraînait une diminution de la longueur des galeries maternelles. Dans notre dispositif de Gémenos, nous n'avons pas détecté de signes de compétition intra-spécifique et de mortalité larvaire densité-dépendante chez *T. destruens*. En effet, la densité de femelles par dm^2 est trop faible pour observer des phénomènes de compétition et de mortalité larvaire densité-dépendante. Chez *T. piniperda*, Sauvard (1989) a montré qu'il existait une mortalité larvaire densité-dépendante pour les fortes densités. Il est possible que le niveau de cette population endémique de *T. destruens* soit suffisamment bas pour limiter l'influence de facteurs populationnels densité-dépendants (0.4 femelles/ dm^2), même quand la ressource reste peu abondante (arbres affaiblis). La plasticité comportementale observée sur la longueur des galeries maternelles sans que la fécondité moyenne ne soit affectée contribue très probablement à limiter l'impact de ces facteurs densité-dépendants sur une ressource rare. Enfin, alors que des études montrent par ailleurs un effet négatif de l'épaisseur de l'écorce sur le nombre de scolytes immatures émergents par unité de surface (Beaver 1974; Amezaga & Garbisu 2000), nous avons montré que le succès reproducteur de *T. destruens* pourrait ne pas être affecté par l'épaisseur de l'écorce (de la base du tronc jusqu'à 8m de hauteur). Même si les attaques de *T. destruens* se sont produites majoritairement au-delà de 4m de haut, nos résultats soulignent la capacité des individus de cette espèce à ségréger spatialement sur l'ensemble de la partie exploitable de l'arbre, et limiter d'autant les freins densité-dépendants au recrutement net dans la population. Chez *T. piniperda*, Bouhot et al. (1988) ont montré une forte structuration des attaques en fonction de la hauteur, expliquée par l'épaisseur de l'écorce. Cette espèce préfère les écorces intermédiaires, puis les écorces fissurées des deux premiers mètres des troncs, et n'attaquent généralement les écorces fines qu'en présence de croisements entre arbres.

2.2.2 DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES ATTAQUES DE *T. DESTRUENS* A L'ÉCHELLE DE LA PARCELLE

En condition épidémique, l'étude de la répartition spatiale des individus à l'échelle de la parcelle est peu informative car la quasi-totalité des arbres peuvent être touchés. En revanche, en condition endémique, il devient pertinent de comprendre les processus de distribution spatiale des insectes. Les espèces du genre *Tomicus* représentent un modèle d'étude intéressant dans ce cadre car les individus immatures changent d'hôte pour terminer leur maturation sexuelle.

À l'échelle de la parcelle de Gémenos, nous avons abordé les stratégies de dispersion vers les troncs pour la reproduction et vers les jeunes rameaux de pins pour la maturation sexuelle en utilisant la méthode de Ripley, décrite dans le Chapitre II, qui est basée sur les distances séparant les arbres impliqués dans ces différents processus. Après une cartographie exhaustive des arbres de la parcelle ($n=178$), nous les avons classés en 4 catégories dont le nombre varie selon les années de mesure : les arbres non attaqués, les arbres attaqués dans les pousses, les arbres qui ont résisté aux attaques sur les troncs et les arbres attaqués qui sont morts suite aux attaques sur les troncs. En utilisant la méthode de Ripley, nous avons testé l'indépendance ou l'agrégation spatiale de ces différents processus (Fig. 41). Dans un premier temps, nous avons regardé chaque processus indépendamment des autres :

- les arbres attaqués sur les troncs à l'automne 2010 (T_{2010}), 2011 (T_{2011}) et 2012 (T_{2012}) (Fig. 42a),
- les arbres attaqués dans les pousses au printemps 2011 (P_{2011}) et 2012 (P_{2012}) (Fig. 42b),
- les arbres morts avant 2011 (M_{2010}), les arbres morts en 2011 et 2012 (M_{2011}, M_{2012}).

Puis, nous avons estimé l'indépendance spatiale de chaque processus au sein des autres processus existants sur notre parcelle :

- les arbres attaqués sur le tronc à l'automne 2010, 2011 et 2012 (T_{2010}, T_{2011} et T_{2012}) au sein des arbres non attaqués en 2011, 2012 et 2013 (S_{2011}, S_{2012} et S_{2013}),
- les arbres morts avant 2011 (M_{2010}), les arbres morts en 2011 et 2012 (M_{2011}, M_{2012}) au sein des arbres non attaqués en 2011, 2012 et 2013 (S_{2011}, S_{2012} et S_{2013}),
- les arbres attaqués sur les troncs (T_{2010}, T_{2011} et T_{2012}) par rapport aux arbres attaqués dans les pousses (P_{2011}, P_{2012}).

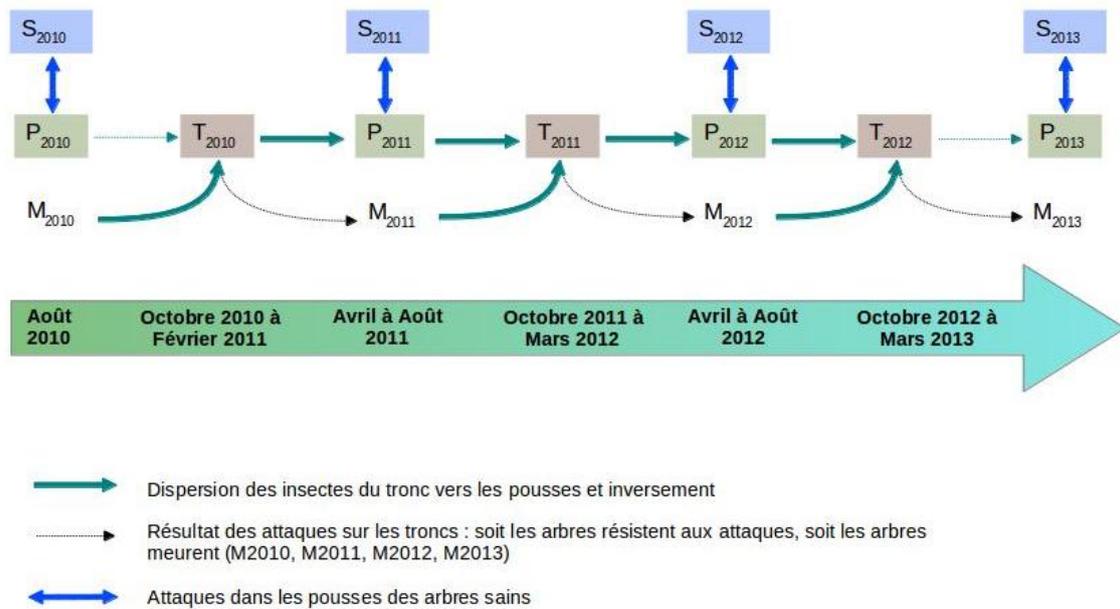


Fig. 41: Dynamique spatio-temporelle du processus d'attaque de *T. destruens* dans les pousses et sur les troncs des pins d'Alep à Gémenos, France.

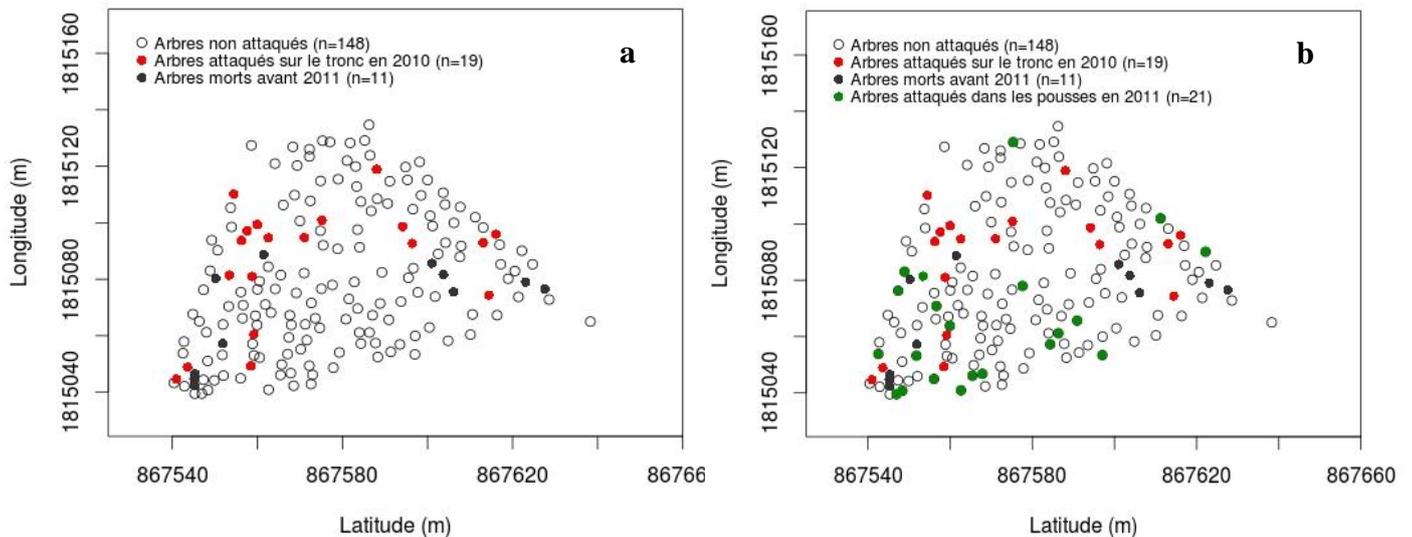


Fig. 42 : Cartographie de deux processus sur la parcelle de Gémenos, France : a) les attaques sur les troncs à l'automne 2010 ($n=19$, points rouges) et les arbres morts avant 2011 ($n=11$, points noirs) sur la parcelle par rapport aux arbres non atteints ($n=148$, points blancs) ; b) les attaques dans les pousses au printemps 2011 ($n=21$, points verts) par rapport aux arbres atteints sur les troncs à l'automne 2010, les arbres morts avant 2011 et les arbres non atteints ni sur les troncs, ni dans les pousses par *T. destruens*.

À courte distance ($r < 10\text{m}$), nous avons montré que la distribution de la fonction K est supérieure à l'enveloppe maximale de confiance ($K(r) > \pi r^2$) pour les arbres atteints sur les troncs à l'automne 2010 et ayant résisté (Fig. 43a) ainsi que pour les arbres morts avant 2011 (Fig. 43b), suggérant une

agrégation spatiale des arbres pour ces deux processus, indépendamment des autres processus observés dans la parcelle de Gémenos. Au contraire, pour les arbres attaqués dans les pousses au printemps 2011, la distribution de la fonction K est maintenue dans l'enveloppe de confiance à courte ou longue distance ($K(r) < \pi r^2$), indiquant qu'il n'existe pas d'agrégation spatiale des attaques dans les pousses au sein de notre parcelle (Fig. 43c).

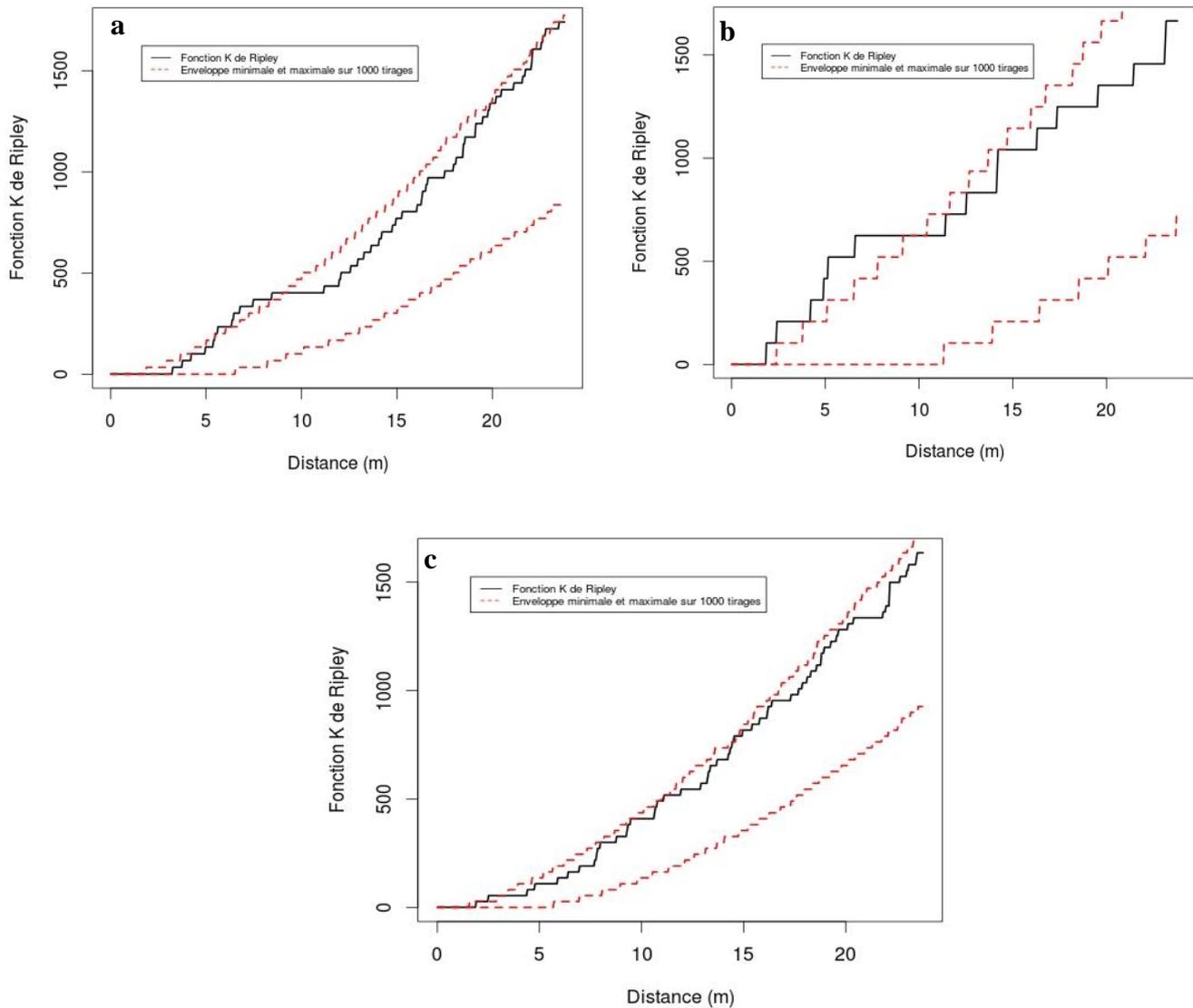


Fig. 43 : Distribution de la fonction K de Ripley (noir) en fonction des distances r avec une enveloppe de confiance minimale (0.025) et maximale (0.975) pour : a) les arbres attaqués sur les troncs à l'automne 2010 et ayant résisté aux attaques (n=19) ; b) les arbres morts avant 2011 (n=11) ; c) les attaques dans les pousses au printemps 2011 (n=21) (Gémenos, France).

Les tests d'indépendance spatiale de Ripley basés sur l'interaction entre plusieurs processus de la parcelle ont permis de mettre en évidence au sein des arbres non attaqués dans la parcelle en 2011 (n=148), une légère agrégation à courte distance ($r < 10$ m) des arbres attaqués sur les troncs à l'automne 2010 et résistants aux attaques (n=19) (Fig. 44). En revanche, au sein des arbres non attaqués en 2012 (n=161), les arbres attaqués sur le tronc à l'automne 2012 (n=4) et les arbres morts en 2012 (n=2) sont agrégés. En effet, seulement 2 arbres ont été attaqués à l'automne 2012, et ils sont situés à côté de 2 arbres qui sont morts suite aux attaques à la fin de l'été 2012. Il n'existe aucune structure spatiale entre les arbres qui ont été attaqués sur les troncs et les arbres qui sont attaqués dans les pousses, respectivement pour les trois années de mesure 2010, 2011 et 2012.

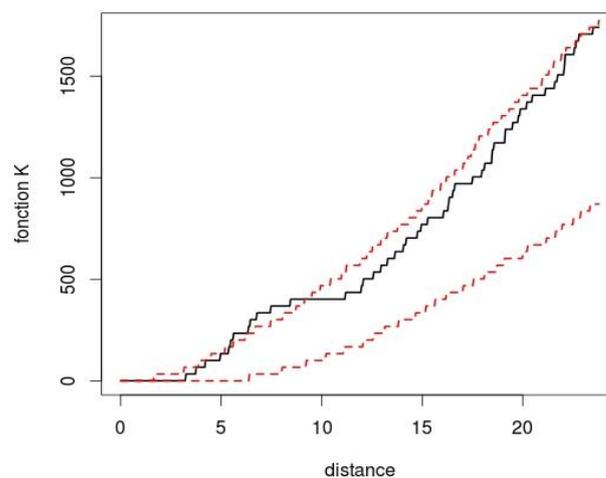


Fig. 44 : Distribution de la fonction K de Ripley (noir) en fonction des distances r avec une enveloppe de confiance minimale (0.025) et maximale (0.975) pour les arbres attaqués sur les troncs à l'automne 2010 et ayant résisté aux attaques (n=19) au sein des arbres non attaqués (n=148) à Gémenos, France.

Pour les attaques de l'automne 2011, nous n'avons trouvé aucune agrégation en raison du trop faible nombre d'arbres attaqués cette année là (n=4) et de leur éloignement dans la parcelle. Cependant, les attaques dans les pousses relevées l'année suivante (2012) ont été plus nombreuses (n=62) qu'au printemps 2011 (n=21), nous permettant de renforcer le soutien statistique d'une distribution non agrégée de *T. destruens* pendant la phase de maturation sexuelle (Fig. 45 a et b).

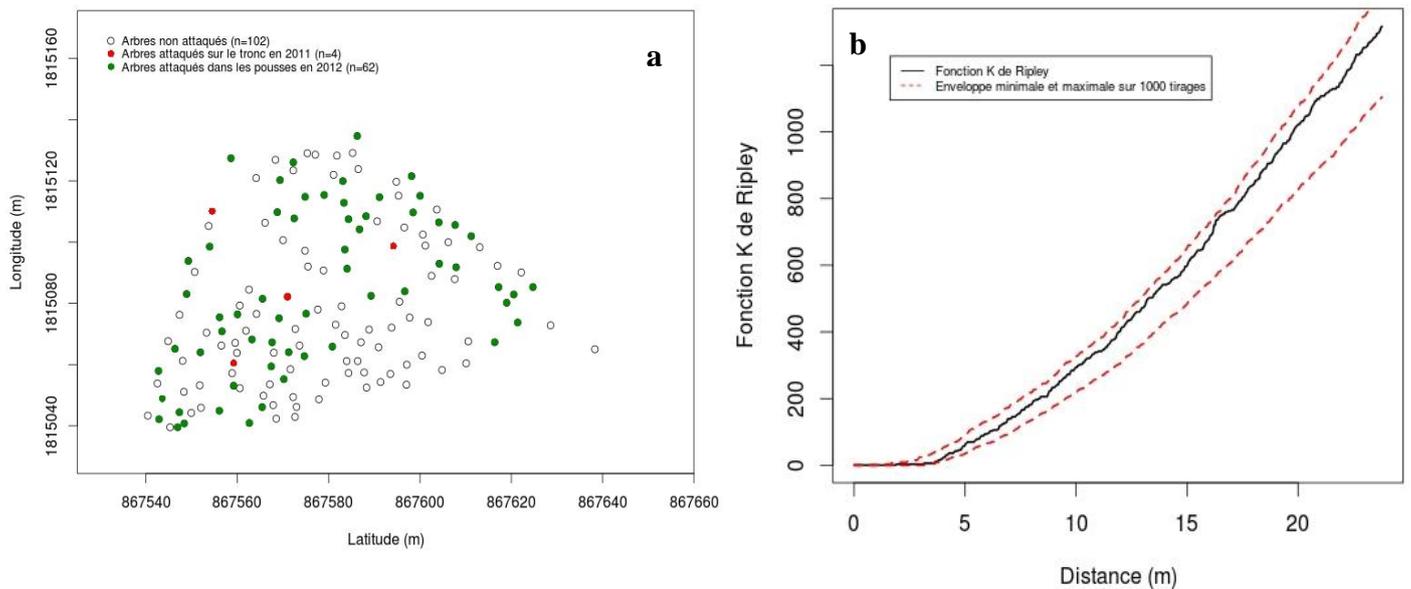


Fig. 45: Cartographie de deux processus sur la parcelle de Gémenos, France : a) les attaques sur les troncs à l'automne 2011 (n=4, points rouges), les attaques dans les pousses au printemps 2012 (n=62, points verts) et les arbres non atteints ni sur les troncs, ni dans les pousses par *T. destruens* ; b) Distribution de la fonction K de Ripley (noir) en fonction des distance r avec une enveloppe de confiance minimale (0.025) et maximale (0.975) pour les arbres atteints dans les pousses au printemps 2012.

Ces résultats concordent avec ceux observés chez *T. piniperda* (Sauvard et al. 1987). Pendant la phase de reproduction, la répartition des insectes est extrêmement agrégative, les scolytes se rassemblent sur des arbres affaiblis. En effet, pendant cette phase de reproduction, l'insecte est exigeant sur le choix de son hôte car en choisissant un hôte affaibli, il améliore sa fitness et il limite la mortalité des femelles lors de leur entrée dans l'arbre due à l'expulsion de la femelle par la résine, mais aussi la mortalité larvaire et/ou nymphale due aux mécanismes de résistance de l'hôte qui créent des composés toxiques au développement des œufs et des larves de scolytes (Lieutier & Levieux 1985). En revanche, lors de la phase de maturation sexuelle, la répartition des attaques dans les pousses ne présente aucune structure spatiale, traduisant certainement la différence d'exigence quant à la qualité de l'hôte durant cette phase du cycle de *T. destruens*. En effet, nous avons montré précédemment que les attaques dans les pousses ont lieu sur des arbres dominants, plus vigoureux et peu défoliés, qui sont plus abondants et largement distribués au sein de notre parcelle. Au contraire, chez *T. piniperda*, Sauvard et al. (1989) ont montré que la répartition spatiale des attaques dans les pousses était relativement homogène sur de grandes surfaces malgré une importante agrégativité au niveau local. Cette stratégie différenciée de celle exprimée lors de la phase de reproduction chez *T. destruens* pourrait permettre de limiter les effets Allee lorsque la densité d'individus est globalement faible à l'échelle locale. Un effet Allee se produit quand le taux de croissance d'une population

diminue avec la décroissance de l'abondance de cette population (Courchamp et al. 1999). Ce type d'effet démographique peut avoir un impact important notamment chez les scolytes nécessitant des comportements coopératifs pour surmonter les défenses de leurs hôtes. En effet, malgré des introductions répétées, le scolyte européen *Ips typographus* n'a pas pu s'établir en Amérique du Nord car les populations introduites n'étaient pas suffisamment importantes pour lui permettre d'exploiter avec succès les hôtes locaux, pourtant appropriés pour cette espèce (Liebhold & Tobin 2008). Parmi les autres causes de l'effet Allee, on peut également évoquer une difficulté accrue de trouver un partenaire sexuel lorsque la densité d'individus est faible. Chez *T. piniperda*, la fécondation précoce à la fin de cette période de maturation sexuelle est mineure (Janin & Lieutier 1988). La stratégie développée lors de ce processus pourrait donc favoriser une plus large distribution des individus au sein d'une ressource plus abondante et augmenter alors la probabilité de rencontre des partenaires sexuels, même à un niveau bas de population. Ceci pourrait d'une part, contribuer à contourner un effet Allee en période endémique, et d'autre part, optimiser la capacité de détecter de nouveaux hôtes favorables à la reproduction à l'échelle locale.

2.3 LES FACTEURS LIÉS A LA COMMUNAUTÉ D'INSECTES

A l'échelle locale, les populations de scolytes vivent au sein d'un réseau d'interactions inter-spécifiques impliquant de la compétition inter-spécifique et/ou de la facilitation pour la ressource, et de la prédation/parasitisme. Ces interactions sont parties intégrantes de leur dynamique des populations. C'est pourquoi nous avons évalué à Gémenos, la diversité et l'abondance des autres espèces de scolytes présentes et des prédateurs de *T. destruens*. Ces estimations ont été réalisées conformément aux techniques de piégeage actif et passif décrites dans le Chapitre II.

2.3.1 LES COMPÉTITEURS POTENTIELS DE *T. DESTRUENS*

La compétition inter-spécifique est peu étudiée chez les espèces de scolytes. Nous avons abordé cette possibilité à Gémenos par l'échantillonnage d'espèces de scolytes possiblement compétitrices de *T. destruens* sur pin d'Alep. Les pièges-vitres à interception multidirectionnelle actifs et passifs nous ont permis de détecter entre mai 2011 et novembre 2012 au moins 12 espèces de scolytes différentes (Tableau 6), en dehors de *T. destruens* qui représentait 34,5% des individus capturés.

Trois espèces sont inféodées préférentiellement à *P. halepensis* : *Hylurgus micklitzi* Watchl, 1881 (43,2%) ; *Crypturgus mediterraneus* Eichhoff, 1871 (1,5%) ; *Crypturgus cribrellus* Reitter, 1894 (0,2%). Six autres espèces capturées sont inféodées plus globalement au genre *Pinus* : *Hylurgus ligniperda* (Fabricius, 1787) (7,6%) ; *Orthotomicus proximus* (Eichhoff, 1867) (4,8%) ; *Orthotomicus erosus* (Wollaston, 1857) (3,9%) ; *Hylastes ater* (Paykull, 1800) (0,2%) ; *Hylastes attenuatus* Erichson, 1836 (0,2%), *Crypturgus cinereus* (Herbst, 1793) (0,2%). Trois autres espèces capturées exploitent généralement des feuillus et/ou d'autres résineux : *Chaetoptelius vestitus* (Mulsant & Rey, 1860) (1,5%) ; *Xyleborus saxeseni* (Ratzeburg, 1837) (1,1%) ; *Scolytochelus ulmi* Redtenbacher, 1849 (0,2%).

Nous pouvons donc souligner qu'à Gémenos, *T. destruens* n'a pas été l'espèce la plus abondamment capturée (34,5% contre 43,2% pour *H. micklitzi*), mais que la communauté de scolytes piégée reste largement dominée par ces deux espèces. *H. micklitzi* et *T. destruens* se développent dans la partie inférieure du tronc, ce qui entraîne un partage de la ressource au sein de leur niche écologique. Contrairement à *T. destruens*, *H. micklitzi* se reproduit au niveau du collet et/ou dans les racines des arbres mourants ou récemment morts, préférentiellement dans la zone du tronc en contact avec le sol (Mendel et al. 1985). Néanmoins, nous avons montré précédemment que *T. destruens* est capable d'exploiter les parties supérieures du tronc jusqu'à 8m, suggérant qu'il rencontre peu de compétiteurs toutes espèces confondues. En effet, parmi les espèces de scolytes inféodées au genre *Pinus*, certaines espèces nidifient également à la base du tronc ou du collet soit sur des arbres affaiblis ou abattus soit sur des jeunes arbres (*H. ater*, *H. attenuatus* et *H. ligniperda*). Les autres espèces nidifient plutôt dans les écorces fines des branches ou des brindilles sur des arbres affaiblis ou abattus (*C. cinereus*, *C. cribrellus*, *O. proximus*, etc.) (Tableau 6). La compétition inter-spécifique implique un partage de la ressource ou non chez ces différentes espèces qui dépend, au niveau de l'arbre et au niveau de la parcelle, de la localisation dans l'arbre (base du tronc, branches, brindilles) et de l'état de santé de l'arbre (abattu, dépérissant ou sain), respectivement. Quelques cas de compétition inter-spécifique ont été étudiés chez les scolytes. Par exemple, les espèces du genre *Ips* (*I. pini*, *I. perroti* et *I. grandicollis*) vivent en sympatrie dans les pinèdes d'Amérique du Nord. Cette association permet à ces espèces de tromper les prédateurs, d'attaquer en groupe et de repérer plus facilement les ressources disponibles dans l'environnement (Ayres et al. 2001). Cependant, Light et al. (1983) ont montré que la compétition entre *I. paraconfusus* et *I. pini* pouvait avoir des effets négatifs sur la reproduction quand les densités de population sont élevées.

Les facteurs écologiques favorisant l'état endémique d'une population de scolytes

Tableau 6: Caractéristiques des différentes espèces de scolytes capturées dans les pièges-vitres à interception multidirectionnelle à Gémenos, France (d'après Balachowsky 1949)

Espèces de scolytes	Caractéristiques biologiques
<i>Hylastes ater</i> (Paykull, 1800)	Répandu dans toute la France. Il vit à la base du tronc, au niveau du collet et sur les racines dénudées des pins. Il nidifie généralement sur les arbres affaiblis, abattus
<i>Hylastes attenuatus</i> Erichson, 1836	Répandu dans toute la France. Il vit exclusivement sur les pins où il nidifie dans les racines supérieures des jeunes sujets et au-dessus du collet entre le premier et le second verticille.
<i>Crypturgus cinereus</i> (Herbst, 1793)	Aire de répartition septentrionale et montagnarde. Il nidifie dans l'écorce fine des sujets dépérissants de <i>Pinus</i> , <i>Abies</i> , <i>Picea</i> , attaqués par d'autres Scolytes. Ses galeries sont généralement associées à <i>T. piniperda</i> , <i>T. minor</i> , <i>O. proximus</i> .
<i>Crypturgus mediterraneus</i> Eichhoff, 1871	Confiné à la région circum méditerranéenne où il vit sur <i>P. halepensis</i> et <i>P. maritima</i>
<i>Crypturgus cribrellus</i> Reitter, 1894	Assez rare ; signalé en France en Provence. Il vit dans les brindilles de <i>P. halepensis</i> et autres <i>Pinus</i> méditerranéens
<i>Orthotomicus erosus</i> (Wollaston, 1857)	Très commun dans toute la France sur tous les <i>Pinus</i>
<i>Orthotomicus proximus</i> (Eichhoff, 1867)	Assez rare en France bien que répandu sur l'ensemble du territoire. Il nidifie dans l'écorce fine des troncs de Pins abattus dans les clairières ou les lieux ensoleillés.
<i>Hylurgus ligniperda</i> (Fabricius, 1787)	Toute la France et la Corse dans les forêts de Pins. Il nidifie à la base des troncs des arbres du genre <i>Pinus</i>
<i>Hylurgus micklitzii</i> Watchl, 1881	Espèce exclusivement méditerranéenne et méridionale, proche de <i>H. ligniperda</i> . Il vit exclusivement sur les <i>Pinus</i> et principalement sur <i>Pinus halepensis</i> où il nidifie à la base des troncs
<i>Xyleborus saxeseni</i> (Ratzeburg, 1837)	Commun dans toute la France, y compris la zone méditerranéenne, la Corse et l'Afrique du Nord. Nidifie dans un très grand nombre d'espèces feuillus et dans le bois des résineux, tous les arbres fruitiers auxquels il se montre parfois très nuisible
<i>Chaetoptelius vestitus</i> (Mulsant & Rey, 1860)	Espèce strictement méditerranéenne. Inféodé aux espèces du genre <i>Pistacia</i> . Il peut nidifier dans les espèces de pins.
<i>Scolytochelus ulmi</i> Redtenbacher, 1849	Très rare. Vit sur l'Orme

Dans ce cas d'endémie, la compétition inter-spécifique n'est probablement pas intense car les niches écologiques semblent bien partagées, ce qui n'est peut-être pas le cas en situation d'épidémie où *T. destruens* occuperait davantage l'ensemble des strates de l'arbre, en réponse à l'intensification probable de la compétition intra-spécifique.

Dans notre étude, la méthode de piégeage utilisée est surtout une approche qualitative, qui peut d'ailleurs capter des espèces de passage mais qui ne s'installeraient pas sur le pin d'Alep, comme par exemple *Scolytochelus ulmi* qui vit normalement sur l'Orme. Ainsi, *T. destruens* n'est sûrement pas en compétition avec ces espèces non inféodées au genre *Pinus*. De plus, cette méthode n'est pas la plus appropriée pour définir la niche écologique des différentes espèces. En effet, il faudrait échantillonner différentes parties de la plante-hôte (branches, rondins et/ou écorces) et les mettre à l'émergence afin de savoir quelles sont les espèces qui coexistent dans ces différentes parties de l'arbre, et qui peuvent rentrer en compétition pour la même ressource. Dans notre étude, l'espèce majoritaire récoltée lors des émergences des rondins-pièges était *T. destruens*, suggérant que cette espèce occupe principalement cette niche écologique. Les autres espèces n'ont ni été dénombrées, ni identifiées tant leur abondance était faible. Ainsi, si elle existe, la compétition inter-spécifique doit être d'intensité minime.

2.3.2 LES INSECTES PRÉDATEURS DE *T. DESTRUENS* À GÉMENOS

En complément de la compétition inter-spécifique, les prédateurs peuvent jouer un rôle important dans la régulation des populations de scolytes. En effet, les prédateurs peuvent entraîner une forte mortalité des stades immatures de scolytes (essentiellement les stades larvaires) (Reeve 1997). Les coléoptères de la famille des Cleridés sont des ennemis naturels majeurs des scolytes car ils se nourrissent à la fois des adultes matures et des larves (Reeve 1997; Schroeder 1999). D'un point de vue biologique, écologique et comportemental, les prédateurs les plus étudiés sont *Thanasimus formicarius* L. (Col. : Cleridae) (Schroeder 1996; Hui & Bakke 1997) et *Rhizophagus grandis* (Gyllenhal) (Col. : Rhizophagidae) (Grégoire et al. 1991). Les interactions entre les prédateurs et les scolytes à l'échelle de la parcelle et du paysage sont toutefois peu connues.

À l'échelle de la parcelle, nous avons pu estimer uniquement l'abondance et la diversité des prédateurs au stade adulte avec les piégeages actifs et passifs, bien que la plupart des espèces

prédatrices se nourrissent des larves de scolytes également au stade larvaire. Nous avons identifié 3 espèces majoritaires de prédateurs de *T. destruens* à Gémenos : *Corticeus* sp. (48,8% des individus capturés), *T. formicarius* (31,3%) et *Temnochila caerulea* (Olivier, 1790) (11,3%). D'autres espèces ont également été capturées : *Scoloposcelis* sp. (2,9%), *Raphidia ophiopsis* Linnaeus, 1758 (2,5%), *Aulonium ruficorne* (Olivier, 1790) (2,5%), *Colydium elongatum* (Fabricius, 1787) (0,4%) et *Rhizophagus depressus* (Fabricius, 1792) (0,4%). La dynamique saisonnière de piégeage des trois espèces prédatrices majoritaires a été comparée à celle de *T. destruens* (Fig. 46). Cette dynamique saisonnière est représentée par l'abondance mensuelle de chaque espèce (exprimée en %) d'octobre 2011 à juin 2013. Cette abondance mensuelle par espèce est le rapport entre le nombre de prédateurs capturés par mois sur le nombre total de prédateurs capturés sur toute la période d'échantillonnage (octobre 2011 - juin 2013). Malgré de faibles effectifs de capture sur l'ensemble de la période étudiée, il a été possible de mettre en évidence des pics de présence qui coïncident relativement bien avec les deux périodes de vol de *T. destruens* (février-mars et octobre-novembre). Ces prédateurs sont également observés lors des périodes de sortie des imagos immatures en avril-mai et pendant tout l'été.

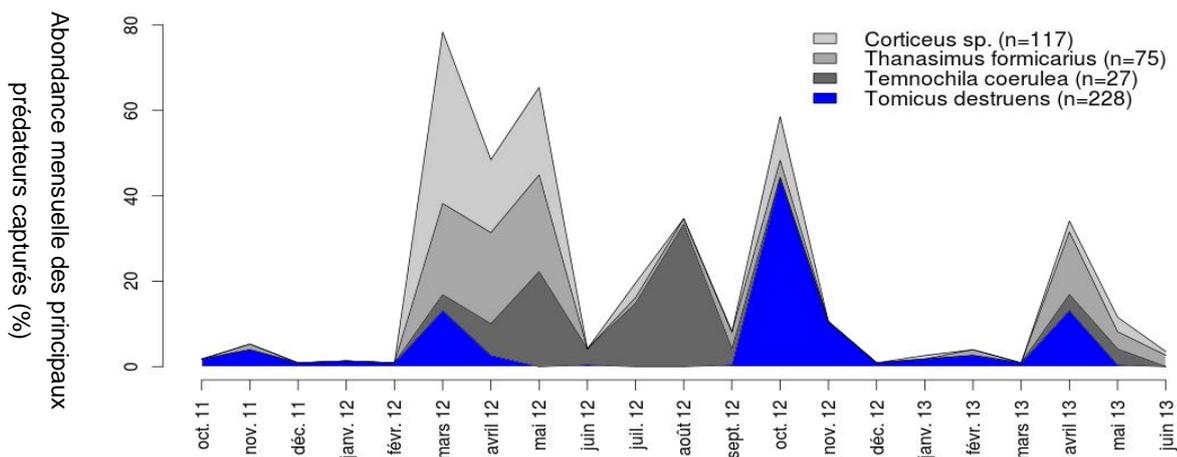


Fig 46 : Abondance mensuelle de *T. destruens* et de ses 3 principaux prédateurs capturés à Gémenos, France

Herard & Mercadier (1996) ont montré une synchronisation entre les premières attaques de *T. piniperda* et les émergences de *T. formicarius* et *R. depressus*, expliquée par une similitude dans les seuils de température nécessaires au développement de ces espèces. En revanche, aucune étude n'a montré une éventuelle compétition inter-spécifique entre ces espèces de prédateurs qui présentent

pourtant la même phénologie et qui s'attaquent tous préférentiellement aux larves de scolytes. *T. formicarius* s'attaque aux stades adultes et larvaires de *T. destruens*. En effet, les femelles de *T. formicarius* pondent leurs œufs dans les infractuosités de l'écorce, près des trous d'entrées des scolytes. La larve du Cléridé va alors entrer dans la galerie et se nourrir des larves de scolytes (Herard & Mercadier 1996). Les espèces du genre *Corticeus* (*C. fraxini* (Kugelann, 1794), *C. linearis* (Fabricius, 1790) et *C. pini* (Panzer, 1799)) vivent sous les écorces des espèces d'arbres du genre *Pinus*, et ils se nourrissent des larves de scolytes. *T. caerulea* est une espèce de coléoptère qui consomme les larves et les adultes de *T. destruens*, mais elle s'attaque aussi aux Cérambycides.

La technique de piégeage utilisée a eu un faible rendement donc elle ne donne qu'une approche qualitative (périodes de présence des prédateurs) et non quantitative. Elle manque de précision et sous-estime les niveaux de populations réels. Il est donc difficile de statuer sur les tailles de populations de prédateurs et donc sur leur impact démographique réel sur *T. destruens*. De plus, les galeries de scolytes renferment une diversité énorme d'organismes associés (insectes, nématodes, acariens, champignons, etc...). Les prédateurs ne s'attaquent pas nécessairement aux scolytes. Leur biologie et leur régime alimentaire sont très mal connus. Néanmoins, nous avons mis en évidence une importante diversité de prédateurs spécialisés sur les différents stades de développement (adultes et larves) et présents durant tout le cycle biologique de *T. destruens*. De plus, cette technique de piégeage ne permet pas d'avoir le stade larvaire des prédateurs, qui lui aussi est prédateur de *T. destruens*. Mais, les pics d'activité des prédateurs adultes coïncident avec les pics d'activité des adultes de *T. destruens*, laissant supposer que le développement larvaire des prédateurs et de *T. destruens* coïncident également. Même si ces stades larvaires prédateurs ont échappé à notre échantillonnage, nous pouvons supposer leur présence et leur activité avec des pics d'abondance du stade larvaire au moment des baisses de stades adultes capturés. Ces résultats suggèrent l'existence d'une pression de prédation probablement importante sur *T. destruens* à Gémenos, mais il nous a été impossible de la quantifier dans nos suivis.

3. CONCLUSION

En condition endémique, il est généralement admis que les attaques de scolytes ont lieu sur des arbres affaiblis. Cet affaiblissement est provoqué par des facteurs abiotiques tels que les sécheresses qui affaiblissent les arbres et altèrent les processus d'allocation et d'assimilation du carbone pour la croissance, les mécanismes de défense (réserves) et la reproduction de l'arbre. Globalement, les effets de la vulnérabilité de l'hôte sont assez faibles et moins déterminants que pour le système sapin-scolytes. Néanmoins, nous avons pu montrer qu'un déficit foliaire plus fort et une sensibilité accrue de la croissance aux fortes sécheresses prédisposaient les pins à des attaques sur le tronc. Ces arbres attaqués sur le tronc ont résisté aux attaques de scolytes. Ces arbres sont aussi légèrement plus sensibles à la cavitation, mais ils ne semblent pas être sur des sols localement plus secs, au vu de l'absence de différences de potentiel hydrique. De plus, les insectes ne choisissent pas des arbres présentant une épaisseur d'écorce particulière, puisqu'ils s'attaquent à tous les diamètres d'arbre. L'impact des attaques sur les troncs due au coût direct de l'attaque (lésion dans le phloème) et au coût indirect due à la résistance (émission de résine) est assez faible car la plupart des pins ont résisté aux attaques sur les troncs et peu sont morts. Qualitativement, l'attaque sur le tronc entraîne une défoliation accrue des pins, même si il est difficile dans ce cas de séparer le choix de l'hôte du coût de l'attaque. Cette défoliation est responsable d'une diminution plus forte de l'amidon durant l'été et d'une modification des mécanismes d'allocation entre les différents types de réserves. Par contre, nous n'observons pas d'effet sur la croissance des arbres après l'attaque (arbres ayant résisté aux attaques). L'attaque sur le tronc a résulté soit par une attaque réussie avec la mort de l'arbre, soit par des attaques non réussies avec une résistance de l'arbre.

Au contraire, les attaques dans les pousses (mesure qualitative par présence/absence dans le houppier) ont eu lieu préférentiellement sur des pins dominants subissant moins de compétition, ayant eu une bonne croissance et présentant une faible défoliation. De plus, pendant cette phase de maturation, les insectes choisissent des arbres avec une épaisseur d'écorce et un diamètre plus forts, suggérant également qu'ils choisissent des arbres plus vigoureux. Nous avons moins exploré l'effet des attaques dans les pousses sur les différents facteurs mais ces attaques n'entraînent ni chute d'aiguilles massive, ni accroissement de la défoliation, ni microphyllie. Les effets des attaques dans les pousses sont également dépendantes de la densité d'attaques, or, nous avons mesuré qualitativement et non quantitativement la présence ou l'absence d'attaques dans les pousses pour chacun des arbres. Tout se passe comme si pour la majeure partie du peuplement, l'attaque des

scolytes avait peu d'effets quand la population demeure en situation endémique. La qualité de l'hôte n'est cependant pas l'unique facteur pilotant les niveaux de populations de *T. destruens*.

Les facteurs intrinsèques à la population ont également un rôle important sur la densité des populations de scolytes. *T. destruens* développe des stratégies comportementales à l'échelle de l'arbre et de la parcelle qui lui permettent de se maintenir à un état endémique, tout en évitant les phénomènes d'extinctions locales. À l'échelle de l'arbre, *T. destruens* occupe une niche écologique assez large qui se répartit de la base du tronc jusqu'à une hauteur d'environ 8m, avec des attaques préférentiellement localisées au-delà de 4m. La hauteur d'attaque n'affecte ni le succès reproducteur des femelles ni la compétition intra-spécifique entre les larves. Même si la densité des femelles influe sur la longueur des galeries maternelles, celle-ci n'affecte ni la densité d'adultes immatures émergents ni la mortalité larvaire. À l'échelle de la parcelle, *T. destruens* développe deux comportements de dispersion, à l'émergence des sites de reproduction et de développement : une partie des individus immatures se dispersent sur de plus grandes distances, formant alors un fond de population homogène, et une autre partie reste à proximité des sites de reproduction et ne se disperse que de proche en proche. *T. destruens*, comme *T. piniperda*, montre une tendance marquée à occuper tout l'espace forestier à partir des zones de reproduction très localisées. En condition endémique, les individus ne se reproduisent que sur des arbres affaiblis ou fraîchement abattus, or ces sites sont rares et dispersés dans le paysage, et leur distribution est variable d'une année sur l'autre. La dispersion des insectes lors de la phase de maturation dans les pousses permet ainsi l'existence lors de l'essaimage de printemps d'une population minimale d'insectes à proximité immédiate de tous les sites de reproduction potentiels. *T. destruens* montre alors une variation considérable de la répartition spatiale des individus d'une année sur l'autre en fonction des sites de reproduction disponibles, et une remarquable adaptation au caractère dispersé, imprévisible et temporaire des sites de ponte.

Les facteurs liés à la communauté d'insectes ne suggèrent pas clairement l'expression de la compétition inter-spécifique à Gémenos. En effet, les méthodes d'échantillonnage utilisées dans cette étude ne nous permettent pas de soutenir l'hypothèse d'un effet de la présence d'autres espèces de scolytes sur la densité de *T. destruens*. La présence de prédateurs pourrait au contraire jouer un rôle plus important car, malgré l'absence de données quantitatives, les périodes de présence des prédateurs adultes coïncident parfaitement avec celles de *T. destruens*.

En résumé, la disponibilité en ressources, nécessaire à la reproduction et au processus de maturation, semble être le premier facteur contrôlant la densité des populations de scolytes en situation endémique. La prédation jouerait, quant à elle, un rôle secondaire. *T. destruens* semble toutefois avoir développé des stratégies d'exploitation de l'hôte (plasticité comportementale, dispersion locale) limitant les risques d'extinction en cas de ressources rares, et contribuant très probablement au caractère éruptif de ses populations dès lors que le milieu devient plus favorable à son développement.

CHAPITRE IV

-

UNE COMMUNAUTÉ DE SCOLYTES À L'ÉTAT ÉPIDÉMIQUE COMME FACTEUR AGGRAVANT DES DÉPÉRISSEMENTS

1. PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS DU CHAPITRE

Les écosystèmes forestiers sont sujets à de nombreuses perturbations abiotiques (gel hivernal, sécheresses...) et/ou biotiques (attaques d'insectes défoliateurs, pathogènes foliaires...) qui peuvent causer des dépérissements, voire des mortalités d'arbres plus ou moins importantes. De nombreuses études ont porté sur la mortalité induite par les facteurs abiotiques, notamment les événements climatiques extrêmes comme les sécheresses (Allen et al. 2010). Peu d'études se sont intéressées à la mortalité induite par les facteurs biotiques alors que probablement leur présence joue un rôle fondamentale (McDowell et al. 2013). Au cours des dix dernières années, la mortalité des arbres due aux agents pathogènes et aux parasites a augmenté (Rouault et al. 2006). En effet, les épisodes de sécheresses successives (Cailleret et al. 2013) ont entraîné un affaiblissement des arbres causant à la fois, une diminution de leurs mécanismes de résistance (Allen et al. 2010) et une accélération des cycles de développement des parasites (Rouault et al. 2006). L'intensification des échanges commerciaux internationaux ont également favorisé l'introduction de nouvelles espèces de parasites et/ou pathogènes fortement nuisibles pour les essences forestières (Haack 2006). Dans ce contexte, l'étude des facteurs de vulnérabilité des arbres face aux insectes forestiers et aux parasites devient un enjeu majeur, particulièrement pour les espèces situées en limite de leur aire de répartition, où leur valeur sélective (fitness) est beaucoup plus sensible aux changements environnementaux (Aitken et al. 2008).

Ces phénomènes de dépérissement et de mortalité des arbres augmentent la quantité de ressources disponibles dans l'écosystème pour les agents biotiques et offrent donc des conditions propices au développement des populations d'insectes herbivores forestiers, tels que les scolytes, qui peuvent passer du stade endémique au stade épidémique. L'épidémie est caractérisée par l'existence d'un niveau de population suffisant pour tuer des arbres sains. Au Mont-Ventoux, depuis ces dernières années, les sapins sont sujets à d'importants dépérissements causés par les sécheresses successives qui ont affaiblis les arbres et causés leur mort (Cailleret et al. 2013). Dans ce contexte, beaucoup d'espèces de scolytes, inféodées au sapin pectiné, ont vu leur densité augmenter jusqu'à atteindre des seuils épidémiques (Nageleisen 2007). Mais même en situation épidémique, tous les arbres ne sont pas attaqués par les scolytes. Ainsi, certains facteurs prédisposent les arbres aux attaques de scolytes. Il devient alors intéressant de comprendre quels sont les facteurs individuels de vulnérabilité des sapins aux attaques de scolytes en condition

épidémique. Dans ce chapitre, nous avons étudié le rôle des différentes espèces de scolytes, et leurs interactions possibles avec la sécheresse, dans le processus de dépérissement d'une population de sapin pectiné située au Mont-Ventoux en limite sud de son aire de répartition. Nous avons étudié la contribution des facteurs prédisposants et aggravants dans le processus de dépérissement du sapin en déterminant les facteurs de vulnérabilité des arbres aux attaques de scolytes. Tout d'abord, nous avons estimé si les arbres attaqués par les scolytes avaient une croissance passée et un état sanitaire similaire ou non (pourcentage de défoliation et de coloration anormale du houppier notable, voir Cailleret et al. 2013). Puis, nous avons comparé les patterns de croissance des arbres parasités et non parasités. La croissance du sapin a été estimée en mesurant la largeur des cernes suivant la méthodologie présentée par Cailleret & Davi (2011). Chez les arbres dépérissants, la pression parasitaire a été caractérisée en estimant l'abondance (nombre de scolytes par m²) et la localisation respective des différentes espèces de scolytes. Les résultats obtenus dans cette étude ont fait l'objet de la publication présentée en Annexe 1 et intitulée « Individual vulnerability factors of Silver fir (*Abies alba* Mill.) to parasitism by two contrasting biotic agents : mistletoe (*Viscum album* L. ssp. *Abietis*) and bark beetles (Coleoptera : Curculionidae : Scolytinae) during a decline process ». Nous en faisons donc ici un court résumé auquel nous adjoignons quelques résultats supplémentaires.

2. LES FACTEURS PRÉDISPOSANTS À L'ATTAQUE DES SCOLYTES

2.1 ÉTAT SANITAIRE ET INTENSITÉ DE COMPÉTITION ENTRE LES HÔTES

Les scolytes s'attaquent à des arbres ayant un mauvais état sanitaire (plus de 40 % de défoliation) et déjà affaiblis par d'autres facteurs biotiques et/ou abiotiques. Dans cette étude, la vitalité des arbres a été définie par la fraction de houppier défolié. La défoliation affecte les processus physiologiques de photosynthèse, de mise en réserves (carbohydrates) et la production de bois d'hiver (Kulman 1971). Selon Kulman (1971), il existe un seuil minimum de défoliation où la baisse de croissance est évidente. Aucune corrélation n'a été trouvée avec le statut social de l'arbre (dominant, en compétition avec d'autres arbres). Cependant, les arbres attaqués par les scolytes n'avaient pas de gui dans leur houppier. Dans le cas du pin sylvestre, ce résultat est en opposition avec la préférence des scolytes pour les arbres dont les mécanismes de défense sont réduits par la présence de gui (Lieutier et al. 2004).

2.2 PRESSION PARASITAIRE ET COMMUNAUTÉ ASSOCIÉE

Afin d'étudier la communauté de scolytes, nous avons prélevé des branches et des écorces sur 46 arbres pour suivre les émergences des insectes. Dans notre site d'étude, 5 espèces de scolytes s'attaquent au sapin pectiné. Leur distribution spatiale est hétérogène entre et au sein des arbres. *Pityophthorus pityographus* a été prélevé essentiellement sur les arbres morts, tandis que *Pityokteines spinidens* et *Pityokteines vorontzovi* ont été échantillonnés sur des arbres dépérissants (Fig. 47). Ces résultats suggèrent que la communauté de scolytes sur le sapin est influencée par le statut sanitaire de l'arbre, via les mécanismes de défense (Lieutier et al. 2004). En accord avec les résultats de Pernek et al. (2009), *P. vorontzovi* exploite principalement les branches, alors que *P. spinidens* exploite l'écorce du tronc au niveau de la partie haute du houppier. Il existe une différenciation de niche qui pourrait limiter la compétition inter-spécifique chez les arbres dépérissants (Lieutier et al. 2004). Pernek et al. (2009) ont également noté que *P. spinidens* et *P. vorontzovi* associé à *Cryphalus piceae* (nous l'avons trouvé dans nos pièges), étaient considérés comme responsables du plus important et dramatique dépérissement des sapinières dans le sud de l'Europe.

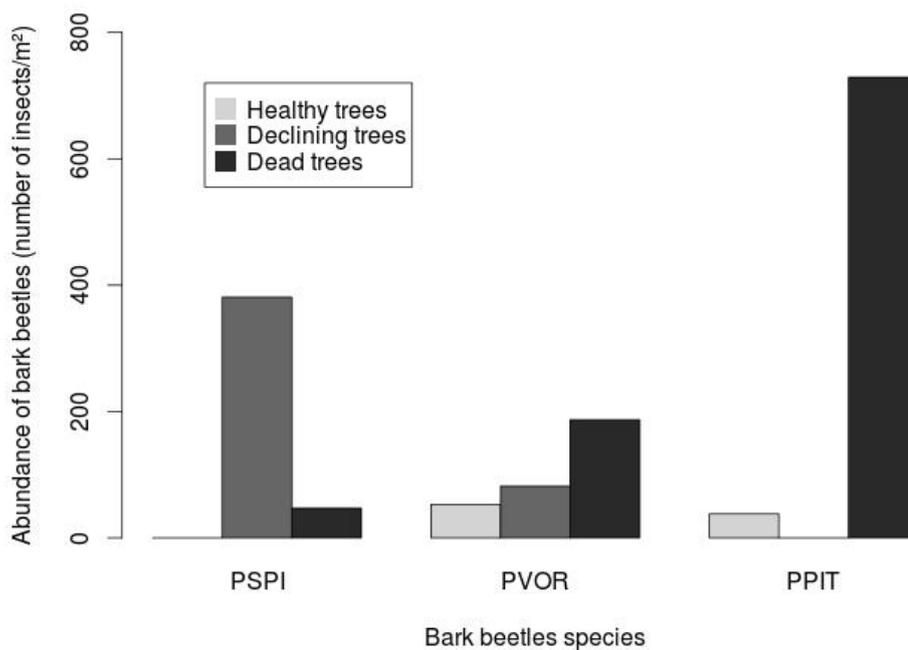


Fig. 47 : Groupes d'espèces de scolytes en fonction de l'état sanitaire des arbres sur le transect en courbe de niveau et la parcelle Dvx5 du Mont-Ventoux, France. Les arbres morts (N=5) et dépérissants (N=14) sont en noir et en gris, respectivement. PSPI *Pityokteines spinidens*, PPIT *Pityophthorus pityographus*, PVOR *Pityokteines vorontzovi*, CCIN *Crypturgus cinereus*, CABIE *Cryphalus abietis*. CCIN et CABIE ne sont pas représentées ici du fait de leur faible abondance (arbres morts : 1 CCIN et 1 CABIE ; arbres dépérissants : 1 CABIE).

Nous avons également installé des pièges-vitres à interception multidirectionnelle (n=9), pour détecter les autres espèces de scolytes présentes dans les sapinières entre mars et mai 2010. 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. Au Mont-Ventoux, les peuplements sont mélangés, avec en majorité du hêtre et du sapin pectiné mais on retrouve également d'autres espèces de feuillus et des conifères (*Pinus sylvestris*, *Pinus nigra*...). Ainsi, dans les pièges-vitres nous avons retrouvé des espèces de scolytes inféodées aux genres *Pinus*, *Cedrus*, *Fagus*, *Picea*.... Indépendamment des Scolytinae, les coléoptères (34%) et les diptères (31%) sont les ordres les plus fréquemment trouvés dans les pièges.

Les émergences des branches et des écorces ont également permis d'observer la présence de prédateurs de scolytes appartenant à deux familles de coléoptères : les Salpingidae et les Rhizophagidae. Les deux familles se répartissent différemment dans l'arbre : les Salpingidae ont été principalement retrouvés dans les branches du haut de l'arbre (11 individus). Cette niche écologique correspond à celle de deux espèces de scolytes majoritaires *P. pityographus* et *P. vorontzovi*. Les Rhizophagidae (2 individus) ont, quant à eux, été récoltés dans les écorces du tronc en bas de l'arbre. Même au sein des prédateurs de scolytes, nous avons observé un partage de la ressource associé à la présence de leurs proies. Associés aux espèces de scolytes, cinq familles de prédateurs à l'état adulte ont également été identifiées grâce aux pièges-vitres à interception multidirectionnelle (Cleridae, Rhizophagidae, Salpingidae, Staphylinidae, Formicidae...). On retrouve notamment un prédateur très commun des scolytes, *Thanasimus formicarius*, mais aussi des espèces appartenant au genre *Rhizophagus*, qui sont également des prédateurs de scolytes.

Les autres espèces de scolytes et les prédateurs sont présents en abondance faible en comparaison des espèces majoritaires de scolytes inféodés au sapin, ce qui pourrait expliquer le maintien des populations de scolytes à un niveau de densité important au Mont-Ventoux. La technique de piégeage ne donne qu'une idée qualitative des espèces compétitrices et prédatrices présentes dans les sapinières. Les prélèvements de branches et d'écorce ont montré la présence de prédateurs au sein des galeries de scolytes (au stade adulte) mais en abondance extrêmement faible (seulement quelques individus).

3. L'EFFET DES SCOLYTES SUR LA CROISSANCE DE L'HÔTE

Les attaques de scolytes sont difficiles à prévoir et leur impact sur la croissance des arbres paraît moins évident car nous ne connaissons pas l'historique d'attaque sur le Mont-Ventoux avant 2010. Nous avons suggéré que les populations de scolytes étaient à un niveau relativement élevé sur le Mont-Ventoux. Leur dynamique a pu être favorisée par plusieurs facteurs : les épisodes de sécheresses successives en 2003 et 2004 (Cailleret & Davi 2011); le fort taux de mortalité des arbres, pouvant atteindre 70% dans certaines parcelles étudiées (Cailleret et al. 2013); et le manque d'évacuation des bois morts par les gestionnaires forestiers du à l'accès difficile sur certains sites mais aussi au maintien de la biodiversité grâce à la présence de bois mort. Les attaques de scolytes ont plutôt eu lieu sur des arbres dont la chute de croissance a été plus prononcée (Fig. 48).

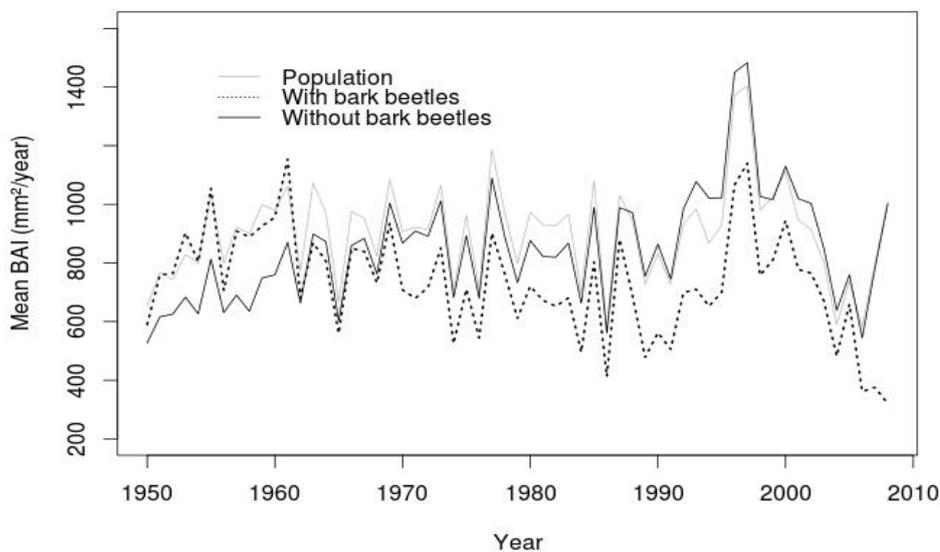


Fig. 48: Chronologie moyenne des BAI (Basal Area Increment) d'une population de sapins (courbe grise ; N=227), d'un sous-échantillon d'arbres attaqués par les scolytes (courbe en pointillés ; N=12), et d'un sous-échantillon d'arbres non attaqués par les scolytes (courbe noire ; N=36) au cours des 60 dernières années (de 1950 à 2010) sur le transect en courbe de niveau du Mont-Ventoux, France. Les valeurs des moyennes \pm erreurs standards sont : population=904 \pm 21.8 ; sous-échantillon des arbres avec des scolytes = 731 \pm 23.8 ; sous-échantillon des arbres sans scolytes = 850 \pm 25.2

Cependant, les arbres morts semblent présenter une meilleure croissance juvénile que les arbres encore vivants. Abgrall (2000) a suggéré que les individus de *Picea abies* (L. Karst.) ayant une croissance plus rapide étaient plus vulnérables à *Ips typographus* L. car l'arbre mobilise plus de réserves pour sa croissance que pour ses mécanismes de résistance (« growth-differentiation balance hypothesis »). Ce phénomène est accentué par les événements extrêmes de type sécheresse, l'arbre devient plus vulnérable et attractif aux scolytes du fait de la baisse simultanée de production de

résine, de changements des composés de la résine, ou à l'amélioration de l'émission de phéromones d'agrégation par les scolytes (Wermelinger et al. 2008). Cependant, si l'hiver suivant la sécheresse, les conditions climatiques en terme de précipitations sont favorables, l'arbre peut retrouver une résistance normale et empêcher la réussite des attaques d'insectes l'année suivante (Lieutier et al. 2004).

4. COMPLEXITÉ DE LA PRISE EN COMPTE DES FACTEURS BIOTIQUES DANS LES DÉPÉRISSEMENTS

En conditions naturelles, au début d'une expérimentation, il est difficile de connaître l'historique d'attaques de la parcelle et savoir ce qui prédispose un arbre aux attaques de parasites et/ou pathogènes. Pour les arbres, nous pouvons connaître leur croissance passée et les perturbations qu'ils ont subies mais nous pouvons difficilement attribuer une baisse de croissance à la présence de parasites et/ou pathogènes. Dans cette étude, nous avons également étudié le rôle du gui (*Viscum album* ssp. *abietis*) dans le dépérissement du sapin. Le gui est un parasite 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 & 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 et al. 1976). Il est possible de dater l'âge du gui 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 et donc de le relier à la croissance des arbres. Les résultats obtenus ne permettent pas d'obtenir une explication fiable car il est difficile de connaître le sens de la causalité. En effet, la corrélation négative entre la biomasse de gui 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 favorise l'arrivée et le développement du gui. 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 : 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 potentielles 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*, Noetzli 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. Tsopelas 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 agit en tant que facteur prédisposant, et que les mortalités de sapins sont déclenchées par des périodes de stress hydrique (Tsopelas et al. 2004; Idžojtić et al. 2008).

Les deux types de parasites choisissent des arbres avec des caractéristiques de croissance bien différentes. Le gui se développe principalement sur des arbres isolés et dominants (peu soumis à la compétition) qui ont une meilleure croissance passée que les arbres non infectés et soumis à une plus forte compétition. Les scolytes, quant à eux, vont principalement exploiter des arbres défoliés et dépérissants présentant une plus faible croissance passée. Il existe un rapport cause-conséquence entre ces deux facteurs biotiques (les scolytes et le gui) 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 souvent sur des arbres déjà 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, et passer du statut de parasites dits « secondaires » (Lieutier & Levieux 1985; Riou-Nivert 2005), à des parasites primaires qui attaquent les arbres non affaiblis, comme *Ips typographus* L. qui est à l'origine de dégâts très importants sur les épicéas (Mulock & Christiansen 1986). La poursuite du dépérissement que nous observons encore en 2013 sur le Mont-Ventoux, alors même que les sécheresses ne se sont pas amplifiées, semble conforter ces conclusions.

5. CONCLUSION

Les facteurs abiotiques contribuent à l'affaiblissement des arbres (pollution atmosphérique, sécheresses...). Cette étude a montré que les facteurs biotiques peuvent jouer un rôle important dans le dépérissement et la mortalité des arbres, en impactant négativement la croissance. Le gui contribue au dépérissement du sapin comme facteur prédisposant et déclenchant en affaiblissant les arbres sur le long terme (un arbre infecté par le gui ne meurt pas directement). Nous avons un manque de données pour estimer clairement l'impact des scolytes sur la croissance car l'historique d'infestation sur le site d'étude n'est pas connu avant 2010. Cependant, les scolytes agissent comme des facteurs aggravants le dépérissement car ils attaquent des arbres déjà affaiblis par d'autres facteurs abiotiques.

Pour comprendre les phénomènes de dépérissement, il est important de développer des études sur la prédisposition des arbres aux facteurs biotiques en interaction avec la sécheresse par exemple. La sécheresse est en effet le premier facteur déclenchant les dépérissements. Des travaux supplémentaires sont nécessaires pour modéliser la croissance en interaction avec les dynamiques locales de populations d'insectes pour améliorer la connaissance sur les interactions hôtes-parasites dans un contexte de dépérissement forestier.

DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

En se plaçant dans le contexte général des interactions plantes-insectes, ce travail de thèse s'est focalisé sur l'interaction scolytes-arbres dans deux écosystèmes forestiers méditerranéens contrastés : (1) une population de scolytes à l'état endémique dans une pinède de pin d'Alep et (2) une communauté de scolytes à l'état épidémique dans une sapinière déperissante. Une approche méthodologique commune pluridisciplinaire a été développée, en étudiant les caractéristiques de vulnérabilité de l'hôte aux attaques de scolytes et les stratégies d'exploitation des hôtes par les scolytes. Les objectifs étaient, d'une part, de déterminer les facteurs qui prédisposent aux attaques et en retour les effets de ces attaques sur l'arbre, et d'autre part, de comprendre les mécanismes comportementaux impliqués dans le maintien d'une population à l'état endémique et/ou épidémique.

Dans cette discussion générale, nous nous proposons, dans un premier temps, d'établir une synthèse des résultats obtenus en montrant les concordances et les divergences observées entre les deux écosystèmes forestiers étudiés. Nous discuterons des limites de cette étude en se focalisant sur les difficultés et l'enjeu d'étudier finement les notions de prédisposition et de réponse à l'attaque. Puis, nous montrerons l'intérêt et les enjeux scientifiques et appliqués de l'étude des populations à l'état endémique. Une dernière partie sera consacrée aux perspectives ouvertes par ce travail de thèse, en suggérant des pistes de recherches futures et leurs enjeux.

1. CONCORDANCES ET DIVERGENCES ENTRE DEUX ÉCOSYSTÈMES MÉDITERRANÉENS CONTRASTÉS

Nous avons pu étudier de nombreux facteurs considérés comme prédisposants les arbres aux attaques de scolytes dans les deux écosystèmes forestiers. Ainsi, nous avons pu montrer que chez le sapin pectiné et le pin d'Alep, les scolytes s'attaquent à des arbres préalablement affaiblis, c'est-à-dire présentant un état sanitaire déficient.

Pour le sapin, espèce sensible au stress hydrique, le déperissement a été déclenché par les sécheresses successives des années 2000, et nous avons noté une différence entre les arbres attaqués et les arbres non attaqués. Les scolytes s'attaquent à des arbres présentant une croissance passée déclinant et ils agissent en tant que facteur aggravant. Chez le pin d'Alep, espèce tolérante au stress hydrique, nous n'avons pas noté de différence de croissance, avant et après l'attaque de scolytes, entre les arbres attaqués sur les troncs et ayant résisté aux attaques et les arbres non attaqués. Les pins sont soumis à un stress hydrique plus fort que les sapins, et pourtant, les pins attaqués et non

attaqués ont été soumis à des stress hydriques équivalents (aucune différence de potentiel hydrique). Par contre, les pins attaqués sont plus vulnérables à la cavitation que les pins non attaqués. Ces résultats diffèrent de ceux de Lorio & Sommers (1986) qui ont montré qu'un stress hydrique intense diminuait la résistance des arbres, tandis qu'un stress hydrique modéré avait tendance à l'augmenter. En revanche, une des originalités du système scolytes-pin d'Alep est que l'insecte montre une séparation spatiale obligatoire de la phase de maturation sexuelle et d'accouplement (jeunes pousses) avec celle de la ponte (troncs) qui a pu être associée à des choix différentiels de qualité d'hôte. En effet, au cours de la phase d'attaques dans les pousses, *T. destruens* choisit préférentiellement des arbres vigoureux, c'est-à-dire des arbres présentant un meilleur état sanitaire, une circonférence et une épaisseur de l'écorce plus élevées. Cela suggère que pour ces espèces à phases de maturation et de reproduction différenciées, la pression parasitaire est susceptible de s'exercer sur une plus grande fraction du peuplement d'hôtes, quelque que soit l'intensité du stress hydrique et la réponse des arbres à ce stress.

L'impact des attaques a été étudiée uniquement chez le pin d'Alep où nous avons seulement développé l'impact des attaques sur les troncs, les effets des attaques dans les pousses restant à analyser. Chez le pin d'Alep, l'impact des attaques est très faible voire quasi nul. En effet, les mesures ont été faites sur des arbres attaqués qui ont résisté aux attaques car si l'attaque est réussie (présence de trous de sortie sur le tronc), elle conduit à la mort de l'arbre. Ainsi, ces arbres « résistants » présentent les mêmes stratégies d'évitement de la sécheresse : pas de différence significative ni pour la croissance hebdomadaire, ni pour les réserves et ni pour les mesures de surface moyenne, longueur moyenne et poids moyen des aiguilles. Néanmoins, les arbres attaqués ont une masse surfacique (LMA) plus élevée que les arbres non attaqués mais ce résultat est difficilement interprétable. Chez le pin d'Alep, une population endémique de *T. destruens* agirait probablement comme un facteur prédisposant et déclenchant pour les attaques futures car l'arbre a résisté aux attaques.

Du point de vue de la dynamique d'attaque des scolytes, nous avons relevé la niche écologique de plusieurs espèces chez le sapin grâce aux prélèvements de branches et d'écorce, et la niche écologique d'une seule espèce (*T. destruens*) chez le pin d'Alep grâce aux arbres-pièges et aux observations de terrain. Lorsque plusieurs espèces exploitent la même ressource, comme chez le sapin, nous avons observé une ségrégation spatiale des espèces sur un même arbre, influencée par

les exigences écologiques de chaque espèce en terme d'épaisseur de l'écorce. Certaines espèces se localisent plutôt dans les branches et d'autres espèces plutôt dans les troncs. Cette ségrégation spatiale est généralement associée à un partage de niche (Amezaga & Rodríguez 1998). Dans le cas du Mont-Ventoux où le sapin est en mélange avec d'autres espèces d'arbres, la récolte de branches et d'écorces nous a permis d'identifier les scolytes impliqués dans le dépérissement de la sapinière. L'utilisation exclusive des pièges-vitres en aurait donné une perception biaisée car cette technique intercepte les mouvements d'insectes inféodés à divers hôtes présents sur place (*Pinus*, *Fagus*, *Cedrus*, *Picea* et *Abies*).

A Gémenos, le pin d'Alep étant largement majoritaire, les pièges-vitres que nous avons utilisés ont probablement rendu une image assez fidèle des espèces de scolytes exploitant la parcelle, à quelques exceptions près. Cependant, il sera intéressant à l'avenir de comparer les contenus d'écorce et de branches également sur ce site, afin de préciser la distribution spatiale, à l'échelle de l'arbre, de la communauté de scolytes associée à *T. destruens* et de déterminer ainsi les niveaux de chevauchement des niches écologiques de chaque espèce recensée, y compris les prédateurs supposés.

2. UNE CHRONOLOGIE DES INTERACTIONS HÔTES-PARASITES DIFFICILE À EXPLICITER EN MILIEU NATUREL

La prédisposition suggère un effet sur l'hôte plutôt que sur le parasite, bien que les effets des perturbations sur l'interaction hôte-parasite sont souvent difficiles à dissocier des effets sur l'hôte lui-même (Schoeneweiss 1975). L'interaction des facteurs génétiques, des facteurs édaphiques locaux, du climat, des parasites et des pathogènes présents complique l'étude des facteurs prédisposants aux attaques (Wargo 1996). En effet, la prédisposition des arbres aux attaques de parasites et/ou pathogènes est difficile à estimer car un même facteur peut être à la fois prédisposant lorsqu'il est mesuré avant l'attaque, ou servir à estimer le coût global de l'attaque lorsqu'on compare l'écart entre les arbres attaqués et non attaqués depuis l'attaque. Dans notre cas, il est difficile de dissocier les facteurs prédisposants et les facteurs qui impactent l'arbre car dans les deux écosystèmes forestiers étudiés, nous sommes en conditions naturelles et l'historique des attaques par les insectes reste mal connu. Nous pouvons connaître les perturbations subies par l'arbre grâce aux analyses de largeurs de cernes mais nous ne connaissons pas la fréquence ni l'ampleur des précédentes attaques de scolytes qu'ils ont éventuellement subi. Afin de dissocier la prédisposition

et l'impact, il faudrait réaliser des infestations contrôlées où toutes les caractéristiques des arbres seraient mesurées avant l'infestation et après la réussite de l'infestation. Ces infestations contrôlées permettent à la fois d'avoir la chronologie de l'attaque, son impact et/ou le coût de la résistance ou non de l'arbre aux attaques.

En conditions naturelles, la notion d'indicateurs des attaques est également un point important qui permet de repérer quand les attaques commencent. Pour le pin d'Alep, les attaques sur le tronc sont visibles par la formation de pralines de résine sur le tronc pour repousser l'insecte, ou par la présence de vermoulure rousse sur l'écorce du à l'activité de forage de l'insecte.

Pour le sapin, il est plus difficile de savoir précocement si un arbre est attaqué ou non, car le système résinifère du sapin n'est pas le même que celui du pin, et il y a donc très peu d'écoulement de résine visible sur les troncs. D'autres indicateurs peuvent être utilisés comme l'état sanitaire des arbres qui semble être un bon indicateur du changement temporel de prédisposition de l'arbre aux attaques de scolytes, en tenant compte du moment auquel il est mesuré (avant ou après l'attaque).

3. POPULATIONS ENDÉMIQUES : ENJEUX SCIENTIFIQUES ET APPLIQUÉS

Les populations endémiques sont peu étudiées car leur impact sur l'écosystème est faible comparé aux populations épidémiques (Bleiker et al. 2011). L'étude des populations endémiques a permis de définir les principaux mécanismes de résistance et les effets du stress hydrique sur les arbres. Pour mieux comprendre les dynamiques éruptives, il est indispensable de connaître comment les processus interagissent à différentes échelles spatio-temporelles (Raffa et al. 2008). L'une des originalités de cette thèse repose sur l'étude de la phase endémique chez *T. destruens*. En effet, en endémie, nous avons montré que le choix de l'insecte vers des hôtes affaiblis est moins évident que chez le sapin. Dans le peuplement de pin d'Alep, nous avons montré que le niveau de résistance est élevé et le niveau de population est bas. Chez le sapin, nous avons montré le contraire (niveau de résistance faible et fort niveau de population). De plus, le dépérissement du sapin continue à l'heure actuelle avec une mortalité des arbres qui est passée à 25% en 2013, supposant que le niveau de population d'insectes ne tend pas à diminuer.

Pour aller plus loin dans cette étude, il faudra nécessairement quantifier le niveau de résistance des arbres à *T. destruens* en estimant le seuil critique de densité d'attaques, c'est-à-dire la probabilité de succès ou non en fonction du nombre d'attaques et de la vigueur des arbres. Nous n'avons pas pu le faire dans cette thèse à cause de niveaux de population trop faibles liés à l'endémie. C'est une contrainte majeure pour l'estimation de ce seuil qui requiert un grand nombre d'arbres montrant des niveaux d'attaques faibles, modérés et forts. La résistance pourra également être estimée en mesurant l'extension de la zone de réaction induite dans le liber des arbres après l'inoculation d'un champignon. Enfin, il sera possible de mesurer la productivité d'un arbre proportionnellement à son niveau de résistance (approche relative de la résistance) en utilisant l'indice de Waring (rapport de la surface de section du dernier cerne sur la surface d'aubier) grâce à des données toujours en cours d'acquisition. L'impact des attaques sur les troncs est, quant à lui, assez faible car les arbres étudiés ont résisté aux attaques. Cependant, *T. destruens* présente un cycle biologique original avec la présence d'attaques dans les pousses qui se localisent essentiellement sur des arbres vigoureux. Ce cycle biologique souligne la double exigence écologique des insectes : pour la reproduction, ils recherchent des hôtes affaiblis alors que pour la phase maturation, ils recherchent des hôtes vigoureux. Cette double niche écologique sur le pin d'Alep est comparable à ce que nous avons observé entre le gui et les scolytes sur le sapin pectiné où le gui se développe principalement sur des arbres isolés et dominants (peu soumis à la compétition) et qui ont une meilleure croissance passée (Durand-Gillmann et al. 2012).

Nous avons également suggéré une faible intensité de la compétition intra- et inter-spécifique sur notre site d'étude, et que la présence de prédateurs connus de *T. destruens* pourrait contribuer à maintenir des niveaux bas de population. Il serait alors intéressant de maintenir une veille sur cette parcelle de Gémenos et d'aborder des questions similaires dès lors qu'elle aura retrouvé une situation épidémique. Cependant, cette étude a permis de montrer que lorsque le niveau de population d'insectes est bas, la compétition intra-spécifique est négligeable, permettant de maintenir le foyer et le potentiel éruptif de cette espèce. La compréhension des processus impliqués dans les périodes de transition entre l'endémie et l'épidémie reste primordiale pour les prévisions d'évolution des populations de telles espèces éruptives. On peut aussi envisager qu'une intensification des densités d'adultes en maturation dans les pousses puissent en retour affecter plus significativement la croissance et la santé des pins non attaqués pendant l'hiver, et les rendre plus sensibles à de nouvelles attaques sur les troncs par les adultes matures (Lieutier 1988).

Cette étude a permis de confirmer et d'affiner les mesures de prévention et de lutte préconisées par le Département de la Santé des Forêts pour lutter contre *T. destruens*. Pour maintenir les populations en endémie, il faut évacuer et broyer les rémanents hors forêt car ils attirent les insectes via les composés volatils émis (terpènes principalement), et même lorsque la densité d'arbres est faible, car l'insecte profite des quelques arbres tombés sous l'effet du vent ou des arbres affaiblis pour se reproduire et conserver un niveau de population évitant l'extinction locale (Wermelinger 2004). En effet, en dehors des événements d'immigration à l'intérieur d'une parcelle, la stratégie de dispersion associée aux attaques dans les pousses accroît la probabilité de trouver à proximité immédiate de nouveaux sites de reproduction potentiels, même rares.

De plus, grâce à l'utilisation d'arbres-pièges, cette étude a confirmé l'existence de deux périodes de vol d'adultes matures (en octobre-novembre et en février) et deux périodes distinctes d'émergence d'adultes immatures, suggérant l'existence de deux générations sœurs dans le sud-est de la France (mi-avril et mi-mai). Ce résultat confirme la nécessité d'agir relativement tôt pour évacuer les rémanents dès lors que les attaques ont été repérées, c'est-à-dire au moins avant le second vol des femelles matures au cours de l'hiver (source DSF).

La lutte active passe par le repérage des arbres porteurs d'insectes pendant les deux phases d'attaques, sur les troncs pendant l'hiver et dans les pousses en été. Sur le tronc, la présence de pralines de résine ou de vermoulure rousse est un indicateur d'attaques mais ne signifie pas forcément que l'attaque a réussi et qu'elle aboutira à l'émergence d'adultes immatures. Ainsi, l'écorçage d'une petite partie de l'arbre est toujours nécessaire pour confirmer l'existence d'une ponte viable afin de procéder à son abattage et à son évacuation hors forêt (source DSF). Les attaques dans les pousses de l'arbre sur pied sont souvent plus difficiles à détecter. En effet, on observe souvent des pousses rouges en été mais l'insecte a déjà quitté la pousse pour aller vers une autre pousse. L'indicateur principal des attaques dans les pousses est la présence de pousses encore vertes au sol, creusées d'une galerie médullaire avec la présence ou non de l'insecte à l'intérieur.

En condition endémique et lorsque le niveau de population d'insectes est faible, il est également important de maintenir une veille sanitaire sur les foyers d'attaques récurrents car l'absence de compétition intra-spécifique maintient le potentiel éruptif de cette espèce et augmente le risque d'extension de *T. destruens* si le niveau de population d'insectes augmente. Cependant, ces

perspectives appliquées sont sujettes à des compromis pour le gestionnaire forestier entre la production forestière avec le broyage et l'évacuation des rémanents et les enjeux de la biodiversité favorisée par la présence de bois mort.

En terme d'approches méthodologiques de gestion et de prévention des risques, nous avons entamé une réflexion (collaboration avec Joël Chadoeuf, INRA Avignon) sur l'analyse de processus spatialisés, tels que les attaques de scolytes, à une échelle plus large que celle de notre parcelle d'étude à Gémenos. Cette approche, basée sur le modèle de Strauss hard-core (Baddeley & Turner 2005), permet d'extrapoler les intensités d'attaques en ne recensant que les arbres atteints et en simulant la distribution des arbres non atteints en se basant sur l'hypothèse de stationnarité et d'homogénéité de répartition d'un échantillon d'arbres. Cette hypothèse d'homogénéité est particulièrement appropriée dans les peuplements plantés et faiblement perturbés, comme c'était le cas de la pinède étudiée à Gémenos. Avec cette approche de statistiques spatiales, il est possible de construire des cartes d'intensité d'attaques qui peuvent permettre de localiser les zones les plus à risque pour les attaques de scolytes (par exemple à Gémenos : Fig. 49 a et b). Ces cartes représentent une grille simple (100 x 100 pixels), où pour chaque pixel est défini un rayon d'une distance variable : plus il y aura d'arbres atteints dans ce rayon plus la couleur du pixel sera claire (Fig. 49b). Avec cette méthode, il serait également possible de réaliser des tests d'agrégation spatiale de processus à plus large échelle spatiale.

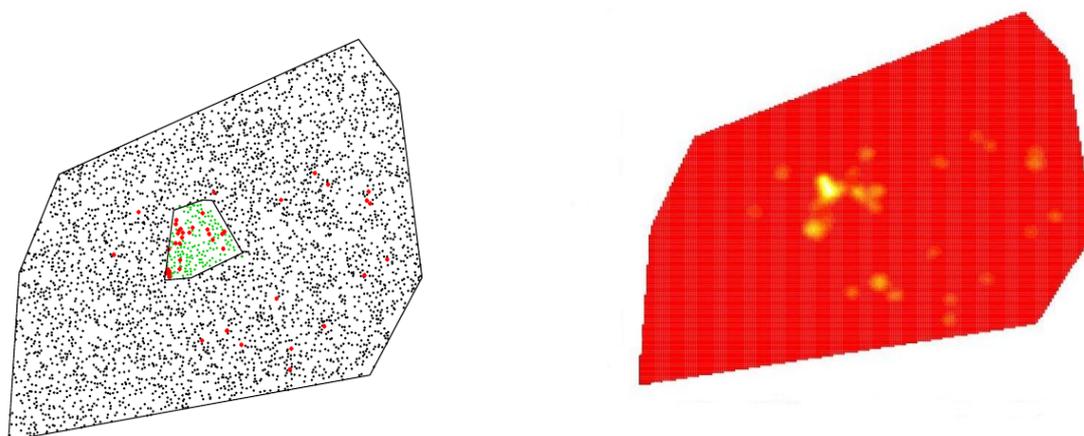


Fig. 49: a) Répartition des arbres à l'extérieur de la parcelle (points noirs), des arbres dans la parcelle (points verts) et des arbres atteints (points rouges) ; b) Cartes d'intensité d'attaques présentant des zones à fort risque d'attaques (jaune-orange) et à faible risque d'attaques (rouge).

4. PERSPECTIVES DE RECHERCHE

L'analyse des interactions plantes-insectes doit reposer sur une approche pluridisciplinaire permettant d'englober toutes les composantes du système étudié, mêlant à la fois les disciplines relatives à la plante (écophysiologie, dendrométrie...) et à l'insecte (entomologie). En effet, les facteurs environnementaux tels que la compétition et les périodes de sécheresses successives peuvent sur le long terme impacter les arbres et les rendre plus vulnérables aux attaques d'insectes et/ou pathogènes (Mattson & Haack 1987). Il devient alors intéressant de se focaliser sur les analyses du système à l'échelle de l'arbre et de la parcelle (Bigler et al. 2006). Cependant, dans les deux écosystèmes forestiers étudiés, il ne nous a pas été possible de tout mesurer, induisant des mesures qualitatives et quantitatives. La compartimentation des disciplines associée aux difficultés méthodologiques rencontrées ont fait émerger différentes perspectives de recherches scientifiques.

Dans un premier temps, il pourrait être intéressant d'étudier plus finement les composés organiques volatils émis par les arbres en comparant les arbres attaqués ayant résisté et les arbres non attaqués. En effet, l'attraction primaire des scolytes repose sur les composés volatils émis par les arbres (Byers 1989). Ces recherches pourraient permettre de développer des attractifs de synthèse pour lutter contre les scolytes, plus particulièrement les espèces du genre *Tomicus*. De plus, les mécanismes de résistance des arbres en condition endémique via l'anatomie des canaux résinifères chez le pin d'Alep permettraient de mieux comprendre pourquoi certains arbres résistent aux nombreuses attaques des espèces du genre *Tomicus*. En effet, Kane & Kolb (2010) ont suggéré que les arbres qui résistaient aux sécheresses et aux attaques de scolytes investissaient plus de carbone dans la production de défense (résine) que les arbres morts, et que cette allocation du carbone pour la fabrication de canaux résinifères était plus déterminante dans le processus de mortalité de l'arbre que l'allocation du carbone pour la croissance. Cela nécessiterait une meilleure compréhension de l'allocation du carbone et notamment de l'usage différencié des réserves entre arbres attaqués et non attaqués que nous avons à peine entamé.

La communauté associée aux scolytes constitue également un champ de recherches intéressant. Les prédateurs et les compétiteurs jouent un rôle fondamental dans la dynamique des populations de scolytes (Kenis et al. 2004). Ainsi, il serait intéressant de quantifier les communautés de prédateurs et de compétiteurs associés à *T. destruens* pour affirmer leurs

implications dans le maintien des populations à l'état endémique. Dans cette thèse, nous avons déjà commencé une approche descriptive où nous avons montré la présence d'au moins trois espèces de compétiteurs potentiels et trois espèces de prédateurs de *T. destruens* à Gémenos. Cependant, les études de relation prédateur/proie nécessitent de caractériser le régime alimentaire des prédateurs. Enfin, cette étude pourrait permettre de l'appliquer à d'autres espèces comme *T. piniperda* surtout concernant les interactions avec l'hôte et la dispersion spatiale.

Ce travail de thèse fournit une base préalable pour établir un modèle de phénologie de l'insecte en lien avec l'état physiologique des arbres. En effet, dans le contexte de changement climatique, *T. destruens* est une espèce qui peut être amené à migrer vers le nord (Horn et al. 2012) et elle pourrait s'attaquer à des espèces de pins non méditerranéens (Vasconcelos et al. 2003).

Enfin, une fois ces différents processus mieux quantifiés (allocation, phénologie de l'insecte), nous pourrions envisager un couplage entre un modèle de fonctionnement du peuplement arboré et d'une dynamique de populations de scolytes et des compétiteurs/prédateurs qui lui sont associés. Ce type de modèle permettrait de mieux anticiper les situations épidémiques et de tester différents scénarios de gestion adaptative (Lefèvre et al. 2013).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abgrall, J.-F. (2000). La tornade de décembre 1999: risques sanitaires et stratégies de gestion. In *Les Dossiers de l'environnement de l'INRA*, p. 65-90.

Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T., and Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. In *Evolutionary Applications* **1**, p. 95-111.

Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E. (T.), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., and Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. In *Forest Ecology and Management* **259**, p. 660 - 684.

Amezaga, I., and Garbisu, C. (2000). Effect of intraspecific competition on progeny production of *Tomicus piniperda* (Coleoptera : Scolytidae). In *Environmental Entomology* **29**, p. 1011-1017.

Amezaga, I., and Rodríguez, M.Á. (1998). Resource partitioning of four sympatric bark beetles depending on swarming dates and tree species . In *Forest Ecology and Management* **109**, p. 127 - 135.

Annala, E., Långström, B., Varama, M., Hiukka, R., Niemelä, P., and others (1999). Susceptibility of defoliated Scots pine to spontaneous and induced attack by *Tomicus piniperda* and *Tomicus minor*. In *Silva Fennica* **33**, p. 93-106.

Arzone, A., Vidano, C., and others (1984). Investigations on *Phloeomyzus passerinii* (Sign.) in Piedmont.. In *Annali della Facoltà di Scienze Agrarie della Università degli Studi di Torino* **13**, p. 337-356.

Aukema, B.H., Carroll, A.L., Zheng, Y., Zhu, J., Raffa, K.F., Dan Moore, R., Stahl, K., and Taylor, S.W. (2008). Movement of outbreak populations of mountain pine beetle: influences of spatiotemporal patterns and climate. In *Ecography* **31**, p. 348-358.

Awmack, C.S., and Leather, S.R. (2002). Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. In *Annual review of entomology* **47**, p. 817-844.

Axelsson, J.N., Alfaro, R.I., and Hawkes, B.C. (2009). Influence of fire and mountain pine beetle on the dynamics of lodgepole pine stands in British Columbia, Canada. In *Forest Ecology and Management* **257**, p. 1874-1882.

Ayres, B.D., Ayres, M.P., Abrahamson, M.D., and Teale, S.A. (2001). Resource partitioning and overlap in three sympatric species of *Ips* bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). In *Oecologia* **128**, p. 443-453.

- Baddeley, A. & Turner, R. (2005). Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. In *Journal of statistical software* **12**, p. 1-42.
- Balachowsky, A. (1949). Faune de France: Tome 50. Coléoptères Scolytides. In *P. Lechevalier, Paris* **320**.
- Balachowsky, A.S., and others (1962). Entomologie appliquée à l'agriculture. Tome I. Coléoptères. Premier volume.. In *Entomologie appliquee a l'agriculture. Tome I. Coleopteres. Premier volume..*
- Baradat, P., Bernard-Dagan, C., and Marpeau, A. (1978). Variation of terpenes within and between populations of maritime pine. In *Biochemical genetics of forest trees, D. Rudin (Ed.), Umea, Sweden*.
- Barbosa, P., Krischik, V.A., Jones, C.G., and others (1991). *Microbial mediation of plant-herbivore interactions..* John Wiley and Sons, Inc..
- Beaver, R.A. (1974). Intraspecific Competition among Bark Beetle Larvae (Coleoptera: Scolytidae). In *Journal of Animal Ecology* **43**, p. pp. 455-467.
- Beckman, C.H. (2000). Phenolic-storing cells: keys to programmed cell death and periderm formation in wilt disease resistance and in general defence responses in plants?. In *Physiological and Molecular Plant Pathology* **57**, p. 101-110.
- Berryman, A.A., and others (1986). *Forest insects. Principles and practice of population management..* Plenum Press.
- Bertheau, C., Salle, A., Rossi, J.P., Bankhead-Dronnet, S., Pineau, X., Roux-Morabito, G., and Lieutier, F. (2009). Colonisation of native and exotic conifers by indigenous bark beetles (Coleoptera: Scolytinae) in France. In *Forest Ecology and Management* **258**, p. 1619-1628.
- Bigler, C., Bräker, O.U., Bugmann, H., Dobbertin, M., and Rigling, A. (2006). Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. In *Ecosystems* **9**, p. 330-343.
- Bigler, C., Gricar, J., Bugmann, H., and Cufar, K. (2004). Growth patterns as indicators of impending tree death in silver fir. In *Forest Ecology and Management* **199**, p. 183-190.
- Bleiker, K.P., Carroll, A.L., and Smith, G.D. (2011). Mountain pine beetle range expansion: assessing the threat to Canada's boreal forest by evaluating the endemic niche.. In *Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre*, p. vi + 17 pp.

- Bouhot, L., Lieutier, F., Debouzie, D. (1988). Spatial and temporal distribution of attacks by *Tomicus piniperda* L. and *Ips sexdentatus* Boern. (Col, Scolytidae) on *Pinus sylvestris*. *Journal of Applied Entomology* **106**, p. 356-371.
- Boutte, B., Durand-Gillmann, M., and Boivin, T. (2013). Surveillance phytosanitaire: dix problèmes à connaître. In *Le pin d'Alep en France: 17 fiches pour connaître et gérer*, p. 28.
- Branco, Manuela, Pereira, João Santos, Mateus, Eduardo, Tavares, Catarina, and Paiva, Maria Rosa (2010). Water stress affects *Tomicus destruens* host pine preference and performance during the shoot feeding phase. In *Ann. For. Sci.* **67**, p. 608.
- Brignolas, F., Lacroix, B., Lieutier, F., Sauvard, D., Drouet, A., Claudot, A. C., & Christiansen, E. (1995). Induced responses in phenolic metabolism in two Norway spruce clones after wounding and inoculations with *Ophiostoma polonicum*, a bark beetle-associated fungus. *Plant Physiology*, **109**(3), 821-827.
- Brodbeck, B., Mizell, Russell F., I., French, W., Andersen, P., and Aldrich, J. (1990). Amino acids as determinants of host preference for the xylem feeding leafhopper, *Homalodisca coagulata* (Homoptera: Cicadellidae). In *Oecologia* **83**, p. 338-345.
- Brody, A.K. (1997). Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. In *Ecology* **78**, p. 1624-1631.
- Bronstein, J.L., Alarcón, R., and Geber, M. (2006). The evolution of plant–insect mutualisms. In *New Phytologist* **172**, p. 412-428.
- Byers, J. (1989). Chemical ecology of bark beetles. In *Experientia* **45**, p. 271-283.
- Byers, J. (1992). Attraction of bark beetles, *Tomicus piniperda*, *Hylurgops palliatus*, and *Trypodendron domesticum* and other insects to short-chain alcohols and monoterpenes. In *Journal of Chemical Ecology* **18**, p. 2385-2402.
- Byers, J.A. (1995). Host-tree chemistry affecting colonization in bark beetles. In *Chemical ecology of insects 2*, Springer.
- Büntgen, U., Frank, D., Liebhold, A., Johnson, D., Carrer, M., Urbinati, C., Grabner, M., Nicolussi, K., Levanić, T., and Esper, J. (2009). Three centuries of insect outbreaks across the European Alps. In *New Phytologist* **182**, p. 929-941.
- Cailleret, M. (2011). *Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence*. Ph.D. thesis, Aix Marseille 3.

- Cailleret, M., and Davi, H. (2011). Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. In *Trees* **25**, p. 265-276.
- Cailleret, M., Nourtier, M., Amm, A., Durand-Gillmann, M., and Davi, H. (2013). Drought-induced decline and mortality of silver fir differ among three sites in Southern France. In *Annals of Forest Science*, p. 1-15.
- Cariveau, D., Irwin, R.E., Brody, A.K., Garcia-Mayeya, L.S., and Von Der Ohe, A. (2004). Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. In *Oikos* **104**, p. 15-26.
- Chakali, G. (2005). L'Hylésine des Pins, *Tomicus destruens* Wollaston 1865 (Coleoptera-Scolytidae) en Zone Semi-Aride (Algérie). In *Silva Lusitana* **13**, p. 113-124.
- Chessel, D. (1978). Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. In *Biométrie et écologie* **1**, p. 45-135.
- Christiansen, E., & Glosli, A. M. (1996). Mild drought enhances the resistance of Norway spruce to a bark beetle-transmitted blue-stain fungus. *UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE FOREST SERVICE GENERAL TECHNICAL REPORT NC*, 192-199.
- Christiansen, E., Waring, R. H., and Berryman, A. A. (1987). Resistance of conifers to bark beetle attack: searching for general relationships. *Forest Ecology and Management*, **22**(1), 89-106.
- Christiansen, E., & Ericsson, A. (1986). Starch reserves in *Picea abies* in relation to defence reaction against a bark beetle transmitted blue-stain fungus, *Ceratocystis polonica*. *Canadian Journal of Forest Research*, **16**(1), 78-83.
- Ciesla, W.M. (2011). Forest Insect Dynamics. In *Forest Entomology: A Global Perspective*, p. 15-30.
- Coley, P.D. (1983). Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. In *Ecological monographs* **53**, p. 209-234.
- Colombari, F., Battisti, A., Schroeder, L., and Faccoli, M. (2012). Life-history traits promoting outbreaks of the pine bark beetle <i>Ips acuminatus</i> (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in the south-eastern Alps. In *European Journal of Forest Research*, p. 1-9.
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T., and Grenfell, B. (1999). Inverse density dependence and the Allee effect. In *Trends in ecology & evolution* **14**, p. 405-410.

- Coutin, R. (1992). Caracteres originaux des cycles evolutifs de plusieurs especes de Balanins europeens *Curculio elephas* Gyll., *C. nucum* L., *C. glandium* Marsh., *C. venosus* Grav. et *C. villosus* F.. In *Memoires de la Societe Royale Belge d'Entomologie*.
- Cruiziat, P., Améglio, T., and Cochard, H. (2001). La cavitation: un mécanisme perturbant la circulation de l'eau chez les végétaux. In *Mécanique & industries* **2**, p. 289-298.
- Dajoz, R. (2007). Les insectes des forêts. In *Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier. 2nd ed. Tec et Doc Lavoisier, Paris, France*.
- Davi, H., Barbaroux, C., Dufrière, E., Francois, C., Montpied, P., Bréda, N., and Badeck, F. (2008). Modelling leaf mass per area in forest canopy as affected by prevailing radiation conditions. In *ecological modelling* **211**, p. 339-349.
- Dreyer, E., Guérard, N., Lieutier, F., Pasquier-Barré, F., Lung, B., & Piou, D. (2002). Interactions between nutrient and water supply to potted *Pinus sylvestris* trees and their susceptibility to several pests and pathogens. *Effects of Water Stress on Pine Susceptibility to Various Pest and Disease Guilds. Ed. F. Lieutier. Final Scientific Report of the EU Project FAIR, 3*.
- Duan, Y., Kerdelhué, C., Ye, H., & Lieutier, F. (2004). Genetic study of the forest pest *Tomicus piniperda* (Col. Scolytinae) in Yunnan province (China) compared to Europe: new insights for the systematic and evolution of the genus *Tomicus*. In *Heredity*, **93** (5), p. 416-422.
- Ducrey, M. (1970). Conditions climatiques et introduction du sapin pectiné (*Abies pectinata* DC) dans l'arrière-côte bourguignonne. In .
- Ducrey, M. (1988). Réactions à la sécheresse de quelques espèces forestières méditerranéennes. In .
- Durand-Gillmann, M., Cailleret, M., Boivin, T., Nageleisen, L.-M., and Davi, H. (2012). Individual vulnerability factors of Silver fir (*Abies alba* Mill.) to parasitism by two contrasting biotic agents: mistletoe (*Viscum album* L. ssp. *abietis*) and bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) during a decline process. In *Annals of Forest Science*, p. 1-15.
- Elling, W., Dittmar, C., Pfaffelmoser, K., and Rotzer, T. (2009). Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. In *Forest Ecology and Management* **257**, p. 1175-1187.
- Ellison, A.M., and Gotelli, N.J. (2001). Evolutionary ecology of carnivorous plants. In *Trends in ecology & evolution* **16**, p. 623-629.
- Ericsson, A., and Persson, H. (1980). Seasonal Changes in Starch Reserves and Growth of Fine Roots of 20-Year-Old Scots Pines. In *Ecological Bulletins*, p. 239-250.

- Esper, J., Buentgen, U., Frank, D.C., Nievergelt, D., and Liebhold, A. (2007). 1200 years of regular outbreaks in alpine insects. In *Proceedings of the royal society biological sciences* **274**, p. {671-679}.
- Faccoli, M. (2007). Breeding performance and longevity of *Tomicus destruens* on Mediterranean and continental pine species. In *Entomologia Experimentalis et Applicata* **123**, p. 263-269.
- Faccoli, M. (2009). Breeding performance of *Tomicus destruens* at different densities: the effect of intraspecific competition. In *Entomologia Experimentalis et Applicata* **132**, p. 191-199.
- Faccoli, M., Anfora, G., and Tasin, M. (2008). Responses of the Mediterranean Pine Shoot Beetle *Tomicus destruens* (Wollaston) to Pine Shoot and Bark Volatiles. In *Journal of Chemical Ecology* **34**, p. 1162-1169.
- Faccoli, M., Battisti, A., and Masutti, L. (2005). Phenology of *Tomicus destruens* (Wollaston) in northern Italian pine stands. In *Entomological Research in Mediterranean Forest Ecosystems*, p. 185-193.
- Fahse, L., and Heurich, M. (2011). Simulation and analysis of outbreaks of bark beetle infestations and their management at the stand level . In *Ecological Modelling* **222**, p. 1833 - 1846.
- Fenner, M., Cresswell, J., Hurley, R., and Baldwin, T. (2002). Relationship between capitulum size and pre-dispersal seed predation by insect larvae in common Asteraceae. In *Oecologia* **130**, p. 72-77.
- Fernandez C., Bousquet-Mélou A., P.B. (2013). Répartition dans le bassin méditerranéen. In *Le pin d'Alep en France: 17 fiches pour connaître et gérer*, p. 23-27.
- Fischer, C., and Höll, W. (1992). Food reserves of scots pine (*Pinus sylvestris* L.). In *Trees* **6**, p. 147-155.
- Forkner, R.E., Marquis, R.J., and Lill, J.T. (2004). Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. In *Ecological Entomology* **29**, p. 174-187.
- Forsse, E., and Solbreck, C. (1985). Migration in the bark beetle *Ips typographus* L.: duration, timing and height of flight. In *Zeitschrift für angewandte Entomologie* **100**, p. 47-57.
- Franceschi, V.R., Krokene, P., Christiansen, E., and Krekling, T. (2005). Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. In *New Phytologist* **167**, p. 353-375.

- Gallego, D., Cánovas, F., Esteve, M.A., and Galián, J. (2004). Descriptive biogeography of *Tomicus* (Coleoptera: Scolytidae) species in Spain. In *Journal of Biogeography* **31**, p. 2011-2024.
- Gallego, D., and Galián, J. (2001). The internal transcribed spacers (ITS1 and ITS2) of the rDNA differentiates the bark beetle forest pests *Tomicus destruens* and *T. piniperda*. In *Insect Molecular Biology* **10**, p. 415-420.
- Gallego, D., Galián, J., Diez, J.J., and Pajares, J.A. (2008). Kairomonal responses of *Tomicus destruens* (Col., Scolytidae) to host volatiles α -pinene and ethanol. In *Journal of Applied Entomology* **132**, p. 654-662.
- Ganteaume A., Dupuy J.-L., P.F. (2013). Inflammabilité et comportement au feu. In *Le pin d'Alep en France: 17 fiches pour connaître et gérer*, p. 6.
- Gause, G., and Witt, A. (1935). Behavior of mixed populations and the problem of natural selection. In *The American Naturalist* **69**, p. 596-609.
- Gaylord, M.L., Kolb, T.E., Wallin, K.F., and Wagner, M.R. (2007). Seasonal dynamics of tree growth, physiology, and resin defenses in a northern Arizona ponderosa pine forest. In *Canadian Journal of Forest Research-revue Canadienne De Recherche Forestiere* **37**, p. 1173-1183.
- Goggin, F.L. (2007). Plant--aphid interactions: molecular and ecological perspectives. In *Current opinion in plant biology* **10**, p. 399-408.
- Graf, M., Reid, M., Aukema, B., and Lindgren, B. (2012). Association of tree diameter with body size and lipid content of mountain pine beetles. In *Canadian Entomologist* **144**, p. 467.
- Gruber, A., Pirkebner, D., Florian, C., and Oberhuber, W. (2012). No evidence for depletion of carbohydrate pools in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under drought stress. In *Plant Biology* **14**, p. 142-148.
- Grégoire, J.-C., Baisier, M., Drumont, A., Dahlsten, D., Meyer, H., and Francke, W. (1991). Volatile compounds in the larval frass of *Dendroctonus valens* and *Dendroctonus micans* (Coleoptera: Scolytidae) in relation to oviposition by the predator, *Rhizophagus grandis* (Coleoptera: Rhizophagidae). In *Journal of Chemical Ecology* **17**, p. 2003-2019.
- Guerrero, A., Feixas, J., Pajares, J., Wadhams, L.J., Pickett, J.A., and Woodcock, C.M. (1997). Semiochemically Induced Inhibition of Behaviour of *Tomicus destruens* (Woll.) (Coleoptera: Scolytidae). In *Naturwissenschaften* **84**, p. 155-157.
- Haack, R.A. (2006). Exotic bark- and wood-boring Coleoptera in the United States: recent establishments and interceptions. In *Canadian Journal of Forest Research* **36**, p. 269-288.

- Heil, M., and McKey, D. (2003). Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. In *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**, p. 425-553.
- Henon, J.-M. (2006). Le sapin pectiné (*Abies alba* Mill. ou *A. pectinata* Lam. DC). In *Centre Régional de la Propriété Forestière d'Auvergne*, p. 4 pages.
- Herard, F., and Mercadier, G. (1996). Natural enemies of *Tomicus Piniperda* and *Ips acuminatus* (Col, scolytidae) on *Pinus sylvestris* near orléans, france: Temporal occurrence and relative abundance, and notes on eight predatory species. In *Entomophaga* **41**, p. 183-210.
- Hoch, G., Richter, A., and Körner, C. (2003). Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. In *Plant, Cell & Environment* **26**, p. 1067-1081.
- Horn, A., Kerdelhué, C., Lieutier, F., and Rossi, J.-P. (2012). Predicting the distribution of the two bark beetles *Tomicus destruens* and *Tomicus piniperda* in Europe and the Mediterranean region. In *Agricultural and Forest Entomology* **14**, p. 358-366.
- Horn, A., Roux-Morabito, G., Lieutier, F., and Kerdelhué, C. (2006). Phylogeographic structure and past history of the circum-Mediterranean species *Tomicus destruens* Woll. (Coleoptera: Scolytinae). In *Molecular Ecology* **15**, p. 1603-1615.
- Howard, E.T. (1971). Bark structure of the southern pines. In *Wood Science* **3**.
- Howe, G.A., and Jander, G. (2008). Plant immunity to insect herbivores. In *Annu. Rev. Plant Biol.* **59**, p. 41-66.
- Hui, Y., and Bakke, A. (1997). Development and reproduction of *Thanasimus formicarius* (L) (Coleoptera: Cleridae) at three constant temperatures. In *Canadian entomologist* **129**, p. 579-583.
- Hulme, P.E. (1998). Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. In *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **1**, p. 32-46.
- Idžojtić, M., Pernar, R., Glavaš, M., Zebec, M., and Diminić, D. (2008). The incidence of mistletoe (*Viscum album* ssp. *abietis*) on silver fir (*Abies alba*) in Croatia. In *Biologia* **63**, p. 81-85.
- Jackson, R.D., Idso, S., Reginato, R., and Pinter Jr, P. (1981). Canopy temperature as a crop water stress indicator. In *Water Resources Research* **17**, p. 1133-1138.
- Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M.-L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., and Koricheva, J. (2011). Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. In *Global Change Biology*.

- Janin, J.-L., and Lieutier, F. (1988). Existence de fécondations précoces dans le cycle biologique de *Tomicus piniperda* L.(Coleoptera Scolytidae) en forêt d'Orléans. In *Agronomie* **8**, p. 169-172.
- Janz, N., and Nylin, Sö. (1997). The role of female search behaviour in determining host plant range in plant feeding insects: a test of the information processing hypothesis. In *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **264**, p. 701-707.
- Janzen, D.H. (1971). Seed predation by animals. In *Annual review of ecology and systematics* **2**, p. 465-492.
- Kaila, L., Martikainen, P., and Punttila, P. (1997). Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. In *Biodiversity & Conservation* **6**, p. 1-18.
- Kanat, M., Alma, M.H., and Sivrikaya, F. (2005). Effect of defoliation by *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) on annual diameter increment of *Pinus brutia* Ten. in Turkey. In *Annals of forest science* **62**, p. 91-94.
- Kane, J.M., and Kolb, T.E. (2010). Importance of resin ducts in reducing ponderosa pine mortality from bark beetle attack. In *Oecologia* **164**, p. 601-609.
- Kausrud, K., Okland, B., Skarpaas, O., Gregoire, J.-C., Erbilgin, N., and Stenseth, N.C. (2012). Population dynamics in changing environments: the case of an eruptive forest pest species. In *Biological Reviews* **87**, p. 34-51.
- Kenis, M., Wermelinger, B., and Grégoire, J.-C. (2004). Research on parasitoids and predators of Scolytidae--a review. In *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*, Springer.
- Kerdelhué, C., Roux-Morabito, G., Forichon, J., Chambon, J.-M., Robert, A., and Lieutier, F. (2002). Population genetic structure of *Tomicus piniperda* L. (Curculionidae: Scolytinae) on different pine species and validation of *T. destruens* (Woll.). In *Molecular Ecology* **11**, p. 483-494.
- Kirisits, T. (2004). Fungal associates of European bark beetles with special emphasis on the ophiostomatoid fungi. In *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*, Springer.
- Kirkendall, L. R. (2008). Description of the Yunnan shoot borer, *Tomicus yunnanensis* Kirkendall & Faccoli sp. n.(Curculionidae, Scolytinae), an unusually aggressive pine shoot beetle from southern China, with a key to the species of *Tomicus*. *Zootaxa*, **1819**, 25-39.

- Klomp, H. (1964). Intraspecific competition and the regulation of insect numbers. In *Annual Review of Entomology* **9**, p. 17-40.
- Kohlmayr, B., Riegler, M., Wegensteiner, R., and Stauffer, C. (2002). Morphological and genetic identification of the three pine pests of the genus *Tomicus* (Coleoptera, Scolytidae) in Europe. In *Agricultural and Forest Entomology* **4**, p. 151-157.
- Kolb, A., Ehrlén, J., and Eriksson, O. (2007). Ecological and evolutionary consequences of spatial and temporal variation in pre-dispersal seed predation. In *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **9**, p. 79-100.
- Koricheva, J., Larsson, S., and Haukioja, E. (1998). Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. In *Annual review of entomology* **43**, p. 195-216.
- Kulman, H.M. (1971). Effects of Insect Defoliation on Growth and Mortality of Trees. In *Annual Review of Entomology* **16**, p. 289-324.
- Kurz, W.A., Dymond, C., Stinson, G., Rampley, G., Neilson, E., Carroll, A., Ebata, T., and Safranyik, L. (2008). Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. In *Nature* **452**, p. 987-990.
- Kuussaari, M., Saccheri, I., Camara, M., and Hanski, I. (1998). Allee Effect and Population Dynamics in the Glanville Fritillary Butterfly. In *Oikos* **82**, p. pp. 384-392.
- Langström, B., Annala, E., Hellqvist, C., Varama, M., and Niemelä, P. (2001). Tree Mortality, Needle Biomass Recovery and Growth Losses in Scots Pine Following Defoliation by *Diprion pini* (L.) and Subsequent Attack by *Tomicus piniperda* (L.). In *Scandinavian Journal of Forest Research* **16**, p. 342-353.
- Lanier, L., Joly, P., Bondoux, P., and Bellemère, A. (1976). Mycologie et pathologie forestières Tome II Pathologie forestière p 228-232.
- Lefèvre, F., Boivin, T., Bontemps, A., Courbet, F., Davi, H., Durand-Gillmann, M., Fady, B., Gauzere, J., Gidoin, C., Karam, M.-J., Lalagüe, H., Oddou-Muratorio, S., and Pichot, C. (2013). Considering evolutionary processes in adaptive forestry. In *Annals of Forest Science*, p. 1-17.
- Li, X. (2010). *Tomicus arandii* Li & Zhang (Curculionidae, Scolytinae), a new pine shoot borer from China. *Zootaxa*, **2572**, 57-64.
- Liebholt, A.M., and Tobin, P.C. (2008). Population Ecology of Insect Invasions and Their Management*. In *Annu. Rev. Entomol.* **53**, p. 387-408.

- Lieutier, F., Yart, A., & Salle, A. (2009). Stimulation of tree defenses by Ophiostomatoid fungi can explain attack success of bark beetles on conifers. *Annals of Forest Science*, **66** (8), p. 801.
- Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (2004). *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Springer. 569p.
- Lieutier, F., Yart, A., Ye, H., Sauvard, D., & Gallois, V. (2004). Variations in growth and virulence of *Leptographium wingfieldii* Morelet, a fungus associated with the bark beetle *Tomicus piniperda* L. *Annals of forest science*, **61**(1), 45-53.
- Lieutier, F. (1988). Diagnostic des attaques de scolytes. In *Revue Forestière Française, 1988, S, fascicule thématique "Diagnostics en forêt"*.
- Lieutier, F., Faure, T., and Garcia, J. (1988). Les attaques de scolytes et le dépérissement du Pin sylvestre dans la région Provence-Côte-d'Azur.
- Lieutier, F., and Levieux, J. (1985). Les relations conifères-scolytides: importance et perspectives de recherches. In *Annales des sciences forestières* **42**, p. 359-370.
- Light, D., Birch, M., and Paine, T. (1983). Laboratory study of intraspecific and interspecific competition within and between two sympatric bark beetle species, *Ips pini* and *I. paraconfusus*. In *Zeitschrift für angewandte Entomologie* **96**, p. 233-241.
- Linhart, Y.B. (1991). Disease, parasitism and herbivory: multidimensional challenges in plant evolution. In *Trends in Ecology & Evolution* **6**, p. 392-396.
- Llusià, J., and Peñuelas, J. (2000). Seasonal patterns of terpene content and emission from seven Mediterranean woody species in field conditions. In *American Journal of Botany* **87**, p. 133-140.
- Lorio, P.L., and Sommers, R.A. (1986). Evidence of competition for photosynthates between growth processes and oleoresin synthesis in *Pinus taeda* L.. In *Tree physiology* **2**, p. 301-306.
- Manion, P.D., and others (1981). *Tree disease concepts*.. Prentice-Hall, Inc..
- Marie-Laure Desprez-Loustau, Benoit Marçais, Louis-Michel Nageleisen, Dominique Piou, and Andrea Vannini (2006). Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. In *Ann. For. Sci.* **63**, p. 597-612.
- Marquis, R.J. (1992). The selective impact of herbivores. In *Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution, and genetics*. University of Chicago Press, Chicago, p. 301-325.

- Martin, G.L., and Ek, A.R. (1984). A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. In *Forest Science* **30**, p. 731-743.
- Mattson, W.J., and Addy, N.D. (1975). Phytophagous insects as regulators of forest primary production. In *Science* **190**, p. 515-522.
- Mattson, W.J., and Haack, R.A. (1987). The Role of Drought In Outbreaks of Plant-eating Insects. In *Bioscience* **37**, p. 110-118.
- McDowell, N.G., Fisher, R.A., Xu, C., Domec, J.C., Hölttä, T., Mackay, D.S., Sperry, J.S., Boutz, A., Dickman, L., Gehres, N., Limousin, J.M., Macalady, A., Martínez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Plaut, J.A., Ogée, J., Pangle, R.E., Rasse, D.P., Ryan, M.G., Sevanto, S., Waring, R.H., Williams, A.P., Yopez, E.A., and Pockman, W.T. (2013). Evaluating theories of drought-induced vegetation mortality using a multimodel–experiment framework. In *New Phytologist* **200**, p. 304-321.
- Mendel, Z., Madar, Z., and Golan, Y. (1985). Comparison of the seasonal occurrence and behavior of seven pine bark beetles (Coleoptera: scolytidae) in Israel. In *Phytoparasitica* **13**, p. 21-32.
- Montenat, C., Janin, M.-C., and Barrier, P. (2004). L'accident du Toulourenc: une limite tectonique entre la plate-forme provençale et le Bassin vocontien à l'Aptien--Albien (SE France). In *Comptes Rendus Geoscience* **336**, p. 1301-1310.
- Mulock, P., and Christiansen, E. (1986). The threshold of successful attack by *Ips typographus* on *Picea abies*: A field experiment . In *Forest Ecology and Management* **14**, p. 125 - 132.
- Myers, J.H., and Cory, J.S. (2013). Population Cycles in Forest Lepidoptera Revisited. In *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **44**, p. 565-592.
- Müller, J., Bußler, H., Goßner, M., Rettelbach, T., and Duelli, P. (2008). The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. In *Biodiversity and Conservation* **17**, p. 2979-3001.
- Mullick, D.B. 1977. The nonspecific nature of defense in bark and wood during wounding, insect and pathogen attack. *Recent Adv. Phytochem.* **11**, 395–441.
- Nageleisen, L.-M. (2007). Insectes sous-corticaux des résineux en 2006: le typographe de l'épicéa reste le principal ravageur des forêts de conifères. In *Bilan de la santé des forêts en 2006*, p. 4p..
- Nageleisen, L.-M., Saintonge, F.-X., and Piou, D. (2010). *La santé des forêts: Maladies, insectes, accidents climatiques... Diagnostic et prévention*. Librairie forestière (IDF).

- Nanni, C., and Tiberi, R. (1997). *Tomicus destruens* (Wollaston): biology and behaviour in Central Italy. In *Proceeding Interating Cultural Tactics into the Management of Bark Beetle and Reforestation Pests. USDA Forest Service General Technical Report NE-236*, p. 131-134.
- Nebeker, T.E., Hodges, J.D., Blanche, C.A., Honea, C.R., and Tisdale, R.A. (1992). Variation in the constitutive defensive system of loblolly pine in relation to bark beetle attack. In *Forest science* **38**, p. 457-466.
- Netherer, S., and Schopf, A. (2010). Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—general aspects and the pine processionary moth as specific example. In *Forest Ecology and Management* **259**, p. 831-838.
- Noetzli, K.P., Müller, B., and Sieber, T.N. (2003). Impact of population dynamics of white mistletoe (*Viscum album* ssp. *abietis*) on European silver fir (*Abies alba*). In *Annals of forest science* **60**, p. 773-779.
- Oliva, J., and Colinas, C. (2007). Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. In *Forest Ecology and Management* **252**, p. 84-97.
- Ott, D.S., Yanchuk, A.D., Huber, D.P., and Wallin, K.F. (2011). Genetic variation of lodgepole pine, *Pinus contorta* var. *latifolia*, chemical and physical defenses that affect mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae*, attack and tree mortality. In *Journal of chemical ecology* **37**, p. 1002-1012.
- Paine, T.D., Raffa, K.F., and Harrington, T.C. (1997). Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. In *Annual Review of Entomology* **42**, p. 179-206.
- Parde, J. (1957). La productivité des forêts de pin d'Alep en France.
- Parker, T.J., Clancy, K.M., and Mathiasen, R.L. (2006). Interactions among fire, insects and pathogens in coniferous forests of the interior western United States and Canada. In *Agricultural and Forest Entomology* **8**, p. 167-189.
- Pernek, M., Matošević, D., Hrašovec, B., Kučinić, M., and Wegensteiner, R. (2009). Occurrence of pathogens in outbreak populations of *Pityokteines* spp. (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) in silver fir forests. In *Journal of pest science* **82**, p. 343-349.
- Peverieri, G.S., Faggi, M., Marziali, L., and Tiberi, R. (2008). Life cycle of *Tomicus destruens* in a pine forest of central Italy. In *Bulletin of Insectology* **61**, p. 337-342.
- Pointeau, S. (2011). Interactions peuplier-puceron lanigère (*Phloeomyzus passerinii* (Sign.)) et processus à l'origine de l'émergence et de l'expansion des pullulations. 264 p.

- Poland, T.M., and Haack, R.A. (2000). Pine shoot beetle, *Tomicus piniperda* (Col., Scolytidae), responses to common green leaf volatiles. In *Journal of Applied Entomology* **124**, p. 63-69.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., and Kunin, W.E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. In *Trends in ecology & evolution* **25**, p. 345-353.
- Poupon, H. (1970). Etude de la croissance en hauteur et en circonférence de quelques espèces de pins dans l'arboretum de Zerniza. In *Annales de l'Institut National de Recherches Forestières de Tunisie*, p. 29.
- Press, M.C., and Phoenix, G.K. (2005). Impacts of parasitic plants on natural communities. In *New Phytologist* **166**, p. 737-751.
- Quézel, P., and Médail, F. (2003). *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier Paris.
- Raffa, K.F., Aukema, B.H., Bentz, B.J., Carroll, A.L., Hicke, J.A., Turner, M.G., and Romme, W.H. (2008). Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: The dynamics of bark beetle eruptions. In *Bioscience* **58**, p. 501-517.
- Raffa, K.F., and Berryman, A.A. (1980). Flight responses and host selection by bark beetles. In *Proceedings of the second IUFRO conference on dispersal of forest insects: evaluation, theory, and management implications*. Conference Office, Cooperative Extension Service, Washington State University, Pullman Washington, p. 213-233.
- Reeve, J.D. (1997). Predation and bark beetle dynamics. In *Oecologia* **112**, p. 48-54.
- Riou-Nivert, P. (2005). *Les résineux: Tome 2, Ecologie et pathologie*. Librairie forestière (IDF).
- Romme, W.H., Knight, D.H., and Yavitt, J.B. (1986). Mountain Pine Beetle Outbreaks in the Rocky Mountains: Regulators of Primary Productivity?. In *The American Naturalist* **127**, p. pp. 484-494.
- Rose, K.E., Louda, S.M., and Rees, M. (2005). Demographic and evolutionary impacts of native and invasive insect herbivores on *Cirsium canescens*. In *Ecology* **86**, p. 453-465.
- Rossi, J. P., Samalens, J. C., Guyon, D., van Halder, I., Jactel, H., Menassieu, P., & Piou, D. (2009). Multiscale spatial variation of the bark beetle *Ips sexdentatus* damage in a pine plantation forest (Landes de Gascogne, Southwestern France). *Forest Ecology and Management*, **257**(7), 1551-1557.

- Rouault, G., Candau, J.-N., Lieutier, F., Nageleisen, L.-M., Martin, J.-C., and Warzée, N. (2006). Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. In *Annals of Forest Science* **63**, p. 613-624.
- Ruel, J.J., Ayres, M.P., and Lorio, Jr, P.L. (1998). Loblolly pine responds to mechanical wounding with increased resin flow. In *Canadian Journal of Forest Research* **28**, p. 596-602.
- Sadeghi, S., Rajabi-Mazhar, N., Moharramipour, S., and others (2007). A study on the incidence of woolly poplar aphid, *Phloemyzus passerinii* (Hom.: Aphididae) on poplar species and clones in Hamedan province, Iran. In *Journal of Entomological Society of Iran* **26**, p. 47-59.
- Sauvard, D. (1989). Capacités de multiplication de *Tomicus piniperda* L.(Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, **108** (1-5), 164-181.
- Sauvard, D., Lieutier, F., and Lévieux, J. (1987). Répartition spatiale et dispersion de *Tomicus piniperda* L.(Coleoptera Scolytidae) en forêt d'Orléans. In *Annales des Sciences Forestières* **44**, p. 417-434.
- Sauvion, N., Calatayud, P.-A., Thiéry, D., and Marion-Pol, F. (2013). Interactions insectes-plantes.
- Schoeneweiss, D.F. (1975). Predisposition, stress, and plant disease. In *Annual Review of Phytopathology* **13**, p. 193-211.
- Schroeder, L. (1999). Population levels and flight phenology of bark beetle predators in stands with and without previous infestations of the bark beetle *Tomicus piniperda* . In *Forest Ecology and Management* **123**, p. 31 - 40.
- Schroeder, L.M. (1996). Interactions between the predators *Thanasimus formicarius* (Col: Cleridae) and *Rhizophagus depressus* (Col: Rhizophagidae), and the bark beetle *Tomicus piniperda* (Col: Scolytidae). In *Entomophaga* **41**, p. 63-75.
- Schroeder, L.M., and Eidmann, H.H. (1987). Gallery initiation by *Tomicus piniperda* (coleoptera, Scolytidae) on scots pine trees baited with host volatiles. In *Journal of Chemical Ecology* **13**, p. 1591-1599.
- Schroeder, L.M., and Lindelow, A. (1989). Attraction of Scolytids and Associated Beetles By Different Absolute Amounts and Proportions of Alpha-pinene and Ethanol. In *Journal of Chemical Ecology* **15**, p. 807-817.
- Simard, M., Romme, W.H., Griffin, J.M., and Turner, M.G. (2011). Do mountain pine beetle outbreaks change the probability of active crown fire in lodgepole pine forests?. In *Ecological Monographs* **81**, p. 3-24.

- Smith, G.D., Carroll, A.L., and Lindgren, B.S. (2011). Facilitation in bark beetles: endemic mountain pine beetle gets a helping hand. In *Agricultural and Forest Entomology* **13**, p. 37-43.
- Solheim, H. (1993). Fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* in an endemic area in Norway. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **8** (1-4), 118-122.
- Speight, M.R., Hunter, M.D., Watt, A.D., and others (1999). *Ecology of insects: concepts and applications*. Blackwell Science Ltd.
- Stadt, Kenneth J., Huston, Carolyn, Coates, K. David, Feng, Zhili, Dale, Mark R.T., and Lieffers, Victor J. (2007). Evaluation of competition and light estimation indices for predicting diameter growth in mature boreal mixed forests. In *Ann. For. Sci.* **64**, p. 477-490.
- Stam, J.M., Kroes, A., Li, Y., Gols, R., van Loon, J.J., Poelman, E.H., and Dicke, M. (2014). Plant Interactions with Multiple Insect Herbivores: From Community to Genes. In *Annu. Rev. Plant Biol* **65**, p. 6-1.
- Storer, A., and Speight, M. (1996). Relationships between *Dendroctonus micans* Kug. (Coleoptera: Scolytidae) survival and development and biochemical changes in Norway Spruce, *Picea abies* (L.) Karst., phloem caused by mechanical wounding. In *Journal of Chemical Ecology* **22**, p. 559-573.
- Stotz, H.U., Kroymann, J., and Mitchell-Olds, T. (1999). Plant-insect interactions. In *Current opinion in plant biology* **2**, p. 268-272.
- Strauss, S.Y., and Whittall, J.B. (2006). Non-pollinator agents of selection on floral traits. In *Ecology and evolution of flowers*, p. 120-138.
- Tiberi, R., Faggi, M., Panzavolta, T., Peverieri, G.S., Marziali, L., and Niccoli, A. (2009). Feeding preference of *Tomicus destruens* progeny adults on shoots of five pine species. In *Bulletin of Insectology* **62**, p. 261-266.
- Tsopelas, P., Angelopoulos, A., Economou, A., and Soulioti, N. (2004). Mistletoe (*Viscum album*) in the fir forest of Mount Parnis, Greece. In *Forest Ecology and Management* **202**, p. 59-65.
- Van Mantgem, P.J., Stephenson, N.L., Byrne, J.C., Daniels, L.D., Franklin, J.F., Fulé, P.Z., Harmon, M.E., Larson, A.J., Smith, J.M., Taylor, A.H., and others (2009). Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. In *Science* **323**, p. 521-524.
- Vasconcelos, T., Nazaré, N., Branco, M., and Lieutier, F. (2003). Host preference of *Tomicus piniperda* and *Tomicus destruens* for three pine species. In *Forest Insect Population Dynamics and Host Influences* **1**, p. 2.

- Vennetier, M., and Huc, R. (2013). Les défis du changement climatique. In *Le pin d'Alep en France: 17 fiches pour connaître et gérer*, p. 42.
- Visser, J. (1988). Host-plant finding by insects: orientation, sensory input and search patterns. In *Journal of Insect Physiology* **34**, p. 259-268.
- Vité, J. P. (1989). The European struggle to control *Ips typographus*: past, present and future. *Ecography*, **12** (4), 520-525.
- Wallin, K., and Raffa, K. (2004). Feedback between individual host selection behavior and population dynamics in an eruptive herbivore. In *Ecological monographs* **74**, p. 101-116.
- Wallin, K. F., and Raffa, K. F. (2001). Effects of folivory on subcortical plant defenses: can defense theories predict interguild processes?. *Ecology*, **82**(5), 1387-1400.
- Wallin, K.F., and Raffa, K.F. (2000). Influences of host chemicals and internal physiology on the multiple steps of postlanding host acceptance behavior of *Ips pini* (Coleoptera : Scolytidae). In *Environmental Entomology* **29**, p. 442-453.
- Wargo, PM (1996). Consequences of environmental stress on oak: predisposition to pathogens. In *Ann. For. Sci.* **53**, p. 359-368.
- Waring, R. H., & Pitman, G. B. (1980). A simple model of host resistance to bark beetles. Corvallis, Or.: Oregon State University, School of Forestry.
- Webb, W.L., and Kilpatrick, K.J. (1993). Starch content in Douglas-fir: diurnal and seasonal dynamics. In *Forest science* **39**, p. 359-367.
- Wermelinger, B. (2004). Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*: a review of recent research . In *Forest Ecology and Management* **202**, p. 67 - 82.
- Wermelinger, B., Rigling, A., Schneider Mathis, D., and 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. In *Ecological Entomology* **33**, p. 239-249.
- Wolf, H. (2008). Fiche Technique d'EUFORGEN pour la conservation génétique et l'utilisation du sapin pectiné (*Abies alba*).. In *Collin Eric, traducteur. Biodiversity International, Rome, Italie*, p. 6 pages.

Yarnes, C.T., and Boecklen, W.J. (2005). Abiotic factors promote plant heterogeneity and influence herbivore performance and mortality in Gambel's oak (*Quercus gambelii*). In *Entomologia experimentalis et applicata* **114**, p. 87-95

ANNEXE

Article n°1 : Individual vulnerability factors of Silver fir (*Abies alba* Mill.) to parasitism by two contrasting biotic agents : mistletoe (*Viscum album* L. ssp. *abietis*) and bark beetles (Coleoptera : Curculionidae : Scolytinae) during a decline process

Marion Durand-Gillmann, Maxime Cailleret, Thomas Boivin, Louis-Michel Nageleisen and
Hendrik Davi

Publié en 2012 dans *Annals of Forest Science*, DOI 10.1007/s13595-012-0251-y

Individual vulnerability factors of Silver fir (*Abies alba* Mill.) to parasitism by two contrasting biotic agents: mistletoe (*Viscum album* L. ssp. *abietis*) and bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) during a decline process

Marion Durand-Gillmann · Maxime Cailleret ·
Thomas Boivin · Louis-Michel Nageleisen ·
Hendrik Davi

Received: 2 March 2012 / Accepted: 6 November 2012
© INRA and Springer-Verlag France 2012

Abstract

• **Context** In recent decades, there have been increasing reports of forest decline, especially in Mediterranean forest ecosystems. Decline in tree vitality is usually due to complex interactions between abiotic factors and biotic agents that attack weakened trees.

• **Aims and methods** Estimating dendrometrical characteristics [basal area increment (BAI), age at DBH from tree ring counting, social status, height, and diameter], tree health status, and a competition index, we investigated the individual vulnerability of a French declining silver fir forest to both mistletoe (*Viscum album* L. ssp. *abietis*) and bark beetles (*Pityophthorus pityographus* Ratz., *Pityokteines vorontzovi* Jac., and *Pityokteines spinidens* Reitt.).

• **Results** BAI was negatively correlated with both mistletoe infection (via mistletoe biomass) and bark beetle attack (number of insects per square meter), but there was evidence of divergence in tree choice between two groups of parasites. Mistletoe preferentially infected isolated and dominant trees that showed higher past growth rates than non-infected ones. Conversely, bark beetles mainly attacked defoliated and preferably declining trees with diameter (DBH) lower than 44.5 cm and slower past growth.

• **Conclusion** While successive severe drought periods are thought to greatly weaken southern silver fir populations, mistletoe and bark beetles may contribute actively to their decline processes as inciting and contributing factors, respectively.

Handling Editor: Nathalie Breda

Contribution of the co-authors Marion Durand-Gillmann wrote the paper, designed the experiment in concert with Hendrik Davi, and ran the data analysis in concert with Hendrik Davi, Maxime Cailleret, and Thomas Boivin.

Louis-Michel Nageleisen and Thomas Boivin brought additional knowledge in entomology, especially on bark beetles.

Hendrik Davi supervised the work and coordinated the research project. This paper was proofread several times by Marion Durand-Gillmann and the co-authors.

M. Durand-Gillmann · M. Cailleret · T. Boivin · H. Davi (✉)
INRA, UR629, Écologie des Forêts Méditerranéennes, Domaine
Saint Paul Site Agroparc, 84194 Avignon CS40509 Cedex 9, France
e-mail: hendrik.davi@avignon.inra.fr

L.-M. Nageleisen

Ministère de l'alimentation, de l'agriculture, de la pêche,
de la ruralité et de l'aménagement du territoire DGAL/SDQPV,
Département de la Santé des Forêts Antenne Spécialisée, Centre
INRA de Nancy, 54280 Champenoux, France

Keywords *Viscum album* L. · Bark beetles · Fir plantations · Parasitism · Growth

1 Introduction

As a transition zone between arid and humid regions of the world, the Mediterranean basin is generally considered particularly sensitive to climate change (Scarascia-Mugnozza et al. 2000). Mediterranean forests face various extreme events, such as heat waves, summer drought episodes, storms, and enhanced parasitism (Lindner et al. 2010). As a consequence of these environmental changes (fire risk, pollution, rising temperatures, and summer drought episodes), forest dieback and mortality may increase, as is already the case in western North America (van Mangtem et al. 2009).

Forest decline and tree mortality still remain poorly understood processes that are often difficult to predict due to the many factors involved and their complex interactions (Sala et al. 2010). High summer temperatures and soil water deficit directly affect photosynthesis, transpiration, respiration, and finally growth. However, these processes may also be indirectly affected by interactions with insect pests or pathogens (Führer 2000). To model forest decline, Manion (1981) developed a conceptual theory based on three different types of factors arising through time: (1) predisposing factors, or long-term factors that weaken trees; (2) inciting factors, or short-term events that trigger the decline; and (3) contributing factors, or factors that substantially reduce the vitality of weakened trees and finally cause mortality. However, there is a lack of quantitative studies on the processes leading to tree death, especially the impact of biotic factors, which play a major role in many cases of forest decline because they regulate host demography and strongly alter the structure of plant communities (Marçais and Bréda 2006).

During recent decades, tree mortality due to parasites has constantly increased because (1) tree weakening following successive drought episodes has led to a decrease of tree resistance mechanisms (Allen et al. 2010), (2) the increasing worldwide trade of forest products has led to on-going introductions of new species of parasites (Haack 2006), and (3) parasites' demography has been strongly favored by drought that lead to a modification of their physiology: an acceleration of their developmental rates (Rouault et al. 2006) and insect detoxication systems, and also they favored mutualistic microorganisms and induced genetic changes in insects (Mattson and Haack 1987).

Understanding the interactions between abiotic and biotic disturbances may be critical for predicting the overall impact of climate change on forest decline. Additionally, vulnerability is expected to be higher for trees living near the edge of their natural distribution, where a small environmental change is likely to negatively impact their fitness (Aitken et al. 2008). In this context, forest insects and diseases today considered minor may become serious, especially for populations at the limit of their host's range, which may display specific features that make them critical model systems for the study of effects of global change on terrestrial ecosystems (Harvell et al. 2002).

In this paper, we aimed to investigate the roles of both plant and insect parasitism in the decline process of southern populations of the silver fir, *Abies alba* (Miller). Silver fir shows a long history of decline in Mediterranean regions (Cailleret 2011; Oliva and Colinas 2007; Potocic et al. 2005; Bonneau 1989). Over the last 20 years, Mediterranean regions, such as southeastern France, have experienced successive drought episodes (in 1997, 2003, and 2006; Girard et al. 2012) that have weakened trees and favored the

development of tree parasites (Rouault et al. 2006). Mistletoe (*Viscum album* L.) is a hemiparasitic flowering plant that is widely distributed in Europe and Asia. It infects a large variety of deciduous and coniferous tree species, such as silver fir, which is specifically infected by *V. album* ssp. *abietis* (Wiesb.). Mistletoe collects water and nutrients through the xylem of its host, decreasing the host's hydraulic conductance and reducing photosynthetically tissue and increasing the host's water stress (Rigling et al. 2010). In *Pinus sylvestris*, Rigling et al. (2010) showed a decrease in ramification rate, needle size, and needle lifespan on branches infected by mistletoe. Consequently, mistletoe may seriously affect timber production by reducing tree height and diameter (Barbu 2009). Bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) have deleterious effects on tree survival, especially for tree populations strongly weakened by climatic or other previous biotic factors (Faccoli et al. 2005). This group includes some of the most injurious insects for trees, especially the tree-killing bark beetles, so called because the death of their host tree is normally necessary to the success of their reproduction (Lieutier et al. 2007). Bark beetles are well known for their ability to kill trees by boring galleries in the phloem. They can impact very large areas of forest (Kurz et al. 2008; Liebhold et al. 1995), and their outbreaks are associated with various factors, such as drought, defoliation, forest stand conditions, site characteristics, and windfall (Desprez-Loustau et al. 2006). Bark beetles are generally opportunistic pests, meaning that their establishment success is closely related to the vitality of their hosts. For example, drought-stressed trees are generally less resistant to bark beetles, as they produce less resin and are more attractive and physiologically suitable for insects (Lieutier et al. 2007). In addition, most conifer bark beetles are associated with phytopathogenic fungi, such as *Ophiostoma* spp. or *Leptographium* spp., which are known to induce high resin production by trees and to promote vascular wilt or vascular stain diseases (Lieutier et al. 2007).

In this context, the present study focused on the possible interactions between both mistletoe and bark beetle attacks and growth of silver fir in southeastern France. We specifically aimed to disentangle the contribution of predisposing and contributing factors of silver fir decline by determining factors that make trees vulnerable respectively to bark beetles and mistletoe attacks, and by quantifying the impact of these biotic agents on tree growth. For this purpose, we first assessed whether bark beetles and mistletoe parasitized trees display similar or different past growth and tree health status. Then, we compared growth patterns in non-parasitized and parasitized trees. Parasitic pressures on declining silver fir trees were characterized by estimating the infection frequency, biomass, and age of mistletoe along with the diversity, abundance (number of bark beetles per square meter of bark surface area), and phenology of bark

beetles. Growth of silver fir was assessed by measuring tree-ring widths using a dendrochronological approach. Tree-ring growth is commonly used as an expression of tree productivity, tree health (Manion 1981), and tree responses to past environmental disturbances (Cherubini et al. 2002).

2 Materials and methods

2.1 Study site

The study was conducted at Mont-Ventoux, France (44° 11'N; 5°17'E), a mountain located in the southwestern Alps (altitude 1,909 m a.s.l.). In the 1850s, the mountain was deforested due to pastoral and forest overexploitation, but a decrease in grazing combined with pine reforestation efforts (*Pinus nigra* subsp. *nigra* Arnold and *Pinus sylvestris* L.) undertaken in the nineteenth century made it possible for post-pioneer (*Sorbus aria* L. and *Acer opalus* Mill.) and shade-tolerant species (*A. alba* and *Fagus sylvatica* L.) to gradually colonize the first planted pines. The climate is typical of low-altitude mountains with Mediterranean influences: the mean annual temperature is 9.25 °C and the mean annual rainfall is 1,068 mm at 1,000 m a.s.l. The extractable soil water is low and highly variable, depending on the degree of coarse elements (between 50 % and 80 %) and on the depth of the bedrock. The experimentation was set up at two sites on the northern face of Mont-Ventoux (Fig. 1). The first experimental site (hereafter named site 1) was distributed along an altitudinal gradient using five plots of 20 m×20 m from 995 m to 1,340 m elevation (referred to as Dvx1, Dvx2, Dvx3, Dvx4, and Dvx5, respectively) and considering that a downward shift in altitude approximates climate change, i.e., decreases in rainfalls and rising temperatures (Cailleret and Davi 2011). Site 1 was used only for the bark beetle trapping. The second experimental site (named site 2) was used to determine individual vulnerability factors of trees attacked, and to assess the possible impact of these biotic agents on tree growth. Site 2 contained 16 experimental plots (from TC1 to TC16; 20 m×20 m), spaced about 40 m apart and located along a contour line transect of 638 m (altitude 1,130 m a.s.l.), from a crest to an anticlinal valley. It did not intersect with site 1. Site 2 was chosen in order to reduce climatic variation induced by altitude and to study the impact of topography (covering a large range of soil conditions), edaphic conditions, and biotic factors on silver fir growth and mortality process. On the two study sites, first observations of silver fir decline were noted after the periods of successive summer drought episodes of the years 1997, 2003, and 2006 (Cailleret and Davi 2011).

2.2 Species sampling, measurements, and statistics

2.2.1 Species sampling

Silver fir (*Abies alba* Mill.) is a commonly studied species in dendrochronology due to its sensitivity to disturbance by both abiotic and biotic factors (Manetti and Cutini 2006). All trees ($N=176$) of site 2, with a DBH above 12.5 cm and inside the 16 plots, were cored. In addition to these 176 trees, we sampled 51 trees drawing a secondary linear transect along the contour line transect (site 2) and selecting those trees (DBH over 12.5 cm) that were outside the 16 studied plots and maximum 2 m away from the secondary linear transect. One core per tree was taken with an increment borer, at breast height, perpendicularly to the slope (DBH; 1.30 m). The cores were planed with a razor blade. Ring-width (RW, millimeters per year) chronologies were measured at a precision of 0.01 mm and cross-dated using the CDendro v5.3 and Coorecorder 5.3 softwares (Cybis Elektronik & Data AB, Sweden). When a core did not reach the pith, the number of missing rings was estimated using the curvature of the innermost rings of the sample. It enabled us to retrieve the distance of each ring to the pith and convert RW data to basal area increment (BAI, square millimeters per year), assuming a circular outline of stem cross-sections. BAI slopes across years were calculated to assess temporal trends in growth using linear regression models.

To characterize tree health status, we followed a protocol established by the French Department of Forest Health (Ministry of Food, Agriculture, Fisheries, Rural Affairs and Land Settlement, France, 2011) that consists in evaluating tree crown damages according to the percentage of both needle chlorosis and defoliation. During September 2008, all trees ($n=227$) were observed with binoculars from the ground by the same operators. The tree that displayed the lowest percentages of defoliation and needle chlorosis was defined as the healthiest tree. Declining trees were then defined here as trees with a minimum of 20 % defoliation and 20 % needle chlorosis compared with the healthiest one.

To assess whether mistletoe and bark beetles may affect silver fir growth, sub-samples of trees among the 227 trees of site 2 and secondary transect were chosen randomly at a rate of respectively 20 trees for mistletoe studies and of 48 trees for bark beetles studies (Table 1). Trees sub-sampled for bark beetles were different from those sampled for mistletoe. In order to check if the two subsamplings are representative of the whole population, we assigned whole population, mistletoe, and bark beetles sampled trees into three classes of (1) defoliation, (2) diameter, (3) slope of past growth since 2003, and (4) the distance from the crest, and we compared a posteriori the characteristics of the two



Fig. 1 Location of the two experimental sites on the Mont-Ventoux, France. Site 1 (red points) located along an altitudinal gradient using five plots of 20 m × 20 m from 995 m to 1,340 m elevation (referred to as Dvx1, Dvx2, Dvx3, Dvx4, and Dvx5, respectively). Site 2 (blue

points) contained 16 experimental plots (from TC1 to TC16; 20 m × 20 m), spaced about 40 m apart and located along a contour line transect of 638 m (altitude 1,130 m), from a crest to an anticlinal valley and which did not intersect site 1

subsamples with those of whole population. We noticed that mistletoe sampled trees overrepresented the low diameters and underrepresented plots located at intermediate distance of the crest, and bark beetle sampled trees only slightly

overrepresented trees exhibiting the negative BAI slopes (see differences in the Appendix, Table 7). But the comparisons of mistletoe and bark beetle effects on tree growth should not be impacted by these differences because every

Table 1 Characteristics and growth slopes (BAI slopes from 2003 to 2008) of silver firs sampled for mistletoe and bark beetles on Mont-Ventoux, France

	<i>n</i>	Height (m)	Diameter (cm)	Age	BAI slope
Population	227	14.7±2.80	31.3±10.1	93±35	-0.000113±0.0278
Mistletoe					
With mistletoe	12	15.0±3.89	32.2±12.7	80±35	0.00108±0.00422
Without mistletoe	8	13.7±2.59	25.5±9.23	85±38	-0.0000432±0.00872
Total	20	14.6±3.53	30.2±11.9	81±35	0.000745±0.00570
Bark beetles					
With bark beetles	12	14.0±3.12	28.8±11.6	89±33	-0.00780±0.0427
Without bark beetles	36	14.6±2.40	31.1±8.65	94±38	0.0184±0.0603
Total	48	14.5±2.54	30.6±9.27	93±37	0.0125±0.0575

The values are the means±standard deviation

type of tree category was represented in the two sub-samples (in terms of defoliation classes, diameter classes, etc.).

2.2.2 Mistletoe measurements

The 20 trees were classified according to their infection level with class 0: absence of mistletoe, class 1: low infection with high frequency of bushes on lateral branches, class 2: moderate infection with many bushes in the crown and drying branches, and class 3: strong infection with bushes growing all over the crown and stem (Barbu 2009). In spring 2010, these 20 trees, 14 infected trees and six uninfected trees, were climbed to make sure that uninfected trees were uninfected and all mistletoes on each infected tree were counted according to their age classes. Mistletoe age was determined by counting growth units. A growth unit, corresponding to 1 year, is the portion of stem developed during 1 year (Noetzli et al. 2003). We categorized mistletoe individuals into the following age classes: 2–5 years old, 6–10 years old, and more than 10 years old.

Due to the difficulty of harvesting all mistletoes on a tree, 20 mistletoes per age class were collected on the 14 infected trees. We aimed to assess the total mistletoe biomass on each tree with an allometric model. Mistletoe biomass was measured after drying at 60 °C for 72 h. Stem diameter and biomass data per age class of mistletoe were transformed using a logarithmic transformation and we constructed a linear model of biomass prediction based on mistletoe age and stem diameter to predict the total mistletoe biomass for each sampled tree (Eq. 1).

$$B_{\text{mist}} = a \times \log(\text{Diam}_{\text{mist}}) + b \times \log(\text{Age}_{\text{mist}}) + c \times [\log(\text{Age}_{\text{mist}}) \times \log(\text{Diam}_{\text{mist}})] + \varepsilon \quad (1)$$

where $\text{Diam}_{\text{mist}}$ is the stem diameter of the mistletoe plant and Age_{mist} is the age class of the mistletoe plant.

2.2.3 Bark beetle measurements

Contrary to mistletoe, we did not know a priori if bark beetles infested the 48 sampled trees. We saw principally entrance holes on branches and stem bark patches, but we did not know if bark beetles were present. For the 48 trees, we sampled two upper (sampled at approximately 13 m height with a saw) and two lower crown branches (sampled at around 3 m to 5 m height with a saw), and two stem bark patches of approximately 9 × 10 cm (sapwood and bark was sampled as a single piece at DBH and at around 13 m height with a chisel), without particular compass orientation and of similar sizes (upper branches—mean diameter=0.03 ± 0.007 m, mean length=0.94 ± 0.51 m, mean area=0.08 ± 0.05 m²; lower branches—mean diameter=0.03 ± 0.007 m, mean length=0.90 ± 0.39 m, mean area=0.08 ± 0.03 m²). We

also determined the mean bark surface area of removed patches (0.009 ± 0.003 m²). Branches and stem bark patches were maintained in the laboratory at room temperature (approximately 20 °C) in transparent and ventilated Plexiglas boxes, in which insect emergences were recorded daily. Emerging individuals were collected, killed by storage at −18 °C for 24 h, and stored in 95 % alcohol for identification. After emergence stopped, branches and bark samples were dissected to locate insect galleries and to detect non-emerged or dead individuals. The emergence data were used to assess bark beetle diversity, abundance (number of insects per square meter of bark), sex ratios, and plot infestation (percentage of infested trees per plot). The diversity and abundance of bark beetle species were compared on the intra-plot scale (as a function of tree health and tree characteristics) and the inter-plot scale (as a function of location on the transect and the number of dead trees within a radius of 20 m around the studied tree).

Additional bark beetle sampling was carried out in both site 1 and site 2 using multi-directional interception traps based on a cross-vane window flight trap with a cumulative panel area of 1 m². Trap containers were half-filled with water for insect conservation, and a non-attractive detergent was added to reduce surface tension. Five traps were set up in 2010 (from 16 March to 01 July) at site 2, and four traps were placed in the Dvx5 plot (site 1) with a spacing distance of 50 m. All traps were collected weekly. Nomenclature was used in accordance with the Fauna Europaea database (<http://www.faunaeur.org>). Meteorological data (temperature and precipitation) were recorded using HOBO Pro V2 data loggers (Prosensor, France) located at DBH in each of the five plots along the altitudinal gradient (site 1). The seasonal dynamics of bark beetle flight was characterized in each site (number of bark beetles per trap and per week), and the impact of local meteorological conditions (temperature and precipitation) was analyzed using Pearson correlation coefficients, accounting for the altitude.

2.2.4 Individual vulnerability factors of trees attacked by bark beetles and mistletoe

The relationships between both abundance of bark beetles and mistletoe infection and tree characteristics were assessed using analysis of variance (ANOVA) and Pearson correlation test performed on data collected on the contour line transect (site 2). Trees were classified according the following characteristics:

- Dendrometrical characteristics (tree diameter, height, age at DBH from tree ring counting, social status with

- dominant and dominated trees, length, and branch diameter),
- Tree health status (healthy trees were defined as trees with a percentage of defoliation and needle chlorosis lower than 20 %, declining trees as trees with a minimum of 20 % defoliation and 20 % needle chlorosis compared with the healthiest one, and recently dead trees were defined as trees with 100 % of needle chlorosis and defoliation),
 - A distance-dependent competition index (Martin–Ek index—Martin and Ek 1984; Eq. 2) calculated by increasing the neighborhood radius around each studied tree (2 m, 4 m, and 8 m).

$$\text{Martin–Ek}_i = \frac{1}{\text{dbh}_i} \sum_{j=1}^{n_i} \text{dbh}_j \exp \left[\frac{-16 \times d_{ij}}{\text{dbh}_i + \text{dbh}_j} \right] \quad (2)$$

where dbh_i and dbh_j are the diameter at breast height of individual i and j , respectively, n_i the total number of competitors, and d_{ij} the distance between individual i and j .

To understand interactions between tree growth variables and mistletoe biomass or bark beetle abundance, linear regression models were used to assess temporal trends in growth rates for the last 2 to 11 years of BAI (LocReg2 to LocReg11=2006–2007 to 1997–2007). We calculated the slope of these linear regressions to characterize the growth trend, with BAI as the dependent variable. Calculating growth slopes for increasing periods (2006–2007 to 1997–2007) allowed us to relate growth variations to the dates of mistletoe infection or bark beetle attack 2 years earlier. For mistletoe, the infection has started in 1992, but we used only the last 10 years because mistletoe infection peak was in 1997.

For each parasite, we compared also mean BAI of tree population ($N=227$) and the mistletoe and bark beetles subsamples with Student's t test.

2.2.5 Modeling the effect of mistletoe infection on tree growth

The effect of mistletoe infection was also assessed comparing BAI profiles for the period 1996–2007 with a model in which BAI was simulated for the period 1996–2007 accounting only for climatic variables and ring autocorrelations. For each tree, the model was constructed using a generalized linear model that modeled BAI for the period 1964–1996 (without infection) as a function of ring width of the previous years and climatic variables (precipitation P , mean temperature T_{mean} , minimum temperature T_{min} , and maximum temperature T_{max}). Model selection was done using AIC

(Akaike Information Criterion). Growth from 1996 to 2007 was then simulated (BAI_s) for each tree and compared to measured growth (BAI_m) using Student's t test.

Statistical analyses were performed using the statistical software R (R Development Core Team 2005) (packages—MASS, stats, and ade4) at a significance threshold of 5 %.

3 Results

3.1 Relationship between stem diameter, age, and biomass of mistletoe

The mean age of the *V. album* specimens was 8 years, and the maximum age was 18 years. Mistletoe stem diameter and biomass were highly correlated (Pearson correlation test, $r=0.95$, $t=25.42$, $df=64$; $p<0.001$), but such a correlation varied significantly between age classes of mistletoe (ANOVA, $df=2$, F value=596.29; $p<0.001$; Table 2). A positive correlation between age and biomass was also found (Pearson correlation test, $r=0.88$, $t=15.34$, $df=64$; $p<0.001$; Fig. 2).

3.2 Bark beetles sampling on silver firs

Twelve of the 48 sampled trees were attacked by bark beetles, among which six trees were attacked on branches only. A total of 520 bark beetles emerged from the tree branches surveyed in the laboratory after larval development. Among the five species that were found, *Pityophthorus pityographus* Ratz. was by far the dominant one in terms of total number of insects (74.2 % of all emerging insects), followed by *Pityokteines vorontzovi* Jac. (13.3 %), *Pityokteines spinidens* Reitt. (11.5 %), *Cryphalus abietis* Ratz. (0.8 %), and *Crypturgus cinereus* Herbst (0.2 %). The bark beetle species showed diverging distributions at tree scale: *P. pityographus* (381 insects/m²), *P. vorontzovi* (106 insects/m²), *C. abietis* (14 insects/m²), and *C. cinereus* (7 insects/m²) were primarily found in the upper crown where branches had thin bark, whereas *P. spinidens* (480 insects/m²) was more abundant on the stem where the bark is thicker (Table 3). Sampling was done in spring (March to April 2010) and emergences in the laboratory continued until May, thus this period covered

Table 2 Statistics of linear regressions performed on stem diameter and biomass by age classes of mistletoes on Mont-Ventoux, France

Age class	2–5 years	6–10 years	>10 years
Slope (\pm IC)	3.14 \pm 0.101	2.62 \pm 0.116	1.57 \pm 0.077
Intercept	–4.11	–2.91	0.215
R^2	0.854	0.755	0.755

IC 95% confidence interval, intercept of linear regression=–2.27

Effects of biotic factors on silver fir growth

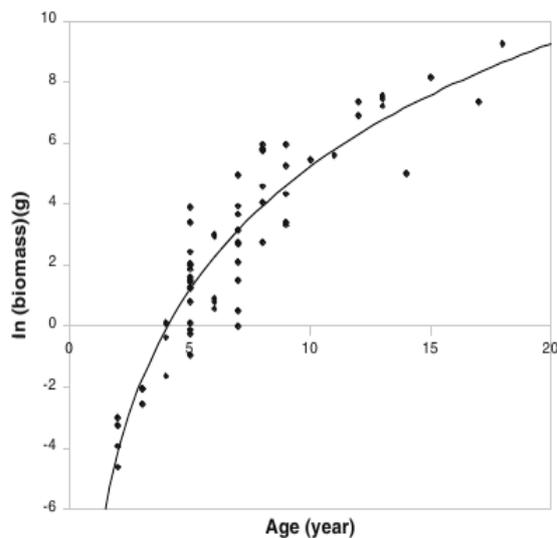


Fig. 2 Relationship between mistletoe age and log-transformed mistletoe biomass, Mont-Ventoux, France. The equation of trend curve was a logarithmic form: $f(x)=5.75 \ln(x)-8.01$; $R^2=0.85$

male and female emergence for these five species. The sex ratio showed variation between species: it was quite balanced in both *P. pityographus* and *P. vorontzovi* (1.02 and 0.98, respectively), while an excess of females was found in *P. spinidens* (0.49). The samples of *C. cinereus* and *C. abietis* were too small to estimate the sex ratios.

Three groups of insect species could be distinguished according to tree health status as follows: (1) healthy trees ($N=29$) had only a few individuals of *P. vorontzovi* (55 %), *P. pityographus* (27 %), and *C. abietis* (18 %) on their branches; (2) declining trees ($N=14$) were mainly attacked on the stems by *P. spinidens* (53 %) and by *P. vorontzovi* (44 %) in the upper part of the crown; and (3) dead trees ($N=5$) were mainly colonized by *P. pityographus* (81 %), *P. vorontzovi* (10 %), and *P. spinidens* (9 %) on both branches and stems (Fig. 3). However, in our study, tree health status was measured in 2008 and emergence data was collected in 2010, so some trees considered as healthy trees in 2008 may have been dead trees in 2010. On site 2, trees infested by

bark beetles were located in plots with high tree mortality (Pearson correlation test, $r=0.56$, $t=2.45$, $df=13$; $p<0.05$).

3.3 Multi-directional trapping of insects in silver fir plots

Multi-directional trapping of flying insects on the two sites resulted in the collection of 160 bark beetle individuals belonging to 16 species, and 97 ambrosia beetle individuals belonging to one species *Xyloterus lineatus*. Among these 16 bark beetle species, *Hylastes attenuatus* was by far the dominant species (26 % of individuals), followed by *P. spinidens* Reitt. (16 %), *C. piceae* (12 %), *P. pityographus*, and *P. vorontzovi* (10 % for each respectively). The total number of *C. abietis*, *C. cinereus*, *Ernopocerus fagi* (Fabricius), *Hylastes ater* (Paykull), *Hylurgops glabratus* (Zetterstedt), *Hylurgops palliatus* (Gyllenhal), *Orthotomicus laricis* (Fabricius), *Pityophthorus pubescens* (Marsham), *Thamnurgus characiae* (Rosenhauer), *Tomicus piniperda* (L.), and *T. minor* (Hartig) were lower than 8 %. Significant differences in trap contents were found between the two altitudes. Fourteen bark beetle individuals were trapped in the Dvx5 plot (four traps; altitude 1,340 m a.s.l.) between April 30 and July 1, 2010 (*C. piceae*, *E. fagi*, *H. ater*, *H. attenuatus*, *P. pityographus*, and *T. minor*), whereas 146 bark beetles were trapped from April 8 to July 1, 2010 on the contour line transect (five traps; altitude 1,130 m a.s.l.). The seasonal flight activity of bark beetles (number of bark beetles per trap and per week) was positively related to mean weekly temperatures (Pearson correlation test, $r=0.57$, $t=2.77$, $df=16$; $p<0.05$), while there was no significant effect of precipitation ($p=0.35$).

3.4 Vulnerability factors of trees attacked by bark beetles

Tree population DBH ranged from approximately 12.7 to 57.3 cm. Most of the tree population ($n=227$) was in the 25.4–31.8-cm-diameter class and the number of trees per diameter class decreased with increasing diameter class. Trees with bark beetles were divided into three diameter classes: 12.7–19 cm, 19–25.4 cm, and 38.1–44.5 cm. Trees

Table 3 Abundance of bark beetles species (number of insects/m² of bark) according to their tree location (stem bark patches or branches) on 12 infested silver firs of the contour line transect on Mont-Ventoux, France

PSPI *Pityokteines spinidens*,
CCIN *Crypturgus cinereus*,
PPIT *Pityophthorus pityographus*,
PVOR *Pityokteines vorontzovi*,
CABIE *Cryphalus abietis*

Abundance of bark beetles (number of insects/m²)

Species	Stem bark patches ($N = 24$)		Branches ($N = 24$)	
	Lower patches	Upper patches	Lower branches	Upper branches
Total	526	241	60	215
PSPI	526	389	10	57
CCIN	0	0	0	7
PPIT	0	0	45	493
PVOR	0	93	125	102
CABIE	0	0	0	14

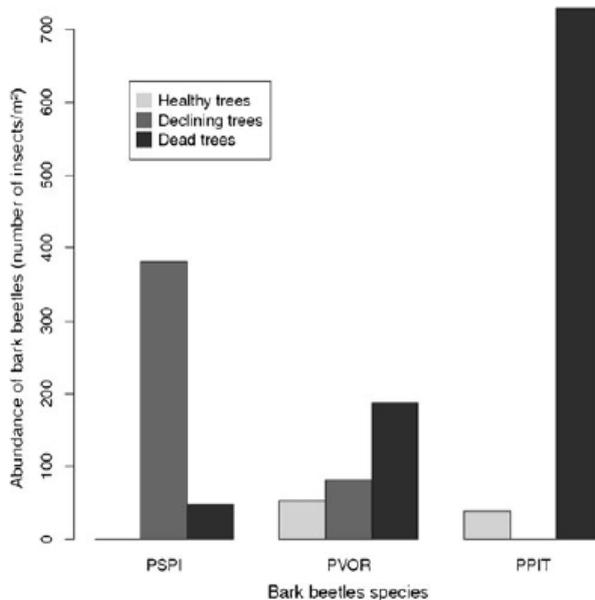


Fig. 3 Groups of bark beetle species according to silver fir health status on the contour line transect and in the Dvx5 plot on Mont-Ventoux, France. Dead ($N=5$) and declining trees ($N=14$) are in black and in gray, respectively. PSPI *Pityokteines spinidens*, PPIT *Pityophthorus pityographus*, PVOR *Pityokteines vorontzovi*, CCIN *Crypturgus cinereus*, CABIE *Cryphalus abietis*. CCIN and CABIE are not represented here because of their low abundance (dead trees = 1 CCIN and 1 CABIE; declining trees = 1 CABIE)

with higher diameters displayed less bark beetles (Pearson correlation test, $r=-0.36$, $t=-2.59$, $df=45$; $p<0.05$). A positive effect on the abundance of bark beetles was seen for bigger and longer upper crown branches (Table 4). The abundance of bark beetles was positively correlated with percentages of both needle chlorosis (Pearson correlation test, $r=0.51$, $t=3.99$, $df=44$; $p<0.001$) and crown defoliation (Pearson correlation test, $r=0.42$, $t=3.12$, $df=44$; $p<0.01$) (Table 4). Bark beetle abundance was not affected by tree density and tree social status. Interestingly, trees attacked by bark beetles were not infected by mistletoe.

Trees infested with bark beetles in 2008 displayed a lower growth rate during 1950–2008 than the average for

whole population (Student's t test, $t=5.58$, $df=211.17$; $p<0.001$) and the average for non-infested trees (Student's t test, $t=-4.27$, $df=1035$; $p<0.001$) (Table 1 and Fig. 4). Similarly, BAI slope values from 2003 to 2008 were negative in infested trees, while non-infested trees showed increasing radial growth (a positive BAI slope value) during the same period (Table 1). However, there was no linear correlation between the presence of bark beetles and either growth slopes or mean BAI.

3.5 Vulnerability factors of trees infected by mistletoe

The social status of trees had a significant influence on parasitism by mistletoe: the infection level was higher on dominant ($N=9$) than on suppressed trees ($N=11$) (ANOVA, $df=2$, F value=12.16; $p<0.001$). Moreover, competing trees had less mistletoe than isolated ones when using competition indices with 2 and 4 m radii (ANOVA, $df=1$, F value=10.15; $p<0.01$; ANOVA, $df=1$, F value=26.79; $p<0.001$, respectively). But using a competition index with an 8-m radius, there was no effect of competition on mistletoe infection (ANOVA, $df=1$, F value=2.05; $p=0.15$). Infested silver firs were taller (Student's t test, $t=16.27$, $df=22.36$; $p<0.001$) and had a larger diameter (Student's t test, $t=11.32$, $df=19$; $p<0.001$) than non-infested ones, and they had a higher average BAI (Student's t test, $t=-11.78$, $df=85.03$; $p<0.001$) from 1950 to 2008 (Table 1). Evolution of BAI with time suggested that since 1950 trees infected by mistletoe had higher growth rates (Student's t test, $t=14.34$, $df=96.15$; $p<0.001$) than those of non-infested trees (Student's t test, $t=15.20$, $df=112.18$; $p<0.001$) (Fig. 5). Similarly, BAI slope values from 2003 to 2008 were more negative for non-infested trees than for infested trees (Table 1).

3.6 Modeling the impact of mistletoes on tree growth

During recent years, between 2001 and 2007, mistletoe biomass was significantly correlated with growth parameters, mean BAI and growth slopes (Table 5). During this

Table 4 Analysis of variance of the effect of dendrometrical and health tree status parameters on the abundance of bark beetles (number of insects/m²) in silver firs ($N=48$) on Mont-Ventoux, France

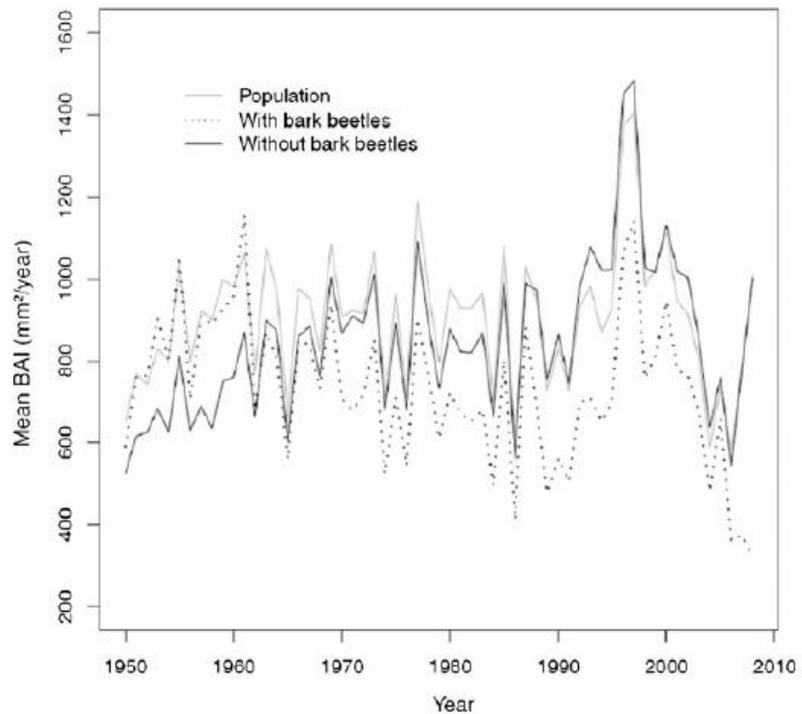
	Dendrometrical parameters				Health status parameters							
	Branch diameter		Branch size		% Needle chlorosis		% Defoliation					
	F	p	F	p	F	p	F	p				
High branch	7.67	0.00818	**	4.33	0.0431	*	0.254	0.617	NS	0.022	0.883	NS
Low branch	0.00150	0.969	NS	0.396	0.533	NS	25.2	<0.001	***	32.7	<0.001	***

ddl=1; NS non significant

* $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$

Effects of biotic factors on silver fir growth

Fig. 4 Mean BAI chronology of a population of silver firs (*gray*; $N=227$), sub-samples with bark beetles (*dotted line*; $N=12$), and sub-samples without bark beetles (*black*; $N=36$) during the last 60 years (1950 to 2010) on a contour line transect on Mont-Ventoux, France. The values of means (mm^2/year) \pm standard errors were: population= 904 ± 21.8 ; sub-samples with bark beetles= 731 ± 23.8 ; sub-samples without bark beetles= 850 ± 25.2



period, growth slopes were negative, which indicated a decrease in tree growth for most trees. To confirm this hypothesis, we compare the BAI measurements to the generalized linear model that simulate BAI for the period 1996–2007 accounting only for climatic variables and ring autocorrelations. During the 1996–2007 period,

the simulated BAI of infected trees was higher than the measured BAI for all classes of mistletoe infection, but these differences were significant only for class 1 of mistletoe infection (Fig. 6 and Table 6). The results confirm that mistletoe infection negatively impacted tree growth.

Fig. 5 Mean BAI chronology of a population of silver firs (*gray*; $N=227$), sub-samples with mistletoe (*dotted line*; $N=14$), and sub-samples without mistletoe (*black*; $N=6$) on a contour line transect on Mont-Ventoux, France. The values of means (mm^2/year) \pm standard errors were as follows: population= 904 ± 21.8 , sub-samples with mistletoe= 989 ± 30.5 , and sub-samples without mistletoe= 588 ± 15.2

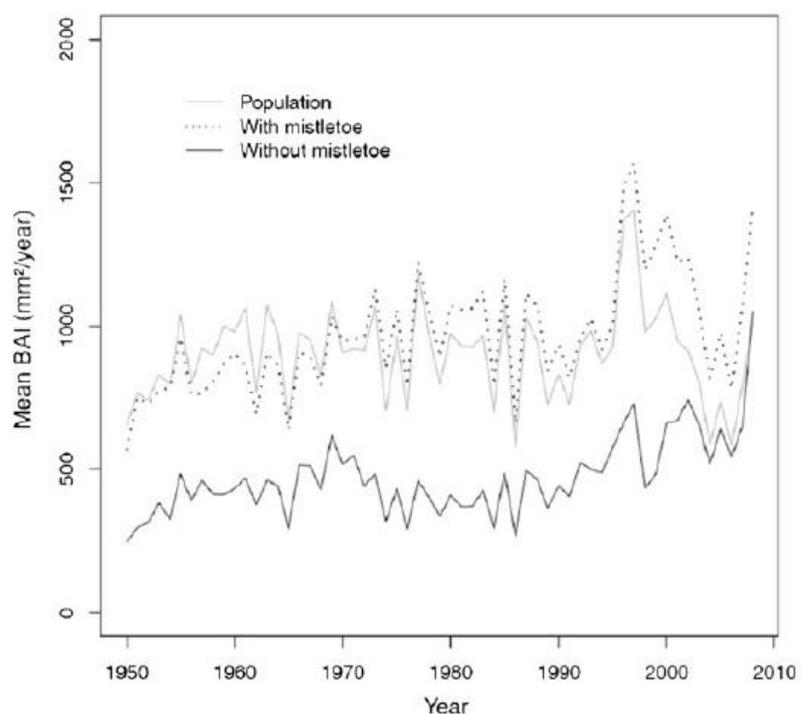


Table 5 Statistics of linear regressions performed on mistletoe biomass and growth variables on Mont-Ventoux, France, from 1997 to 2007

Interval (LocReg)	Growth slope				Mean BAI			
	Slope	Adjusted R^2	p		BAI	Adjusted R^2	p	
2007–2006 (LocReg2)	28.3	0.0397	0.204	NS	896	0.316	0.00720	*
2007–2005 (LocReg3)	45.9	0.0398	0.204	NS	740	0.551	< 0.001	***
2007–2004 (LocReg4)	-5.65	0.196	0.0330	*	970	0.538	< 0.001	***
2007–2003 (LocReg5)	-47.0	0.216	0.0259	*	1162	0.495	< 0.001	***
2007–2002 (LocReg6)	-55.6	0.141	0.0629	NS	1152	0.370	0.00337	**
2007–2001 (LocReg7)	-71.1	0.0462	0.189	NS	1349	0.164	0.0480	*
2007–2000 (LocReg8)	-66.6	-0.00675	0.361	NS	1246	0.0916	0.111	NS
2007–1999 (LocReg9)	-55.8	-0.0260	0.471	NS	1156	0.104	0.0957	NS
2007–1998 (LocReg10)	-73.8	-0.0526	0.755	NS	1737	-0.0356	0.545	NS
2007–1997 (LocReg11)	-74.1	-0.0588	0.988	NS	1548	-0.0485	0.688	NS

The growth slope is presented in units of square millimeter per year. LocReg was the slopes of linear regressions fitted over the last 2 to 11 previous years of BAI

NS non-significant

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

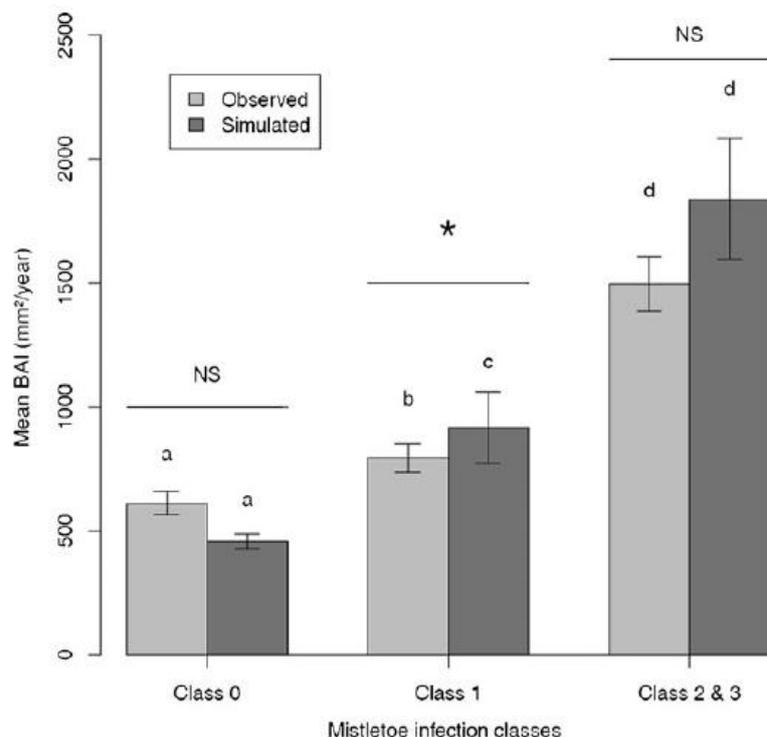
4 Discussion

4.1 Contrasts in tree choice between mistletoe and bark beetles

The effects of mistletoes on tree productivity have been previously examined (Geils and Hawksworth 2002; Noetzli et al. 2003). Here we showed significant interactions

between individual tree characteristics (dendrometrical features, tree health status, and competition indices) and vulnerability of a silver fir population to mistletoe infection. Mistletoe settled principally on healthy trees, which had a better past growth than non-infected ones. This may result from the dependence of mistletoe fitness to the health status of its host, as the parasite collects water and nutrients through the xylem (Rigling et al. 2010). Moreover, we

Fig. 6 Growth models of silver fir on Mont-Ventoux, France, following comparisons of observed and simulated growth (Mean BAI) between infected ($N=12$) and uninfected trees ($N=8$) using Student's t test ($p < 0.05$). The x -axis indicates the infection level (class 0, absence of mistletoe; class 1, low infection; class 2 and 3, moderate and strong infection). Different letters indicate a significant difference. NS non-significant; * $p < 0.05$; the error bars represent the standard error



Effects of biotic factors on silver fir growth

Table 6 Growth models of silver fir on Mont-Ventoux, France, following comparisons of growth between infected ($N=14$) and uninfected trees ($N=6$) using Student's t test ($p<0.05$)

Tree	Class	Infection year	Model 1964–1996			Student's t test 1997–2007					BAI _m	BAI _s
			R^2	F	p	t	df	p				
TC4_S7	0	–	0.480	4.70	0.00147	**	3.15	19.9	0.00498	*	839	650
TC12_S6	0	–	0.429	5.00	0.00158	**	1.88	19.9	NS	NS	740	526
TC13_S12	0	–	0.332	3.27	0.0131	*	–1.42	16.7	NS	NS	231	251
TC15_S13	0	–	0.451	7.57	<0.001	***	2.04	12.5	NS	NS	693	457
TCR14	0	–	0.594	4.89	0.00346	**	2.50	13.2	0.0262	*	556	403
TCR49	0	–	0.952	62.2	<0.001	***	3.19	10.2	0.00931	**	2,600	412
TCR58	1	1997	0.235	4.27	0.0129	*	–0.28	14.4	NS	NS	735	765
TC8_S3	1	1997	0.0900	2.61	NS	NS	–	–	–	–	–	–
TC3_S17	1	1999	0.375	7.40	0.000793	**	–1.39	18.8	NS	NS	677	778
TC1_S7	1	2001	0.859	25.4	<0.001	***	3.41	18.6	0.00299	**	814	710
TC7_S8	1	2001	0.402	3.15	0.0118	*	6.72	19.8	<0.001	***	816	205
TCR16	1	2002	0.376	5.83	0.00153	**	–4.71	11.2	0.000600	**	1,426	2,504
TCR45	1	2004	0.583	9.95	<0.001	***	–2.94	12.9	0.0114	*	515	727
TCR38	2	1997	0.579	7.31	<0.001	***	–5.81	19.9	<0.001	***	2,262	3,284
TCR5	2	1997	0.868	31.0	<0.001	***	–4.42	10.7	0.00110	**	1,774	3,844
TC3_S10	2	2001	0.539	5.16	0.000702	**	1.11	19.7	NS	NS	846	740
TC4_S11	2	2001	0.407	8.32	<0.001	***	3.11	17.8	0.00613	*	995	805
TC15_S1	3	1992	0.367	5.63	0.00186	**	3.80	16.5	0.00148	**	2,048	1,363
TCR13	3	1996	0.331	4.97	0.00373	**	–0.813	11.8	NS	NS	1,560	1,774
TCR6	3	2000	0.822	19.5	<0.001	***	–0.770	16.5	NS	NS	979	1,037

For each tree, BAI_m and BAI_s were the mean value of observed and simulated growth, respectively. For each tree, class was the infection level (class 0 = absence of mistletoe, class 1 = low infection, class 2 = moderate infection, class 3 = strong infection) and infection year was the starting year of mistletoe infection

NS non-significant

* $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$

found that mistletoe infection was higher on isolated and dominant trees, probably because they attract birds, which are the natural vectors of mistletoe (Frochot and Sallé 1980; Oliva and Colinas 2007; Tsopeles et al. 2004). Frugivorous birds such as thrushes are thus likely to play an important role in the population dynamics of mistletoe, but there is a lack of studies dealing with this aspect in the literature and further research is thus needed.

We also found an allometric relationship between mistletoe age, biomass, and stem diameter, indicating that mistletoe biomass increases with age and thus over time weaken infected trees. Long-term mistletoe infection can result in abnormal growth of infected branches, crown dieback, and death (Geils and Hawksworth 2002). Although we did not formally test for the effects of mistletoe infection on fir crown damage, recent works showed that mistletoe infection on pines can lead to crown degradation by reducing the surface of photosynthetic tissue (Rigling et al. 2010). But removal of infected trees may not be a suitable regulation strategy of mistletoe dynamics, as enhanced favorable light

conditions in thinned stands may parallelly improve habitat quality of the mistle thrush (*Turdus viscivorus* L.) (Noetzli et al. 2003).

Contrary to mistletoe, bark beetles are generally more abundant on crown-damaged trees that have already been weakened by biotic or abiotic factors. In this study, the vitality of trees was described by the fraction crown defoliation, which in turn affects photosynthetic area, carbohydrate reserves, and late-wood production (Kulman 1971). According to Kulman (1971), there is a minimum defoliation threshold at which radial-growth decrease becomes evident. Bark beetle abundance was also associated with tree diameter. Beetles were generally found on trees with diameters (DBH) between 12.7 and 44.5 cm. Beetle attacks on *Pinus ponderosa* occur on trees larger than approximately 63.7 cm (Negrón et al. 2008). No relationship was found between tree social status, tree competition indices, and bark beetle abundance, indicating that bark beetles mainly attacked weakened trees independently of the tree's social status. However, trees attacked by bark beetles were not

infected by mistletoe. This contradicts the general assumption that bark beetles may preferentially colonize trees when growth and defense mechanisms are strongly reduced by mistletoe (Lieutier et al. 2007).

In the study sites, five bark beetle species attacked *A. alba*. Their spatial distributions were heterogeneous between and within trees. *P. pityographus* was mainly found on dead trees, whereas *P. spinidens* and *P. vorontzovi* were much more abundant on declining trees, suggesting that the bark beetle community is influenced by the health status of silver firs, via tree defense mechanisms (Lieutier et al. 2007). In agreement with the results of Pernek et al. (2009), *P. vorontzovi* exploited mainly branches, while *P. spinidens* was mainly found in the bark stem samples in the upper part of the crown of declining trees. This may be a case of niche differentiation leading to lower inter-specific competition on declining trees (Lieutier et al. 2007). Pernek et al. (2009) have equally noticed that *P. spinidens* and *P. vorontzovi*, together with the bark beetle *C. piceae* (this bark beetle was found in our traps), are considered responsible for the dramatic and most recent dieback of silver fir in southern parts of Europe.

4.2 Effects of mistletoe and bark beetles on silver fir growth

Dobbertin and Rigling (2006) concluded for pines that mistletoe infection can be considered as both a predisposing and a contributing factor for tree death, by increasing needle loss following drought and by increasing water stress during drought, respectively. Unlike its host, *V. album* does not down-regulate its water loss even during a severe drought event. This allows the maintenance of an osmotic pressure gradient to promote tree sap flow into the parasite, except for during severe drought periods in which such a mechanism is not sufficient to prevent mistletoe decline before the decline of its host (Escher et al. 2008). In the context of climate change, *V. album* is expected to act as a bio-indicator of silver fir decline (Idžojtic et al. 2008).

We found that growth decrease occurred after mistletoe infection, especially for the periods of 2003–2007 and 2004–2007. From 2001 to 2007, the decrease in growth rate was stronger for infected trees than for uninfected ones. But two contrasting explanations are possible: (1) *V. album* infection led to growth decreases or (2) tree weakening promoted the infection and growth of mistletoe. Because the growth decrease became significant after 2002, which coincides with the beginning of mistletoe infections, the first hypothesis is more likely. To confirm direct effects of biotic agents on tree growth, we used a new method, never tested in previous studies. As we know in our case the date of mistletoe infection, we statistically modeled the growth dynamics of each tree using climate effect and tree ring autocorrelation during the period before infection, and we compared results from the model after infection to

measured tree ring record. This method allows disentangling the climate effects from the biotic effects. When trees are infected by mistletoe, the average of simulated growth is higher than the average of measurements. This method can be successfully used to study other pathogen impacts. However, modeling had some limits because of management and mortality effects. In this study, the model was calibrated during the period (1964–1996) where thinning has not occurred. Thinning occurred certainly in 1997, so some trees showed a high variation between the simulated and the observed growth because they are located near thinning area, but interpretations remain unchanged. Consequently, mistletoe can be considered as predisposing factor for silver fir decline because mistletoe acted as a long-term factor that weakened trees (in this study, trees infected with mistletoe were not dead in 2010).

Unlike mistletoe infection, bark beetle attack was difficult to predict. However, it is known that trunk attack leads to rapid tree death (Lieutier et al. 2007), so it was assumed that individuals emerging in 2010 were the descendants of the previous year's generation (2009). Bark beetle attacks were associated with decreases in the growth rates of already weakened trees. However, dead trees tended to show greater historical growth rates than did living trees. Abgrall (2000) suggested that *Picea abies* (L. Karst) individuals with faster growth were more vulnerable to *Ips typographus* L. because these trees mobilized more reserves for tree-ring development and less for resistance mechanisms. We found similar trends in firs of Mont-Ventoux, especially since 2003, during which time the forests in southeastern France experienced a severe drought period. During consecutive years of severe water stress, trees may become more vulnerable and attractive to bark beetles due to resulting reductions in resin production, changes in resin components, or enhanced emission of the insects' aggregation pheromones (Wermelinger et al. 2008). Bark beetle populations can then explode, and even healthy trees may be successfully attacked (Rouault et al. 2006). In this study, several healthy trees (trees with no growth decrease and no crown damage) were infested on their branches by the most abundant bark beetle species (*P. pityographus* and *P. vorontzovi*). This result would mean that trees attacked only on their branches were not susceptible to decline. Although past bark beetle infestations were not formally estimated before 2010 in the present study, we suggest that insect populations at Mont-Ventoux may currently be high compared to their historic levels. Bark beetle population dynamics could have been favored by some or all of the following factors: the severe drought periods in 2003 and 2004 (Cailleret and Davi 2011); high tree mortality rates, reaching 70 % in some locations (Cailleret 2011); and lack of removal of dead trees by forest managers due to a constraining landscape and the assumption that dead wood promotes biodiversity. Although susceptibility of conifers may increase during a summer drought period, appropriate rainfall during the following

winter could allow trees to recover insect resistance, thus constraining the success of attacks the following year (Lieutier et al. 2007). In 2008, the growth of infested trees was still decreasing, and actually many of the infested trees are dead. In contrast to mistletoe, bark beetles could not clearly be implicated in tree growth decrease because the history of their infestation of this forest stand was unknown. Radial growth alone was found not to be a suitable indicator of tree vulnerability to bark beetle attacks; rather, it may be useful to study the morphological traits of resin ducts (Kane and Kolb 2010).

4.3 Factors involved in forest decline

Early theories of forest decline invoked direct negative effects of anthropogenic factors, such as air pollution and soil acidification (Bonneau 1989; Reich 1987) on forests. Drought stress was further recognized as a key factor involved in the reduction of tree vitality (Becker 1987; Hogg et al. 2002). Currently, forest decline is considered as a result of interactions between abiotic, biotic, and anthropogenic factors (Oliva and Colinas 2007). Global change may amplify decline by increasing drought or storm events, which indirectly increase tree vulnerability to subsequent biotic factors, such as insects, phytopathogenic fungi, or viruses (Cherubini et al. 2002; Desprez-Loustau et al. 2006; Marçais and Bréda 2006; Rouault et al. 2006; Wermelinger et al. 2008). On Mont-Ventoux, forest decline was primarily triggered by climatic factors (Cailleret 2011). Abiotic factors contribute to tree weakening, but this study emphasized that biotic factors can play an important role in decline and forest mortality, as we provided evidence that both insects and plant tree parasites can negatively impact tree growth. Mistletoe may specifically contribute to tree decline processes as active predisposing and inciting factors by acting as a long-term factor that weakened trees. We had insufficient data to clearly estimate the impact of bark beetles on tree growth because stands were followed up only in 2010 and no information on stand history was available. However, it is likely that bark beetles acted as contributing factors (factors that substantially reduce the vitality of weakened trees and finally cause mortality) as they attacked trees already weakened by others abiotic factors.

5 Conclusion

By studying trees attacked either by bark beetles or by mistletoe but not both, we provided here evidence that both plant

(mistletoe) and animal (bark beetles) tree parasites are likely to choose trees diverging in growth characteristics. Mistletoe developed primarily on isolated and dominant trees that had higher past growth rates than non-infected dominated trees. Conversely, bark beetles primarily exploited defoliated and declining trees with lower past growth rates. Further work is now needed to model tree growth patterns in interaction with local insect population dynamics to strengthen our knowledge of host–parasite interactions in a context of forest decline.

Acknowledgments We thank N. Mariotte and W. Brunetto (INRA–URFM) for their contribution to field measurements, H. Picot for making traps, and A. Chalon for laboratory analysis. We also thank anonymous reviewers for their very constructive remarks on an earlier version of this paper.

Funding The project was supported by an ANR program (DRYADE, ANR-06-VULN-004) and by the Ministry of Food, Agriculture, Fisheries, Rural Affairs and Land Settlement, Department of Forest Health, France.

Appendix

Table 7 Comparison of proportions values of tree population ($N=227$) and the sub-samples (mistletoe, $N=20$; bark beetles, $N=48$) between the three classes of (1) defoliation, (2) diameter, (3) slope of past growth since 2003, and (4) the distance from the crest

Classes	Mistletoe	Bark beetles	Whole population
Defoliation			
>10%	0.250	0.386	0.319
Intermediate	0.550	0.477	0.538
0%	0.200	0.136	0.144
Diameter			
<25.5 cm	0.450	0.333	0.289
Intermediate	0.250	0.267	0.240
>32.0 cm	0.300	0.400	0.471
BAI slope			
<-0.004	0.250	0.400	0.321
Intermediate	0.450	0.422	0.454
>0.004	0.300	0.178	0.225
Distance from the crest			
<200m	0.400	0.444	0.370
intermediate	0.100	0.244	0.335
>400 m	0.500	0.311	0.295

References

- Abgrall J-F. (2000) Expertise collective sur les tempêtes, la sensibilité des forêts, et sur leur reconstitution. La tornade de décembre 1999, risques sanitaires et stratégies de gestion. Cemagref, 29p.

- Aitken S, Yeaman S, Holliday JA, Wand T, Curtis-McLane S (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evol Appl* 1:95–111
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg ET, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim J-H, Allard G, Running SW, Semerci A, Cobb N (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For Ecol Manag* 259:660–684
- 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 (1987) Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Étude écologique et dendrochronologique. *Ann For Res* 44:379–402
- Bonneau M (1989) Que sait-on maintenant des causes du "dépérissement" des forêts ? *Rev Forest Fr* XLI-5:367–386
- Cailleret M, Davi H (2011) Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees* 25:265–276
- Cailleret M. (2011) Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence. PhD thesis. University of Aix-Marseille III.
- Cherubini P, Fontana G, Rigling D, Dobbertin M, Brang P, Innes JL (2002) Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently. *J Ecol* 90:839–850
- Desprez-Loustau M-L, Marçais B, Nageleisen L-M, Piou D, Vannini A (2006) Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. *Ann For Sci* 63:597–612
- 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
- Escher P, Peuke AD, 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 × euamericana*). *Plant Physiol Biochem* 46:64–70
- Faccoli, M., Battisti, A., Masutti, L. (2005) Phenology of *Tomicus destruens* (Wollaston) in northern Italian pine stands. In: Lieutier F. and Ghaïoued D. (eds) Entomological research in Mediterranean forest ecosystems, INRA éditions, pp. 185–193.
- Frochet H, Sallé G (1980) Modalités de dissémination et d'implantation du gui. *Rev For Fr* XXXII:505–519
- Führer E (2000) Forest functions, ecosystem stability and management. *Forest Ecol Manag* 132:29–38
- Geils B.W. and Hawksworth F.G. (2002) Damage, effects, and importance of dwarf mistletoes. In: USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-98, pp. 57–65.
- Girard F, Vennetier M, Guibal F, Corona C, Ouarmim S, Herrero A (2012) *Pinus halepensis* Mill. Crown development and fruiting declined with repeated drought in Mediterranean France. *Eur J For Res* 131:919–931
- Haack RA (2006) Exotic bark- and wood-boring Coleoptera in the United States: recent establishments and interceptions. *Can J For Res* 36:269–288
- Harvell CD, Mitchell CE, Ward JR, Altizer S, Dobson AP, Ostfeld RS, Samuel MD (2002) Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* 296:2158–2162
- Hogg EH, Brandt JP, 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
- Idžojtć M, Pernar R, Glavas M, Zebec M, Diminic D (2008) The incidence of mistletoe (*Viscum album* ssp. *abietis*) on silver fir (*Abies alba* Mill.) in Croatia. *Biologia* 63:81–85
- Kane JM, Kolb TE (2010) Importance of resin ducts in reducing ponderosa pine mortality from bark beetle attack. *Oecologia* 164:601–609
- Kulman HM (1971) Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. *Annu Rev Entomol* 16:289–324
- Kurz WA, Dymond CC, Stinson G, Rampley GJ, Neilson ET, Carroll AL, Ebata T, Safranyik L (2008) Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature* 452:987–990
- Liebhold AM, MacDonald WL, Bergdahl D, Mastro VC (1995) Invasion by exotic forest pests: a threat to forest ecosystems. *Forest Sci Monogr* 30.
- Lieutier F, Day KR, Battisti A, Grégoire J-C, Evans HF (2007) Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis. Springer, New York.
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolström M, Lexer MJ, Marchetti M (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecol Manag* 259:698–709
- Manetti MC, Cutini A (2006) Tree-ring growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in two stands under different silvicultural systems in central Italy. *Dendrochronologia* 23:145–150
- Manion PD (1981) Tree disease concepts. Prentice-Hall, Englewood Cliffs
- Marçais B, Bréda N (2006) Role of an opportunistic pathogen in the decline of stressed oak trees. *J Ecol* 94:1214–1223
- Martin GL, Ek AR (1984) A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *Forest Sci* 30:731–743
- Mattson WJ, Haack RA (1987) The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *BioScience* 37:110–118
- Negrón JF, Allen K, Cook B, Withrow JR (2008) Susceptibility of ponderosa pine, *Pinus ponderosa* (Dougl. ex Laws.), to mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins, attack in uneven-aged stands in the Black Hills of South Dakota and Wyoming USA. *Forest Ecol Manag* 254:327–334
- Noetzli KP, Müller B, Sieber TN (2003) Impact of population dynamics of white mistletoe on European silver fir. *Ann For Sci* 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 Ecol Manag* 252:84–97
- Pernek M, Matošević D, Hrašovec B, Kučinić M, Wegensteiner R (2009) Occurrence of pathogens in outbreak populations of *Pityokteines* spp. (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) in silver fir forests. *J Pest Sci* 82:343–349
- Potocic N, Cosic T, Pilas I (2005) The influence of climate and soil properties on calcium nutrition and vitality of silver fir (*Abies alba* Mill.). *Environ Pollut* 137:596–602
- R Development Core Team (2005) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org>.
- Reich PB (1987) Quantifying plant response to ozone: a unifying theory. *Tree Physiol* 3:63–91
- Rigling A, Eilmann B, Koechli R, Dobbertin M (2010) Mistletoe-induced crown degradation in Scots pine in a xeric environment. *Tree Physiol* 30:845–852
- Rouault G, Candau J-N, Lieutier F, Nageleisen L-M, Martin J-C, Warzée 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
- Sala A, Piper F, Hoch G (2010) Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytol* 186:274–281
- Scarascia-Mugnozza G, Oswald H, Piussi P, Radoglou K (2000) Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecol Manag* 132:97–109

Annexe 1

Effects of biotic factors on silver fir growth

- Tsopelas P, Angelopoulos A, Economou A, Soulioti N (2004) Mistletoe (*Viscum album* L.) in the fir forest of Mount Parnis, Greece. *Forest Ecol Manag* 202:59–65
- Van Mangtem PJ, Stephenson NL, Byrne JC, Daniels LD, Franklin JF, Fulé PZ, Harmon ME, Larson AJ, Smith JM, Taylor AH, Veblen TT (2009) widespread increase of tree mortality rates in the Western United States. *Science* 323:521–524
- Wermelinger B, Rigling A, Schneider MD, 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. *Ecol Entomol* 33:239–249

Interactions plantes-insectes dans deux écosystèmes forestiers contrastés : le cas des scolytes (Coleoptera : Curculionidae) en région méditerranéenne

Résumé

Les écosystèmes forestiers méditerranéens sont un cadre d'étude particulièrement intéressant car ils présentent à la fois des espèces d'arbres vivant en limite sud de leur aire de répartition sensibles aux stress climatiques et des espèces d'arbres vivant au cœur de leur aire de répartition et a priori adaptés à ces mêmes stress. L'existence de tels contrastes dans des populations d'hôtes interroge sur la diversité potentielle des mécanismes régulant la dynamique des populations de leurs parasites, et en retour l'impact des parasites sur la dynamique de leurs hôtes. Les scolytes (Coleoptera : Curculionidae : Scolytinae) constituent un bon modèle pour l'étude de ces interactions hôte-parasite dans le contexte des changements environnementaux car ils alternent des phases endémiques et épidémiques qui dépendent de deux facteurs majeurs : le niveau de disponibilité en arbres affaiblis par un stress biotique et/ou abiotique et le niveau de population de ces insectes. Nous avons développé une approche pluridisciplinaire couplant la caractérisation de traits écophysologiques et dendrométriques impliqués dans la sensibilité/résistance des populations d'arbres aux attaques de scolytes avec la caractérisation de facteurs écologiques clés pour la démographie des scolytes (traits d'histoire de vie des scolytes et stratégies d'exploitation de l'hôte). Chez le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.), l'Hylésine destructeur *T. destruens* est présent à un niveau endémique (faibles niveaux de compétition intra- et interspécifique et de prédation) mais des attaques subsistent dans des patches d'arbres formés par des arbres attaqués et morts suite aux attaques, des arbres attaqués qui ont résisté et des arbres non attaqués. A stress hydrique égal, les arbres résistant aux attaques présentent une plus forte vulnérabilité à la cavitation et une croissance significativement plus faible pour les années sèches précédents l'attaque. Des stratégies de dispersion locale différentes selon les deux grandes phases du cycle de *T. destruens* semblent favoriser l'exploitation d'une ressource peu abondante. Chez le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.), nous avons montré qu'une communauté abondante de scolytes s'attaque à des arbres déjà affaiblis par des sécheresses répétées et présentant un mauvais état sanitaire et une croissance en baisse, indépendamment de leur taille. L'étude de ces deux écosystèmes forestiers contrastés nous a permis de mieux appréhender les mécanismes impliqués dans les interactions plantes-insectes dans un contexte de changement global, avec l'objectif d'aboutir à plus long terme à des modèles prédisant la réponse conjointe des communautés d'insectes et de la dynamique forestière aux changements climatiques.

Mots-clés : scolytes, dynamique des populations, écophysologie, endémie, épidémie, dépérissement, santé des forêts, *Tomicus destruens*, *Abies alba*, *Pinus halepensis*

Plant-insect interactions in two contrasting forest ecosystems : bark beetles (Coleoptera : Curculionidae) in Mediterranean area

Abstract

Mediterranean forest ecosystems have both trees living in their southern range and being sensitive to climatic stress and tree species living in the core of their range and being non sensitive to the same stress. The existence of such contrasts in tree populations questioned about potential contrasts in their interrelationships with their parasites and on the impact of that parasites have on their host in turn. Bark beetles (Coleoptera : Curculionidae : Scolytinae) are a relevant model to study such host-parasite interactions because they alternate endemic and epidemic phases that depend on two major factors : the availability of weakened trees by biotic and/or abiotic factors and the level of insect populations. We developed a multidisciplinary approach combining the characterization of ecophysiological and dendrometrical traits involved in susceptibility/resistance of tree populations to bark beetle attacks with this assessment of key ecological factors involved in bark beetles demography (life history traits and foraging strategies). We focused on the two following contrasted Mediterranean ecosystems in South-Eastern France: a healthy Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) interacting with a bark beetle population at an endemic state and a declining population of the Silver fir (*Abies alba* Mill.) interacting with a bark beetle community at an epidemic state. Our results suggested that this Aleppo pine population, the pine shoot beetle *T. destruens* showed low abundance levels, as well as low levels of intra- , interspecific competition and predation. All attacks remained in patches formed by dead trees following the attacks. Attacked trees, but resistant, have a higher vulnerability to cavitation and a significantly lower growth in previous drought years before the attacks. *T. destruens* dispersal strategies seem to favor the exploitation of a scarce resource. On silver fir, we showed a bark beetle community attacking trees already weakened by repeated droughts and with poor health status and low growth, regardless of their size. The study of these two contrasted forest ecosystems allowed us to shed some critical light on the mechanisms involved in plant-insect interactions in the context of global change. Our results are expected to allow in the long term the development of models predicting the joint response of insect communities and forest dynamics to climate change.

Key words: bark beetles, population dynamics, ecophysiology, endemic, epidemic, decline, forest health, *Tomicus destruens*, *Abies alba*, *Pinus halepensis*