



HAL
open science

Modélisation mathématique des phénomènes d'invasion en écologie: exemple de la chenille processionnaire du pin

Christelle Robinet

► **To cite this version:**

Christelle Robinet. Modélisation mathématique des phénomènes d'invasion en écologie: exemple de la chenille processionnaire du pin. Sciences du Vivant [q-bio]. Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales, 2006. Français. NNT: . tel-02824961

HAL Id: tel-02824961

<https://hal.inrae.fr/tel-02824961v1>

Submitted on 6 Jun 2020

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

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

**Modélisation mathématique
des phénomènes d'invasion en écologie :
exemple de la chenille processionnaire du pin**

THÈSE

présentée et soutenue publiquement le 21 février 2006

pour l'obtention du

Doctorat de l'École des Hautes Études en Sciences Sociales (Paris)

Spécialité : Mathématiques et Applications aux Sciences de l'Homme

par

Christelle ROBINET

Composition du jury :

Henri BERESTYCKI	co-directeur de thèse	EHESS, Paris
Jacques DEMONGEOT	président	Université de Grenoble
Alain FRANC	rapporteur	INRA de Bordeaux
Michel LANGLAIS	rapporteur	Université de Bordeaux
Alain ROQUES	co-directeur de thèse	INRA d'Orléans

Remerciements

Je tiens à remercier particulièrement tous les membres du jury qui m'ont fait l'honneur d'accepter de juger mon travail, ainsi que les membres de mon comité de thèse tenu le 30 mars 2004 : Guy Barles, Jean-Noël Candau, Joël Chadoeuf et Alain Franc qui ont suivi l'évolution de mon travail. Je tiens également à remercier :

Henri Berestycki pour avoir dirigé mes recherches et pour son esprit ouvert aux applications des mathématiques, notamment en écologie.

Alain Roques, initiateur de ce sujet de thèse et de ce poste d'ASC, pour m'avoir accueillie et intégrée dans son équipe, m'avoir aidée et encouragée tout au long de cette thèse, et m'avoir donné l'occasion de participer à de nombreux colloques et réunions scientifiques. Alain, je t'adresse mes plus profonds remerciements. Je te suis également reconnaissante de m'avoir trouvé un laboratoire d'accueil d'excellence pour effectuer mon post-doctorat.

Toutes les personnes qui m'ont apporté leurs commentaires si précieux lors d'entrevues individuelles ou de réunions, notamment Matt Ayres, Andrea Battisti, Stig Larsson, Sandy Liebhold ainsi que nos collègues autrichiens Peter Baier, Josef Pennerstorfer et Axel Schopf qui m'ont accueillie dans leur laboratoire.

Jérôme Rousselet pour m'avoir fait découvrir la processionnaire du pin par ses récits passionnés, m'avoir situé les problématiques scientifiques et m'avoir guidée dans ma thèse et dans le monde de la recherche. Je lui suis aussi redevable de tout le travail qu'il a accompli avant même mon arrivée, notamment dans la mise en place du dispositif expérimental, et ensuite, lors de la campagne de cartographie et le tracé des fronts.

Francis Goussard pour m'avoir transmis ses connaissances inégalables sur la processionnaire du pin. Je le remercie ainsi que Patrick Pineau et Jacques Garcia pour toutes les expériences de terrain, notamment le greffage des nids, l'étude de la diapause et la cartographie du front. Je remercie également les propriétaires forestiers qui nous ont autorisé à implanter notre dispositif expérimental sur une de leurs parcelles.

J'exprime toute ma reconnaissance à Daniel Sauvard pour son assistance dans la gestion du scénario climatique et dans les problèmes informatiques que j'ai pu rencontrer.

J'adresse tous mes remerciements à Laurence Bouhot-Delduc pour m'avoir si bien préparé les données du réseau de surveillance de la processionnaire du pin et pour m'avoir exposé ses travaux. Je remercie également Guy Démolin ainsi que Jean-Claude Martin pour le soutien qu'ils m'ont apporté.

Je remercie particulièrement Lionel Roques pour ses conseils et la relecture de la partie mathématique de mon mémoire.

Je tiens aussi à remercier l'ensemble du personnel de l'unité de Zoologie Forestière pour leur soutien, en particulier Sophie Delamaire et Emmanuelle Magnoux qui ont relu ce mémoire. Merci à Paul Romary d'avoir été là pour tous les problèmes techniques et la reliure de ce mémoire.

Merci à Jean-Paul Raimbault d'avoir été à mes côtés et de m'avoir encouragée tout au long de ma thèse.

Et un immense merci à ma plus fervente supportrice depuis tant d'années, sans qui ce travail n'aurait jamais pu avoir lieu : ma mère.

Ce travail est emprunt d'une motivation supplémentaire, celle d'honorer la mémoire de mon père.

Remerciements

Je remercie la Région Centre et l'Union Européenne qui ont soutenu ces recherches à travers les contrats suivants :

- contrat financé par la communauté européenne de 2002 à 2005, « Global change and pine processionary moth : a new challenge for integrated pest management » (PROMOTH, <http://www.daapv.unipd.it/promoth/>) impliquant plusieurs équipes européennes (France, Italie, Autriche, Portugal, Israël, Grèce, Suède).
- contrat financé par la Région Centre de 2003 à 2005, « Incidence du Réchauffement climatique sur l'impact économique et sanitaire de la processionnaire du pin : étude de l'évolution génétique des populations françaises et modélisation des processus de colonisation spatio-temporelle en Région Centre ».
- contrat financé par la communauté européenne de 2004 à 2007, « Assessing LARge-scale environmental Risks with tested Methods » (ALARM, <http://www.alarmproject.net/alarm/>) impliquant 53 équipes européennes. Le but de ce contrat est d'évaluer l'impact de diverses perturbations sur la biodiversité.

Je remercie également le Département de la Santé des Forêts pour m'avoir transmis les données du réseau de surveillance de la processionnaire du pin ainsi que Météo-France pour m'avoir fourni le scénario climatique Arpège-Climat.

Résumé

Les équations aux dérivées partielles, et plus généralement la modélisation mathématique, se sont récemment ouvertes à de nombreuses applications en biologie. La progression d'espèces invasives et la réponse des espèces animales et végétales face au changement climatique amènent à développer actuellement des modèles mathématiques dans ce domaine de l'écologie. De telles études sont caractérisées par l'interdisciplinarité des recherches.

Dans ce mémoire, nous présentons la modélisation de la dynamique spatio-temporelle d'une population sous influence du changement climatique. Nous prenons comme exemple la chenille processionnaire du pin, un insecte défoliateur progressant vers le nord et en altitude dans la plupart des pays méditerranéens où il est présent. Cette progression est le résultat conjoint d'une capacité de dispersion et d'une modification significative du potentiel d'établissement des populations migrantes consécutivement au changement climatique.

Grâce au modèle de Ricker avec retard, nous montrons que la période du cycle de pullulation est de 6 ans et que les conditions climatiques peuvent être responsables de la perturbation de ce cycle dans les zones nouvellement colonisées. Mais le volet principal de cette thèse concerne l'aspect spatial de la dynamique et l'impact du climat sur la progression de l'insecte vers le nord. Nous avons mis en place un dispositif expérimental de terrain pour comprendre le rôle des conditions climatiques sur les capacités d'alimentation des chenilles et sur leur survie. La modélisation de ce mécanisme dans la zone d'expansion vers le Bassin-Parisien nous permet de mettre en évidence l'existence d'une zone défavorable à l'alimentation des chenilles qui aurait pu limiter la progression de l'insecte dans le passé. Les conditions se sont ensuite nettement améliorées dans toute la zone d'étude, laissant place à une progression rapide de la population. Le modèle finalement développé dans cette thèse couple à la fois le modèle de croissance, cette contrainte climatique et un modèle de diffusion afin de décrire précisément la dynamique d'expansion. Il tient également compte de la répartition des pins, facteur clé dans la progression de l'insecte.

Après avoir construit ce modèle sur une zone d'expansion relativement restreinte entre Orléans et Paris, nous le validons à une plus large échelle et nous testons les hypothèses émises jusqu'à présent. Nous montrons que le réchauffement climatique est véritablement à l'origine de cette expansion, même si l'hétérogénéité du milieu joue un rôle fondamental dans la vitesse de progression. Les zones de forte densité en pins sont nettement moins attaquées que les autres suggérant un contournement des massifs forestiers alors que les zones de faible densité ne sembleraient pas faire obstacle à la progression. Le coefficient de diffusion est estimé a posteriori grâce au modèle et nous montrons ainsi que le papillon femelle pourrait avoir une capacité de vol de l'ordre de 3km. Nous donnons ensuite un scénario possible de l'évolution de la progression de l'insecte pour les prochaines années : la processionnaire du pin devrait atteindre Paris dans les années 2020 si aucun moyen de lutte n'est déployé.

Cette approche revêt un caractère multidisciplinaire qui en fait son originalité. Ce modèle pourrait s'étendre à toute espèce invasive en expansion sous influence du changement climatique.

Mots clés

changement climatique – dynamique spatio-temporelle – enveloppe bioclimatique – expansion de l'aire de distribution – modèle de réaction-diffusion – modèle de Ricker avec retard – population – *Thaumetopoea pityocampa*

Abstract

The use of partial differential equations, and more generally mathematical modelling, has recently increased in biological problems. Mathematical modelling is essential in ecology to study the propagation of invasive species and the impact of climate warming on animal and plant species. Such studies are characterised by the interdisciplinarity of the research.

In this report, we show the modelling of a spatio-temporal dynamic of a population responding to the climate change. We take the example of the pine processionary moth which is a forest pest shifting northward and in higher elevation in Mediterranean countries. This expansion is the result of a natural dispersal and a significant increase of its potential of establishment due to the climate change.

A delayed Ricker model allows to prove that the outbreak cycle is 6-year periodic and that climatic conditions could disturb this cycle in recently colonized areas. However, the main part of this report deals with the spatial dynamics and the impact of climate warming on the northward expansion of this population. A field experiment allowed to understand the role of climatic conditions in the larval feeding activity, and so, in the larvae survival. When we model this mechanism on the range expansion toward the Paris Basin, we detect a stripe particularly unfavourable for the larval feeding, which may have constrained the insect distribution in the past. To date, conditions are clearly better on the whole study area, and now propagation is not restricted any more. The final model developed in this thesis combines the previous growth model, this climatic constraint and a diffusion model in order to describe effectively the expansion dynamics. It takes also into account the pines distribution which is a driven factor in the process of expansion of the population.

We adjust this model to the local range expansion area from Orléans to Paris, then we validate the model at a large scale and we test hypothesis made up to now. We prove that climate warming is really involved in the population expansion even if the medium heterogeneity plays a fundamental role in the speed of expansion. The population probably circumvents forest areas because high densities of pines are clearly less colonized than low densities. Moreover low densities of pines do not seem to stop the propagation. The diffusion coefficient is estimated a posteriori by the model and we find that the flying capacity of a female moth is roughly 3 km. Finally we give a possible scenario for the next years: the pine processionary moth may reach Paris in the 2020s if no nothing is done to slow its spread.

This original multidisciplinary approach could be applied to any invasive species expanding its geographical range in relation with the climate change.

Key words

bioclimatic envelope – climate change – delayed Ricker model – expansion of the range distribution area – population – reaction-diffusion model – spatio-temporal dynamics – *Thaumetopoea pityocampa*

PARTIE I : INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. Contexte scientifique.....	p.2
1.1 Développement des biomathématiques	p.2
1.2 Dynamique spatio-temporelle des populations	p.3
1.2.1 Dynamique temporelle	p.3
1.2.2 Invasions biologiques	p.4
1.2.3 Effets du changement climatique	p.5
2. Objectifs généraux	p.7

PARTIE II : APPROCHE MATHÉMATIQUE

1. Dynamique temporelle	p.10
1.1 Outils mathématiques pour l'analyse des séries temporelles	p.10
1.1.1 Fonction d'auto-corrélation (ACF)	p.10
1.1.2 Fonction d'auto-corrélation partielle (PACF)	p.10
1.1.3 Analyse spectrale	p.11
1.2 Modèles de croissance	p.12
1.3 Méthode d'estimation des paramètres	p.17
2. Dynamique spatio-temporelle	p.19
2.1 Introduction au modèle de diffusion	p.19
2.1.1 Présentation du modèle de réaction-diffusion	p.19
2.1.2 Diffusion en milieu hétérogène	p.22
2.1.3 Dispersion à longue distance	p.25
2.1.4 Application récente en écologie : exemple de <i>Megastigmus schimitscheki</i>	p.28
2.1.5 Application récente en écologie : exemple de <i>Cameraria ohridella</i>	p.28
2.2 Introduction au modèle de type enveloppe bioclimatique	p.29
2.2.1 Définition d'une enveloppe bioclimatique	p.29
2.2.2 Description de la discrimination	p.30
2.2.3 Description du krigeage	p.30
2.3 Modèles couplant une croissance cyclique à la dispersion	p.32
3. Modèle global de progression de la chenille processionnaire du pin	p.33
3.1 Description du modèle	p.33
3.2 Analyse du schéma numérique de l'équation de diffusion	p.35

PARTIE III : APPLICATION À LA CHENILLE PROCESSIONNAIRE DU PIN

1. Présentation du modèle biologique	p.40
1.1 Problématique scientifique	p.40
1.2 Nuisance de la processionnaire du pin	p.41
1.3 Biologie de la processionnaire du pin	p.42
2. Objectifs précis de la modélisation	p.43
3. Modélisation de la dynamique spatio-temporelle de la processionnaire du pin	p.44
<u>Chapitre 1</u> : Mathematical evidence of an outbreak periodicity in populations of pine processionary moth (<i>Thaumetopoea pityocampa</i> L.) in France	p.47
Présentation de la publication	p.49
Publication	p.51
<u>Chapitre 2</u> : Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures	p.77
Présentation de la publication	p.79
Publication	p.81
<u>Chapitre 3</u> : Modelling the effects of climate change on the pine processionary moth (<i>Thaumetopoea pityocampa</i> L.) expansion in France	p.107
Présentation de la publication	p.109
Publication	p.111
<u>Chapitre 4</u> : A northward expansion driven by climate warming and diffusion ...	p.137
Présentation de la publication	p.139
Publication	p.141

**PARTIE IV : VALIDATION ET INTERPRÉTATION DU MODÈLE
À PLUS LARGE ÉCHELLE**

1. Introduction	p.172
2. Application du modèle à grande échelle	p.173
3. Interprétation des résultats	p.179
4. Tests numériques	p.181
4.1 Température seuil de 3.3°C	p.181
4.2 Facteurs climatiques perturbant le cycle de pullulation	p.182
4.3 Importance de l'hétérogénéité du milieu	p.184
4.4 Effet de la densité des pins sur le coefficient de diffusion	p.185
5. Prévisions de l'expansion à l'aide d'un scénario climatique	p.186
5.1 Vitesse de progression	p.186
5.2 Prévision de l'expansion	p.187
5.3 Prise en compte de la population isolée à l'est de Paris	p.191
6. Perspectives	p.192

PARTIE V : DISCUSSION GÉNÉRALE

1. Robustesse de la variable « densité de nids »	p.196
2. Dynamique temporelle	p.196
3. Intérêt du modèle d'expansion	p.196
3.1 Modèles couplés : croissance et diffusion	p.196
3.2 Modèles couplés : diffusion et climat	p.197
4. Degré de confiance du modèle	p.197
5. Généralisation à d'autres zones d'expansion	p.198
5.1 Généralisation à l'expansion altitudinale	p.198
5.2 Généralisation aux pays du sud-est de l'Europe	p.198
5.3 Généralisation à l'Afrique du Nord	p.199
6. Synthèse comparative	p.199
Conclusion	p.201
Références bibliographiques	p.203

Avant-propos

Cette thèse a été réalisée dans le cadre d'un poste d'Attaché Scientifique Contractuel proposé par l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) sur concours en 2002.

L'originalité de cette thèse repose sur sa pluridisciplinarité : elle est à la frontière des mathématiques et de l'écologie. Elle a été co-encadrée par le Professeur Henri Berestycki, directeur du Centre d'Analyse et de Mathématique Sociales à l'École des Hautes Études en Sciences Sociales (EHESS, Paris) et par le Docteur Alain Roques, directeur de recherches, directeur de la station de Zoologie Forestière à l'INRA d'Orléans.

Ce travail fait l'objet de quatre publications présentées dans la partie III:

- (1) Robinet C & Roques A. Mathematical evidence of an outbreak periodicity in populations of pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* L.) in France. Article soumis à *Population Ecology*.
- (2) Battisti A, Stastny M, Netherer S, Robinet C, Schopf A, Roques A & Larsson S (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. Article publié dans *Ecological Applications*.
- (3) Robinet C, Baier P, Pennerstorfer J, Schopf A & Roques A. Modelling the effects of climate change on the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* L.) expansion in France. Article en préparation, *Global Ecology and Biogeography*.
- (4) Robinet C & Roques A. A northward expansion driven by climate warming and diffusion. Article en préparation.

Partie I

Introduction générale

Sommaire

1. Contexte scientifique.....	p.2
1.1 Développement des biomathématiques	p.2
1.2 Dynamique spatio-temporelle des populations	p.3
1.2.1 Dynamique temporelle	p.3
1.2.2 Invasions biologiques	p.4
1.2.3 Effets du changement climatique	p.5
2. Objectifs généraux	p.7

1. Contexte scientifique

1.1 Développement des biomathématiques

Les travaux de Newton et de Leibniz au XVII^{ème} siècle sur le calcul des variations infinitésimales ont permis de poser, deux siècles plus tard, les bases du calcul différentiel. Suite à ces travaux, l'étude des équations aux dérivées partielles n'a cessé de se développer, avec notamment l'introduction de notions telles que les espaces de Sobolev. Cette étude s'attache principalement à montrer l'existence et l'unicité de la solution au problème posé.

Cet outil mathématique, à l'origine des premiers modèles spatialisés, est très convoité pour modéliser de nombreux phénomènes en physique, comme l'équation de la chaleur ou l'équation de propagation des ondes sonores et des ondes électromagnétiques. La complexité des phénomènes modélisés amène souvent à considérer des équations aux dérivées partielles non linéaires avec, éventuellement, l'ajout de termes stochastiques. Pour trouver la solution de telles équations, nous avons alors recours à l'analyse numérique à travers la discrétisation et à la résolution numérique du problème. L'utilisation de ces méthodes est particulièrement pertinente depuis l'essor de l'informatique au XX^{ème} siècle et ce domaine mathématique a pu déboucher sur une multitude d'applications (par exemple en aéronautique et en prévision météorologique). Toutefois, les simulations numériques seules ne suffisent pas : l'analyse mathématique du problème est indispensable pour contrôler le comportement du système.

« Le mathématicien pur qui oublierait l'existence du monde extérieur, serait semblable à un peintre qui saurait harmonieusement combiner les couleurs et les formes, mais à qui les modèles feraient défaut. Sa puissance créatrice serait bientôt tarie. »
Henri Poincaré, La valeur de la science.

Le modèle de **réaction-diffusion** est une branche des équations aux dérivées partielles qui combine l'évolution de la densité d'individus à la fois dans le temps et dans l'espace afin de décrire les phénomènes de propagation. Au-delà des phénomènes physiques ou chimiques, la modélisation mathématique s'est récemment intéressée aux problèmes de la biologie tant en médecine et en génétique qu'en écologie. Jusqu'alors la biologie n'offrait pas suffisamment d'informations quantitatives pour pouvoir décrire les variations spatiales ou temporelles.

La complexité des phénomènes biologiques observés impose une telle synergie entre les deux disciplines qu'une nouvelle science, appelée **biomathématiques** ou biologie mathématique, est récemment apparue. Elle connaît actuellement un développement spectaculaire. L'écologie des populations est à l'origine même de l'écologie mathématique. Le premier modèle développé dans ce contexte est le modèle proie-prédateur de Lotka (1924) et Volterra (1926). Il décrivait pour la première fois l'interaction simultanée entre deux espèces sous forme d'équations différentielles non linéaires.

La modélisation mathématique de la propagation d'espèces invasives a véritablement débuté en 1951 lorsque Skellam a découvert que le front de propagation avançait à vitesse constante. Ce modèle de diffusion combiné avec la croissance de la population a montré tout son intérêt au fil des applications : il permet notamment de prévoir quelles seraient les espèces susceptibles d'envahir le territoire, les habitats les plus propices à être envahis, la rapidité de la progression s'il y a invasion ainsi que l'impact sur les espèces autochtones (Shigesada & Kawasaki 1997). Les thèmes de recherche liés aux invasions sont donc communs aux mathématiques et à l'écologie. Depuis quelques années, ce domaine connaît un essor fabuleux, notamment à travers la généralisation des résultats en milieu homogène au cas plus

réaliste d'un milieu hétérogène. En effet, les recherches se tournent actuellement vers l'étude de la propagation dans un tel milieu, principalement périodique, et plus précisément vers la structuration spatiale des populations et l'effet de l'hétérogénéité sur la persistance de l'espèce.

Mais qu'est-ce qu'une **population** ? C'est un groupe d'individus de la même espèce qui vivent ensemble sur un territoire suffisamment grand pour permettre un comportement normal de dispersion et de migration mais dans lequel les variations du niveau de population sont principalement attribuées aux naissances et aux morts (Berryman & Turchin 2001). Le terme d'**espèce** désigne un groupe d'êtres vivants semblables par leur aspect, leur habitat et féconds entre eux.

1.2 Dynamique spatio-temporelle des populations

1.2.1 Dynamique temporelle

La modélisation de la dynamique temporelle d'une population remonte à la fin du XIX^{ième} siècle avec les travaux du pasteur anglican Malthus. Elle a pour but de comprendre les fluctuations numériques des populations, les processus de régulation et les mécanismes responsables des pullulations.

Ces recherches s'avèrent particulièrement pertinentes en terme de prévision chez les insectes forestiers car leur niveau de population montre d'importantes fluctuations numériques. La phase de latence est caractérisée par des fluctuations de faible amplitude qui se maintiennent toujours en dessous du seuil de tolérance du milieu, tandis qu'elles dépassent ce seuil de façon rare et aléatoire (type éruptif) ou de façon périodique (type cyclique) lors d'une phase de pullulation, encore appelée gradation (Dajos 1998). Différents mécanismes ont été suggérés pour expliquer cette tendance à la cyclicité. Des facteurs densité-dépendants comme la réaction de l'arbre hôte et la réponse des ennemis naturels sont principalement évoqués. Mais des facteurs exogènes tels que les conditions climatiques peuvent également être impliqués dans la dynamique. Ces facteurs pourraient, par exemple, être responsables de la fluctuation de *Epirrita autumnata* sur une période de 9 à 10 ans au nord-ouest de l'Europe (Ruohomäki *et al.* 2000). D'autres mécanismes plus complexes peuvent également expliquer les cycles de gradation. D'après Liebhold *et al.* (2000), la dynamique temporelle du bombyx disparate, *Lymantria dispar* L., serait le résultat d'une interaction complexe avec ses prédateurs et la fructification des chênes (ressource principale de ses prédateurs). Par ailleurs, Bjornstad *et al.* (2002) ont montré que le déplacement du pic de pullulation de la tordeuse du Mélèze, *Zeirapheira diniana* Gn., le long de l'arc alpin était du à la progression d'un front généré par un processus de réaction-diffusion et une relation trophique. Les raisons de ces gradations spatio-temporelles sont encore loin d'être élucidées.

On se propose donc d'apporter de nouveaux éléments de réponse en étudiant le cycle de gradation de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., un autre insecte défoliateur. La périodicité de son cycle de pullulation serait d'environ 6 ans (Abgrall 2001), mais cela n'a jamais été formellement démontré.

D'autres questions scientifiques se posent actuellement en écologie, rendant incontournable la prise en compte de la dimension spatiale et le développement de modèles de type réaction-diffusion ou enveloppe bioclimatique. En effet, nous sommes confrontés à deux problématiques majeures :

- l'invasion croissante d'espèces exotiques,
- l'impact du réchauffement climatique sur les écosystèmes.

1.2.2 Invasions biologiques

Les échanges devenant de plus en plus intenses entre les pays, le risque d'introduction de ces espèces est de plus en plus élevé, comme en témoignent les découvertes :

- de la chrysomèle du maïs, *Diabrotica virgifera virgifera*, en 2002 près des aéroports parisiens (Direction Générale de l'Alimentation 2002),
- du capricorne asiatique, *Anaplophora glabripennis*, à Gien en 2002 et à Saint-Anne-sur Brivet près de Nantes en 2004 (DSF 2004b),
- l'invasion fulgurante de la France par la mineuse du marronnier d'Inde, *Cameraria orchidella*, ces dernières années (Guichard & Augustin 2002).

On parle d'**invasion biologique** lorsqu'une espèce est introduite sous l'effet direct ou indirect de l'homme dans une zone qui ne fait pas partie de son aire naturelle de distribution. Ces espèces exotiques sont souvent introduites de manière accidentelle comme l'invasion en Amérique du Nord et en Europe du capricorne asiatique, probablement transporté dans les palettes de bois en provenance de Chine (Auclair *et al.* 2005). Une fois introduites, ces espèces peuvent se propager naturellement et causer des dégâts considérables comme le bombyx disparate, *Lymantria dispar*, introduit aux Etats-Unis vers 1868 (Liebhold *et al.* 1989) ou la progression de la mineuse du marronnier d'Inde depuis l'Europe Centrale (Sefrova & Lastuvka 2001). On dit qu'une population est **en expansion**, comme dans le cas de la chenille processionnaire du pin, lorsque l'espèce est native et que son aire de répartition s'étend.

En écologie, le terme de **front** est utilisé pour faire référence à la limite de l'aire de distribution et le terme de **cœur** pour faire référence aux zones dans lesquelles la population est historiquement implantée.

La progression d'une population invasive bien établie ou d'une population en expansion a lieu lorsque les individus tendent à partir, par exemple, du fait d'une densité d'individus trop forte et de la détérioration de leur habitat (manque de ressource). Lorsque ces déplacements se produisent sur une grande échelle de temps, on observe un changement dans la distribution géographique des espèces. On distingue **trois grands types de dispersion** (Shigesada & Kawasaki 1997) :

- type 1 : les individus se dispersent à courte distance. La progression est alors linéaire avec le temps.
- type 2 : les individus se dispersent à la périphérie de leur source, mais aussi beaucoup plus loin jusqu'à former leur propre colonie, indépendante de leur source. Ces colonies satellites ainsi que la colonie source grossissent et finissent par se fondre. L'expansion est d'abord très lente puis elle est suivie d'une progression linéaire très forte.
- type 3 : les individus se dispersent sur de longues distances et les populations satellites sont indépendantes de la colonie source. La vitesse d'expansion ne cesse d'augmenter avec le temps, par conséquent, la courbe de progression est de forme convexe.

Les avancées récentes dans le domaine des équations de réaction-diffusion en milieu hétérogène offrent donc l'opportunité d'étudier simultanément le problème mathématique de l'invasion biologique et les cas réellement observés, de plus en plus nombreux. La modélisation de la progression de ces espèces invasives permet alors de mieux comprendre son mécanisme et de déterminer la meilleure stratégie de lutte. L'étude mathématique de la progression de *Lymantria dispar* en Amérique du Nord a, par exemple, conclu que l'insecte progressait à courte distance mais également à longue distance. Un modèle de diffusion stratifiée a permis de montrer un ralentissement de la progression dans le cas d'une zone barrière en amont du front de propagation, suggérant ainsi un moyen efficace de ralentir l'invasion (Sharov & Liebhold 1998).

1.2.3 Effets du réchauffement climatique

La Terre s'est réchauffée de 0.6°C au cours du siècle dernier à une vitesse jamais observée auparavant. Pourtant nous ne sommes probablement qu'au tout début de cette phase de réchauffement climatique car, d'après les différents scénarii (IPCC 2001), nous devons nous attendre à une hausse des températures moyennes de l'ordre de 1.4 à 5.8°C pour la fin de ce siècle. Ce réchauffement n'est pas uniforme : les régions polaires et les régions montagneuses sont les plus touchées. L'Europe devrait également enregistrer un réchauffement supérieur à la moyenne. On prévoit, en effet, une hausse des températures de l'ordre de 2.0-6.3°C d'ici 2100 (EEA 2004).

Certains signes nous donnent déjà une indication sur l'ampleur des perturbations engendrées. L'effet de ce changement climatique se manifeste sous plusieurs formes au sein des espèces animales et végétales:

- **effets sur la physiologie** : l'augmentation de la température et de la concentration en CO₂ accélère la croissance des plantes et des arbres (Hughes 2000);
- **effets sur les aires de distribution** : en Europe, certaines espèces de papillons se sont déplacées de 35 à 240 km vers le Nord en un siècle (Parmesan *et al.* 1999) et durant cette période les isothermes se sont déplacées de 120 km vers le Nord (Watson *et al.* 1998) ;
- **effets sur la phénologie** : le développement est de plus en plus rapide, la floraison, la fructification, les vendanges, la nidification, les migrations sont de plus en plus précoces (Hughes 2000, Root *et al.* 2003, Chuine *et al.* 2004), et une désynchronisation phénologique pourrait apparaître au sein des écosystèmes ;
- **adaptation et effets sur la biodiversité** : les espèces ayant plusieurs générations par an et un taux de croissance élevé (Hughes 2000) ainsi que les espèces ayant une forte mobilité ont plus de chances de survivre et de s'adapter à leurs nouvelles conditions.

Même si les changements sont encore peu visibles, la modélisation peut nous permettre de comprendre quelles sont ou seront les réponses des espèces animales et végétales (notamment leur déplacement) et de prévoir également l'ampleur de ces changements.

Prouver l'impact du climat sur telle ou telle espèce s'avère très délicat du fait de l'oscillation naturelle des conditions climatiques et de la grande variabilité de la réponse biologique. Le réchauffement climatique est une tendance enregistrée dès le début de l'ère industrielle. Pour détecter son impact, il est impératif de se placer sur une grande échelle de temps. On estime en effet qu'une moyenne climatique est représentative à partir d'une période d'environ 30 ans (Cloppet 2002). Or, le suivi des espèces sur de telles périodes est assez rare

et les changements observés ne sont pas flagrants. Les espèces vivant à de faibles latitudes auraient tendance à se déplacer ou progresser vers les pôles alors que les autres verraient leur territoire se restreindre au risque de disparaître. Mais aucune de ces réponses n'est systématique : le monde du vivant est caractérisé par sa variabilité biologique. Par conséquent, on ne peut espérer trouver un mécanisme précis ou une loi universelle, et la modélisation de ces phénomènes en est d'autant plus délicate. Comme le précisait Parmesan & Yohe (2003), il est donc nécessaire de prendre en compte les détails et les preuves indirectes pour pouvoir démontrer l'existence d'impacts aussi minimes soient-ils mais significatifs.

Les modèles couramment utilisés pour évaluer l'impact du changement climatique sur l'aire de distribution des espèces sont de type enveloppe bioclimatique. Le principe de ce modèle repose sur l'identification des contraintes climatiques propres à chaque espèce. La projection spatiale de ce seuil de tolérance caractérise les zones où l'espèce aurait les capacités de s'établir. En faisant varier le climat, nous observons les changements engendrés sur l'aire de distribution potentielle de chaque espèce. Ce modèle a mis en évidence la vulnérabilité d'un grand nombre d'espèces de papillons en Australie face au changement climatique (Beaumont & Hughes 2002). Parmi eux, se trouvent pourtant des papillons montrant une grande tolérance climatique.

L'aire de distribution potentielle de chaque espèce peut se contracter, s'étendre ou se déplacer selon l'évolution du climat et selon les capacités de migration ou d'adaptation de l'espèce. Mais au-delà des perturbations intra-spécifiques, l'impact global sur la structure des communautés et sur l'équilibre des écosystèmes est un élément clé qui reste encore très difficile à estimer. À cela, vient s'ajouter la fragmentation des niches écologiques due à l'urbanisation qui est clairement défavorable à la survie des populations.

Bien que le réchauffement climatique fasse craindre à l'extinction de certaines espèces, il peut être responsable de l'expansion d'autres espèces. Cette expansion est préoccupante lorsqu'il s'agit d'espèces nuisibles, comme dans le cas de la chenille processionnaire du pin. On peut également se demander si ce changement à l'avantage d'insectes défoliateurs et plus généralement d'herbivores et de pathogènes ne pourrait pas avoir de répercussion significative sur les forêts et finalement sur le climat lui-même et ainsi accélérer le processus de réchauffement (Ayles & Lombardero 2000).

Les problématiques des invasions biologiques et du changement climatique ne sont pas complètement dissociées : le climat du pays dans lequel l'espèce est introduite est déterminant dans le potentiel d'établissement de la population. L'installation durable d'espèces invasives exotiques pourrait ainsi être favorisée par le réchauffement climatique comme c'est le cas pour les fourmis d'Argentine, *Linepithema humile*, dans les pays de climat méditerranéen (Dukes & Mooney 1999).

C'est dans ce contexte que la modélisation spatio-temporelle en dynamique des populations est devenue un outil particulièrement précieux pour apporter des réponses scientifiques rigoureuses. Le développement de modèles constitue un enjeu primordial dans la problématique actuelle de l'écologie.

2. Objectifs généraux

Les travaux présentés dans ce mémoire ont comme objectif principal de montrer l'importance des modèles de diffusion dans la compréhension de phénomènes biologiques tels que la modification des aires de distribution d'insectes ou d'autres organismes en lien direct ou indirect avec des changements d'origine anthropique.

Cette thèse de mathématiques appliquées consiste à développer une modélisation de la dynamique spatio-temporelle d'une population de ravageur sous influence du changement climatique. Nous proposons donc de mettre en œuvre les outils mathématiques les plus performants en dynamique des populations pour comprendre le rôle du changement climatique dans la progression d'un insecte forestier défoliateur, la chenille processionnaire du pin, et prévoir l'étendue de sa progression. Cette espèce est un très bon modèle d'étude car :

- i) les individus de cette population sont particulièrement sensibles au climat car ils effectuent leur développement larvaire durant l'hiver. Par conséquent, le changement climatique est susceptible d'entraîner d'importantes répercussions sur cette population, d'un intérêt scientifique majeur ;
- ii) les chenilles processionnaires du pin sont grégaires et l'observation de leur nid facilite le suivi de l'expansion.

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'une étude intégrée, développée au cours du projet européen PROMOTH, dans lequel les caractéristiques génétiques et physiologiques de l'insecte sont également analysées.

Il nous a semblé judicieux de séparer en deux parties distinctes l'approche mathématique et l'étude de la dynamique de la chenille processionnaire du pin.

La partie II de cette thèse est donc exclusivement consacrée à la description des outils mathématiques utilisés, des modèles mathématiques couramment utilisés en dynamique des populations et du modèle global développé au cours de cette thèse. Dans ce cadre, nous expliquons le choix que nous avons fait pour construire notre modèle.

Comme de nombreux insectes forestiers, la processionnaire du pin a un cycle de pullulation assez régulier. Il s'agit donc de trouver un modèle de croissance qui retranscrive cette caractéristique et qui pourrait, de surcroît, prouver et expliquer cette périodicité. D'autre part, nous considérons que la dynamique spatiale de l'insecte est régie à la fois par un phénomène de dispersion naturelle et par une contrainte climatique en cours d'évolution. Par conséquent, nous présentons les modèles généralement employés pour étudier ces phénomènes : les modèles de réaction-diffusion et les modèles bioclimatiques.

La modélisation de l'expansion proprement dite, et de manière plus générale, l'étude de la dynamique de la processionnaire du pin est présentée dans la partie III. Après la description du problème spécifique de la processionnaire, cette partie s'articule autour de 4 chapitres, chacun d'entre eux correspondant à une publication (acceptée, soumise ou en préparation). La validation de ce modèle global à plus large échelle fait l'objet de la partie IV.

L'objectif est de modéliser la dynamique même d'expansion de la processionnaire du pin en combinant un modèle de croissance, une contrainte climatique et un processus de dispersion (partie III, chapitre 4) afin de comprendre le mécanisme d'expansion, et plus précisément :

- de prouver ou rejeter les hypothèses faites jusqu'à présent, concernant :
 - le rôle du changement climatique dans l'expansion de la population,
 - l'importance de la répartition spatiale des pins sur la progression (par exemple : le rôle défavorable des forêts),
 - les voies de colonisation,
 - la capacité de dispersion des individus (considérée comme très faible);
- de montrer l'existence d'autres mécanismes, en testant par exemple :
 - le rôle de l'hétérogénéité du milieu dans la dynamique d'expansion,
 - l'effet de la diapause prolongée sur la progression de la population ;
- de prévoir l'évolution de la progression de la population dans les prochaines années en s'appuyant sur le scénario climatique Arpège-Climat de Météo-France.

L'ensemble de ces travaux s'appuie sur des modèles mathématiques, sur la biologie de l'insecte, sur la cartographie de l'expansion, sur les données biologiques disponibles et sur les résultats des expériences conduites au cours de cette thèse. Nous sommes amenés à considérer également les données climatiques de Météo-France ainsi que la répartition spatiale de la densité des pins, données forestières fournies par l'Inventaire Forestier National (I.F.N.).

À travers l'exemple de la processionnaire du pin, cette étude a une portée beaucoup plus générale. Elle montre comment plusieurs modèles peuvent être couplés pour tirer bénéfice de chacun d'entre eux. Le modèle bioclimatique généralement utilisé pour évaluer l'impact du changement climatique sur la distribution des espèces a l'inconvénient d'ignorer la dynamique même d'expansion des populations. Mais cet aspect de propagation est décrit de manière remarquable par les modèles de type réaction-diffusion. L'association de ces deux types de modèles pourrait apporter une meilleure description des phénomènes d'expansion chez les espèces invasives sous influence du changement climatique ou de tout autre perturbation d'origine anthropique.

Partie II

Approche mathématique

Sommaire

1. Dynamique temporelle	p.10
1.1 Outils mathématiques pour l'analyse des séries temporelles	p.10
1.1.1 Fonction d'auto-corrélation (ACF)	p.10
1.1.2 Fonction d'auto-corrélation partielle (PACF)	p.10
1.1.3 Analyse spectrale	p.11
1.2 Modèles de croissance	p.12
1.3 Méthode d'estimation des paramètres	p.17
2. Dynamique spatio-temporelle	p.19
2.1 Introduction au modèle de diffusion	p.19
2.1.1 Présentation du modèle de réaction-diffusion	p.19
2.1.2 Diffusion en milieu hétérogène	p.22
2.1.3 Dispersion à longue distance	p.25
2.1.4 Application récente en écologie : exemple de <i>Megastigmus schimitscheki</i>	p.28
2.1.5 Application récente en écologie : exemple de <i>Cameraria ohridella</i>	p.28
2.2 Introduction au modèle de type enveloppe bioclimatique	p.29
2.2.1 Définition d'une enveloppe bioclimatique	p.29
2.2.2 Description de la discrimination	p.30
2.2.3 Description du krigeage	p.30
2.3 Modèles couplant une croissance cyclique à la dispersion	p.32
3. Modèle global de progression de la chenille processionnaire du pin	p.33
3.1 Description du modèle	p.33
3.2 Analyse du schéma numérique de l'équation de diffusion	p.35

La modélisation en biologie, et plus précisément en dynamique des populations, a débuté tardivement comparée à la modélisation en sciences physiques. Les raisons d'un tel retard s'expliquent par la complexité à quantifier les observations biologiques et par la grande variabilité des réponses à une même cause. Chaque population, faisant partie d'un écosystème, interagit avec son milieu mais également avec d'autres populations par le biais de la compétition, de la symbiose ou d'une relation trophique. La modélisation doit donc trouver un compromis entre la complexité des phénomènes biologiques observés et les modèles mathématiquement exploitables afin de mettre en évidence des mécanismes importants et généraux et apporter des éléments de réponse cohérents aux problèmes d'écologie.

Nous proposons dans cette partie de faire une étude bibliographique non exhaustive des principaux modèles en dynamique des populations. Cette étude préalable est indispensable pour pouvoir ensuite sélectionner les modèles les plus pertinents dans le cas de la dynamique de la chenille processionnaire du pin en fonction des données disponibles et utilisables. Nous présentons également les outils statistiques utilisés ainsi que le modèle complet développé dans le cadre de cette thèse.

1. Dynamique temporelle

La démographie des populations humaines et animales a toujours fasciné les biologistes. Le premier modèle mathématique a été construit en 1798 par Malthus pour décrire la dynamique de la population américaine. Depuis, d'autres modèles plus complexes ont été élaborés en tenant compte par exemple de l'âge des individus, du délai de maturation ou de facteurs exogènes. De nos jours, des outils statistiques et mathématiques ont été développés afin de traiter les données temporelles. Grâce à ces outils, décrits ci-dessous, nous pouvons sélectionner les modèles les plus judicieux.

1.1 Outils mathématiques pour l'analyse des séries temporelles

La première question qui se pose est de comprendre comment évolue le niveau de population dans le temps. Avant même de chercher les causes d'une telle évolution, il est nécessaire de caractériser les fluctuations numériques de la population. À travers les outils mathématiques suivants, nous allons donc chercher des indications sur une éventuelle périodicité. Dans ce paragraphe, nous serons amenés à considérer le niveau de population observé (notée N , H ou P) ou bien la transformation $\ln(N+1)$ à laquelle la tendance linéaire est soustraite (notée x ou y) afin d'éliminer le bruit du à l'augmentation ou la diminution de la population sur le long terme.

1.1.1 Fonction d'auto-corrélation (ACF)

L'ACF est utilisée pour tester si les niveaux de population successifs sont aléatoires ou si, au contraire, ils suivent une fluctuation périodique (Box and Jenkins 1976). Soit $\{x_i\}_{i=1..n}$ une série temporelle, alors nous calculons la corrélation entre cette série et sa version décalée de différents pas de temps. Pour n (la longueur de la série) assez grand, le coefficient d'auto-corrélation entre les observations séparées de k pas de temps est estimé par l'expression suivante :

$$r_k = \frac{\sum_{i=1}^{n-k} (x_i - \bar{x})(x_{i+k} - \bar{y})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \quad \text{Eq. 1}$$

La période k est dite significative lorsque le coefficient r_k est supérieur à $2/\sqrt{n}$ ou lorsque r_k est inférieur à $-2/\sqrt{n}$, avec k' la période la plus proche de $k/2$ (critère de Bartlett). Le corrélogramme représente ces coefficients d'auto-corrélation en fonction des différents pas de temps de décalage. Une oscillation amortie de cette courbe indique souvent un phénomène de densité-dépendance avec retard (Turchin 1990, Williams and Liebhold 2000).

1.1.2 Fonction d'auto-corrélation partielle (PACF)

La PACF permet de déterminer l'effet individuel de chaque génération sur le niveau de population de la génération suivante (Box and Jenkins 1976). Cette fonction fournit donc une information complémentaire par rapport à l'ACF. Le coefficient d'auto-corrélation partielle $\phi_{k,k}$ mesure la corrélation entre x_t et x_{t+k} conditionnellement à toutes les générations intermédiaires $x_{t+1}, \dots, x_{t+k-1}$. Ce coefficient correspond au coefficient relatif à x_t dans la régression multiple suivante :

$$x_{t+k} = \phi_{k,1}x_{t+k-1} + \phi_{k,2}x_{t+k-2} + \dots + \phi_{k,k}x_t + e_{t+k} \quad \text{Eq. 2}$$

où e_{t+k} est l'erreur commise par la régression. Le critère de Bartlett est également appliqué pour déterminer si le coefficient est significatif. Lorsque $\phi_{k,k}$ est significativement positif (respectivement négatif), on en déduit que x_t a un impact positif (respectivement négatif) sur x_{t+k} .

1.1.3 Analyse spectrale

Les observations successives du niveau de population n'étant pas indépendantes entre elles, l'étude des auto-corrélations peut s'avérer biaisée. L'analyse spectrale permet de déterminer plus rigoureusement les périodes dominantes de chaque série temporelle (Lomb 1976, Percival and Walden 1993). Chaque série peut en effet se décomposer en $n/2$ harmoniques et s'écrire:

$$N_t = \mu + \sum_{j=1}^{[n/2]} [A_j \cos(2\pi f_j t) + B_j \sin(2\pi f_j t)], \quad t=1, \dots, n \quad \text{Eq. 3}$$

où les $f_j = \frac{j}{n}$ représentent les fréquences.

On trace ensuite la variance associée à chaque harmonique en fonction de sa fréquence, ce qui définit le périodogramme, et on voit ainsi la contribution de chaque fréquence dans la variance de la série. Si la fréquence dominante est significative, alors on en déduit la périodicité de la série.

1.2 Modèles de croissance

Notons $N(t)$ le nombre d'individus d'une certaine population à l'instant t . L'évolution temporelle de cette population est régie par l'équation suivante :

$$\frac{dN}{dt} = \text{naissances} - \text{morts} + \text{migration} \quad \text{Eq. 4}$$

De nombreux modèles ont été établis à partir de cette équation de conservation, en particulier les modèles qui illustrent trois concepts fondamentaux en dynamique des populations : la croissance exponentielle, l'auto-limitation (modèle logistique) et les oscillations trophiques (modèles proie-prédateur). À partir de chaque modèle, il est possible de considérer la forme discrète de l'équation, d'ajouter une structure par âge ou par stade, d'ajouter de la stochasticité (dans les processus de naissance et de mort), de faire varier l'environnement dans le temps mais également d'ajouter une composante spatiale. Le phénomène de dispersion, pris en compte dans ce dernier axe, fait l'objet de la deuxième partie (§ 2.) de cette approche mathématique.

Le premier modèle fut proposé par le pasteur anglican Malthus en 1798 pour décrire la croissance de la population américaine. Ce **modèle exponentiel** suppose que le nombre de naissances et le nombre de morts sont proportionnels à la taille de la population et qu'il n'y a aucune migration. Il s'écrit sous la forme:

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN \quad \text{Eq. 5}$$

Ce qui conduit à la solution $N(t) = N(t=0) \exp[(b-d)t]$ et d'après ce résultat :

- si $b < d$: la population s'éteint
- si $b = d$: la population reste toujours constante
- si $b > d$: la population croît exponentiellement

Ce modèle n'est pas réaliste car il ne décrit pas la saturation de l'environnement. La loi exponentielle, telle la loi d'inertie en physique, se situe dans un environnement idéalisé où aucune force extérieure n'intervient. Mais sa simplicité est quelquefois utile pour décrire brièvement un système et obtenir un résultat explicite assez simple.

En 1838, le mathématicien belge Pierre Verhulst proposa le **modèle logistique** (ou modèle de Fisher). Un paramètre K , appelé capacité biotique, est intégré dans ce modèle de croissance afin de décrire cette capacité d'accueil de l'environnement. En posant $r = b - d$ le taux de croissance, le modèle logistique s'écrit :

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \text{ avec } r, K > 0 \quad \text{Eq. 6}$$

Le terme $r \left(1 - \frac{N}{K}\right)$ mesure en quelque sorte le taux de croissance par individu dans un environnement donné et suggère un mécanisme de régulation. En effet, tant que $N < K$, le taux de croissance de la population est positif, mais dès que $N > K$, la population décroît. On peut voir le paramètre K comme la densité maximale de population pour laquelle la pression n'entraîne pas le déclin de la population. Ce paramètre peut, par exemple, représenter le nombre maximal d'individus (de larves) qui peuvent se nourrir sans qu'intervienne le phénomène de famine. Le paramètre de croissance r correspond au taux de croissance de la population lorsque la densité est faible. C'est principalement ce taux qui intervient dans la

survie de l'espèce dans les milieux hétérogènes (Shigesada & Kawasaki 1997, Berestycki *et al.* 2005a).

Posons $f: N \mapsto rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$. Le point d'équilibre N^* (vérifiant $\frac{dN}{dt} \Big|_{N=N^*} = 0$) est instable si $f'(N^*) > 0$ et stable si $f'(N^*) < 0$ l'équilibre est stable.

L'équation logistique (Eq. 6) possède deux équilibres $N=0$ (équilibre instable) et $N=K$ (équilibre stable), et la solution de cette équation vaut :

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{K + N_0(e^{rt} - 1)}, \text{ avec } N_0 = N(t=0) > 0 \quad \text{Eq. 7}$$

Cette solution tend vers K , l'équilibre stable, lorsque le temps tend vers l'infini. Par comparaison, une population suivant le modèle exponentiel tend vers l'infini si $r > 0$.

Rarement isolée, une population interagit souvent avec d'autres, notamment par le biais d'une relation trophique. Cette interaction peut alors dominer la dynamique de la population proie et la prise en compte de la mortalité correspondante est indispensable pour comprendre les fluctuations de cette population. Afin de comprendre la dynamique de la chenille de l'épicéa, *Choristoneura fumiferana*, qui ravageait les sapins au Canada, Ludwig *et al.* (1978) ont introduit cette variable dans le modèle logistique de la manière suivante :

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - p(N), \text{ avec } r \text{ et } K > 0 \text{ et } p(N) \text{ le terme de prédation} \quad \text{Eq. 8}$$

Le paramètre K est proportionnel à la densité de feuillage. La forme de la réponse fonctionnelle p est très importante dans ce modèle (Murray 2002, Turchin 2003). On peut différencier deux grands types de prédateurs (Istas 2000) :

- les **prédateurs généralistes** : ils se nourrissent de différents types de proies. Ainsi, lorsque l'une des espèces proies disparaît, ils se tournent vers les autres. On prend alors p tel que $p'(0) = 0$, comme par exemple la forme suivante (fonction de Holling, type III) :

$$p(N) = \frac{BN^2}{A^2 + N^2}, \text{ } A \text{ et } B \text{ étant des constantes}$$

- les **prédateurs spécialistes** : ils se nourrissent exclusivement d'une seule espèce. Même quand le nombre de proies diminue, les prédateurs continuent à les chasser. Dans ce cas, on prend p tel que $p'(0) > 0$, comme par exemple la fonction suivante (fonction de Holling, type II) :

$$p(N) = \frac{BN}{A + N}.$$

On remarque que lorsque le nombre de proies augmente, la fonction tend vers B , le taux maximum de prédation. Le paramètre A s'interprète comme la densité de la population de proies pour laquelle le taux de prédation atteint la moitié de son taux maximum ; c'est le nombre de « demi-saturation » des prédateurs.

Pour pouvoir résoudre une telle équation, il faut convertir toutes ces quantités en termes sans dimension. Si l'on note par un crochet [] la dimension de chaque terme, on a :

$$\begin{aligned} [A] &= [K] &= [N], \\ [r] & &= [t]^{-1} \end{aligned}$$

$$[B] = [N] [t]^{-1}$$

En faisant le changement de variable suivant :

$$R = \frac{rA}{B}$$

$$u = \frac{N}{A}, q = \frac{K}{A}, \tau = \frac{Bt}{A}$$

l'équation avec des prédateurs généralistes s'écrit sous une forme sans dimension :

$$\frac{du}{d\tau} = Ru \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1+u^2} \quad \text{Eq. 9}$$

Le principal avantage de cette écriture est de réduire le nombre de paramètres. En effet, avant nous en avons quatre (r, K, A, B) alors que maintenant il n'y en a plus que deux (R, q).

Le point $u_0 = 0$ est un point d'équilibre instable. Pour chercher les solutions stationnaires non nulles, on considère alors l'équation 10. En résolvant graphiquement cette équation, on s'aperçoit qu'il existe soit une solution soit trois solutions selon les valeurs de (R, q) avec un cas limite où deux solutions apparaissent (figures 1a et 1b).

$$(g(u) =) R \left(1 - \frac{u}{q}\right) = \frac{u}{1+u^2} (=h(u)) \quad \text{Eq. 10}$$

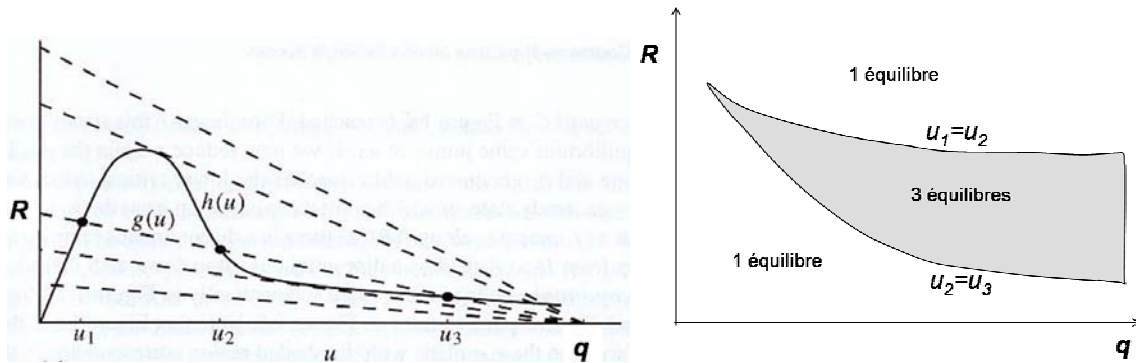


Fig. 1 : Solutions stationnaires non nulles de l'équation logistique avec prédateurs généralistes (d'après Murray 2002), à gauche : (a) résolution graphique, à droite : (b) équilibres en fonction des paramètres.

En particulier, dans le cas de trois solutions u_1, u_2, u_3 classées par ordre croissant, u_1 et u_3 sont stables alors que u_2 est instable ; u_1 représente l'équilibre dû à la limitation de l'insecte par les prédateurs, alors que u_3 représente l'équilibre dû au manque de nourriture.

On peut alors décrire deux phénomènes (Istas 2000):

- **la pullulation** : si u est petit alors il va converger vers le plus petit équilibre stable qui est u_1 . En augmentant légèrement R (par exemple en diminuant le nombre de prédateurs) et en restant dans la zone de trois solutions, u va continuer à converger vers ce u_1 (qui croît légèrement avec R). Puis, à force d'augmenter le paramètre R , les équilibres u_1 et u_2 vont finir par se confondre puis disparaître. On va se trouver dans le cas à un seul équilibre u_3 qui est nettement supérieur à l'équilibre u_1 précédemment atteint. Alors u va exploser et on dit qu'il y a pullulation des chenilles.

- **l'hystérésis** : si l'on baisse alors le paramètre R (en augmentant les prédateurs) jusqu'à se trouver dans la zone des trois équilibres, alors l'équilibre stable le plus proche n'est pas u_1 mais toujours u_3 ($u_3 \gg u_1$). C'est donc vers ce dernier équilibre que u va converger. Cette fois-

ci, il va falloir baisser R de telle sorte à se trouver dans l'autre zone à une solution pour que u converge effectivement vers u_1 . C'est ce phénomène de non-réversibilité qui porte le nom d'hystérésis. Autrement dit, mieux vaut contrôler la pullulation avant qu'elle n'ait lieu plutôt qu'après.

Si l'on veut décrire de manière explicite l'évolution des proies et des prédateurs, on peut utiliser le système d'équations du **modèle proie-prédateur** développé par Lotka (1920) et Volterra (1926). Ce modèle décrit une croissance exponentielle des proies en l'absence de prédateurs et une décroissance exponentielle des prédateurs en l'absence de proies. Notons N le nombre de proies et P le nombre de prédateurs, alors le modèle s'écrit de la manière suivante :

$$\frac{dN}{dt} = N(a - bP) \quad \text{Eq. 11}$$

$$\frac{dP}{dt} = P(cN - d) \quad \text{Eq. 12}$$

Ce système admet deux points d'équilibre

$$\begin{pmatrix} N \\ P \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \text{ et } \begin{pmatrix} N \\ P \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} d/c \\ a/b \end{pmatrix}$$

Les solutions dans le voisinage du point d'équilibre non nul sont périodiques et les deux populations ont une dynamique déphasée l'une par rapport à l'autre (Murray 2002). Initialement proposé pour étudier les fluctuations dans la pêche d'un certain poisson dans la mer Adriatique, ce modèle s'est également avéré important dans d'autres cas, par exemple pour étudier l'interaction entre les lynx et les lièvres au Canada entre 1845 et 1930 (Murray 2002).

Dans le cas particulier d'une interaction entre une population d'hôtes (H) et de parasitoïdes (P , parasites dont le développement entraîne la mort de son hôte), nous avons un modèle de **Nicholson-Bailey**, construit en 1935. De la même manière que le modèle proie-prédateur, nous avons un système d'équations pour décrire explicitement la dynamique de chacune des deux populations. Mais ces équations s'écrivent de la manière suivante :

$$H_{t+1} = r H_t \exp[-a P_t] \quad \text{Eq. 13}$$

$$P_{t+1} = r H_t (1 - \exp[-a P_t])$$

où $\exp[-a P_t]$ représente la fraction d'hôtes non parasités.

Ce modèle a récemment été utilisé pour étudier les fluctuations numériques de la tordeuse du Mélèze, *Zeiraphera diniana*, insecte ravageant périodiquement les mélèzes dans l'arc alpin. Ce modèle a permis de montrer que ces fluctuations étaient principalement dues aux parasitoïdes (le coefficient de corrélation $R^2 \sim 0.90$) et non à la réponse de la plante hôte ($R^2 \sim 0.30$) (Turchin *et al.* 2003).

Dans le cas de la chenille processionnaire du pin, la croissance de la population doit impérativement prendre en compte la capacité biotique du milieu : la larve se nourrit exclusivement des aiguilles du pin sur lequel elle se trouve et une sur-population peut entraîner une pression pouvant aller jusqu'à la famine. D'autre part, les données disponibles ne permettent pas d'appliquer le modèle proie-prédateur et de tester l'importance des ennemis naturels (prédateurs, parasites et parasitoïdes) dans la périodicité des pullulations. Une étude préliminaire sur une base de données relativement restreinte suggère que les parasitoïdes n'ont pas de rôle significatif (partie III, chapitre 1), mais cela reste à confirmer.

Comme la processionnaire du pin ne se reproduit qu'une fois par an, le choix d'un modèle de croissance discret paraît plus judicieux. Nous avons donc choisi de considérer le **modèle de Ricker** (1954), une version discrète du modèle logistique qui s'écrit sous la forme suivante:

$$N_{t+1} = N_t \exp\left[r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right] \quad \text{Eq. 14}$$

où r est le taux de croissance ($r > 0$) et K la capacité biotique ($K > 0$).

Lorsque le niveau de population N_t dépasse la capacité biotique K , la population décroît suite à cette sur-population.

En introduisant un **retard** dans le terme de régulation :

$$N_{t+1} = N_t \exp\left[r\left(1 - \frac{N_{t-1}}{K}\right)\right] \quad \text{Eq. 15}$$

le modèle possède la particularité de générer à lui seul des cycles. En effet, ce modèle admet deux équilibres : $N=0$ (équilibre instable) et $N=K$. Ce deuxième équilibre est stable lorsque le paramètre de croissance $r < 1$ et il est instable lorsque $r > 1$. Entre ces deux états, nous avons un état transitoire $r = 1$ qui génère un cycle d'une période de 6 ans exactement (Fig. 2) si le temps t est exprimé en année (Murray 2002).

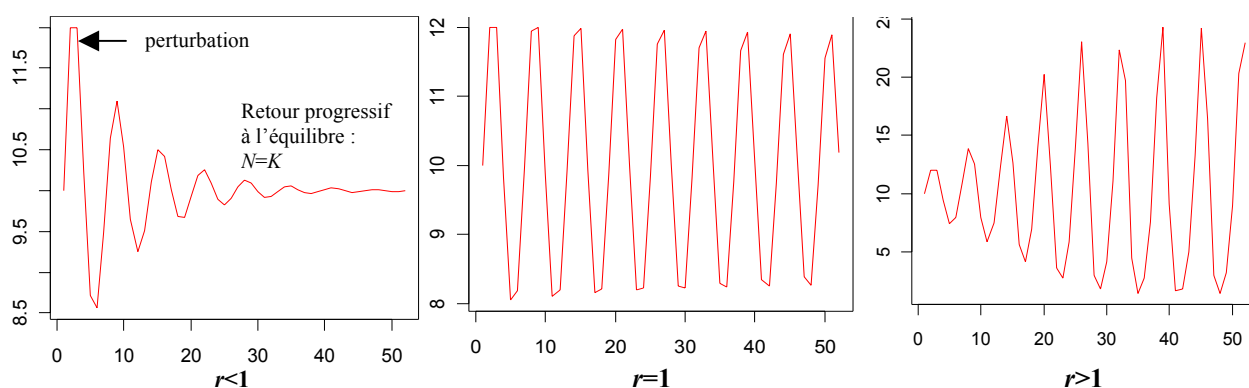


Fig. 2 : Comportement du modèle de Ricker avec retard selon les valeurs de r .

On peut faire un parallèle entre les cycles observés dans un système à plusieurs espèces tel que le modèle proie-prédateur et un modèle à une seule espèce intégrant une densité dépendance avec retard (Takens 1981, Turchin & Taylor 1992). Au cours de l'étude de la dynamique des lynx et des lièvres, Stenseth *et al.* (1998) ont montré l'équivalence entre le modèle proie-prédateur suivant :

$$H_{t+1} = H_t \exp[a_0 - a_1 \ln(H_t) - a_2 \ln(P_t)] \quad \text{Eq. 16}$$

$$P_{t+1} = P_t \exp[b_0 - b_1 \ln(P_t) - b_2 \ln(H_t)]$$

et le modèle statistique avec retard donné par l'expression :

$$\ln(P_{t+1}) = \alpha_0 + \alpha_1 \ln(P_t) + \alpha_2 \ln(P_{t-1}) \quad \text{Eq. 17}$$

Considérer l'évolution passée de la population peut donc nous permettre d'estimer le niveau de population de la prochaine génération sans prendre en compte les autres populations en interaction. Ces **modèles auto-régressifs** permettent de décrire des dynamiques non linéaires très complexes.

Dans le cas où des processus différents interviennent selon la densité de population, des modèles à plusieurs régimes tels que le modèle **SETAR** (Self-Exciting Threshold Auto-Regressive Model, Tong 1990) peuvent être envisagés. On définit alors m le nombre de régimes et p_1, \dots, p_m les ordres du modèle pour chacun des régimes. L'**ordre** du modèle est le nombre de générations prises en compte pour expliquer le taux de croissance r_t (dans un modèle ramené à une seule variable). Ainsi, $r_t = r_0$ définit une dynamique d'ordre 0, $r_t = f(x_{t-1})$ définit une dynamique d'ordre 1 et $r_t = f(x_{t-1}, x_{t-2})$ définit une dynamique d'ordre 2. Ces modèles s'écrivent sous la forme :

$$\begin{aligned} x_t &= \beta_{1,0} + \beta_{1,1}x_{t-1} + \beta_{1,2}x_{t-2} + \dots + \beta_{1,p_1}x_{t-p_1} + \varepsilon_{1,t}, & b_0 < x_{t-d} \leq b_1 \\ &\vdots & \\ x_t &= \beta_{m,0} + \beta_{m,1}x_{t-1} + \beta_{m,2}x_{t-2} + \dots + \beta_{m,p_m}x_{t-p_m} + \varepsilon_{m,t}, & b_{m-1} < x_{t-d} \leq b_m \end{aligned} \quad \text{Eq. 18}$$

où les coefficients $-\infty = b_0 < b_1 < \dots < b_{m-1} < b_m = +\infty$ définissent les m régimes, et $\varepsilon_{j,t}$ sont des variables aléatoires indépendantes et identiquement distribuées, de loi $N(0, \sigma_j^2)$. La dynamique des lynx décrit clairement deux régimes selon que la population s'accroît ou décroît (Stenseth *et al.* 1998). Dans le cas de la processionnaire du pin, nous avons appliqué un modèle de type autorégressif et nous avons comparé les résultats avec le modèle de Ricker avec retard (partie III, chapitre 1).

Les modèles de croissance qui intègrent des variables climatiques traitent principalement de la saisonnalité. Néanmoins, on peut ajouter aisément ces variables dans les modèles de type auto-régressif. Forchhammer *et al.* (1999) ont ainsi montré l'importance conjointe de la compétition intra-spécifique et de l'oscillation atlantique nord (en terme de pression atmosphérique au niveau de la mer) dans les populations de cerfs en Norvège. D'autres modèles se sont développés pour évaluer le stock de poissons en mer. Dans ce cas, une fonction dérivée du modèle de Ricker permet d'estimer le niveau de recrutement en fonction de la biomasse et de la température moyenne à la surface de la mer (Clark *et al.* 2003).

1.3 Méthode d'estimation des paramètres

L'estimation directe des paramètres étant rarement possible en dynamique des populations, nous devons déterminer la valeur des paramètres à partir de grandeurs facilement mesurables. Ces problèmes inverses sont souvent exprimés sous forme d'un problème d'optimisation au sens des moindres carrés. En effet, si l'on note λ le vecteur des paramètres dans \mathbb{R}^{n_p} à estimer, Y le vecteur des valeurs mesurées dans \mathbb{R}^{n_q} et f la fonction modélisant le système, alors le problème consiste à trouver les paramètres tels que $f(\lambda) = Y$. De manière équivalente, on cherche à résoudre :

$$\varphi(\lambda^{opt}) = \min \{ \varphi(\lambda) / \lambda \in \mathbb{R}^{n_p} \} \quad \text{Eq. 19}$$

$$\text{avec } \varphi(\lambda) = \|f(\lambda) - Y\|_D^2 = (f(\lambda) - Y)^T D (f(\lambda) - Y)$$

où T est la transposée et D est une matrice diagonale. Si le bruit de la mesure suit une loi normale, alors D est la matrice de covariance de cette loi.

De nombreuses méthodes sont utilisées pour résoudre ce problème d'optimisation (Forestier 2004). Les fonctions utilisées en modélisation étant principalement non-linéaires, ces problèmes sont résolus par des méthodes itératives qui peuvent se diviser en deux groupes : les méthodes d'ordre zéro qui ne requièrent pas le calcul du gradient de f et les méthodes à direction de descente qui utilisent ce gradient pour converger rapidement vers un point stationnaire. La méthode de Gauss-Newton que nous utilisons en pratique (voir partie III), comme les méthodes de la plus forte pente et du gradient conjugué, fait partie de ce deuxième groupe. Ces méthodes très utiles ont néanmoins l'inconvénient de pouvoir converger vers un minimum local. Nous devons donc avoir une idée très précise sur la grandeur des paramètres afin de donner des conditions initiales les plus proches possibles des valeurs que l'on cherche à estimer.

Ces méthodes reposent sur plusieurs hypothèses :

- f est bijective
- $\frac{d\varphi}{d\lambda} = 0$
- $\frac{d^2\varphi}{d\lambda^2}$ définie positive

On dit que d est une direction de descente pour φ si $\frac{d\varphi^T}{d\lambda}d < 0$.

Nous avons :

$$\frac{d^2\varphi}{d\lambda^2} = 2 \frac{df(\lambda)^T}{d\lambda} D \frac{df(\lambda)}{d\lambda} + 2 \frac{d^2f(\lambda)}{d\lambda^2} D(f(\lambda) - Y) \quad \text{Eq. 20}$$

Dans la méthode de Gauss-Newton, le dernier terme de cette expression est négligé.

La direction de la descente d^k est donnée par :

$$Q^k d^k = - \frac{d\varphi(\lambda^k)}{d\lambda^k} \quad \text{Eq. 21}$$

$$Q^k = 2 \frac{df(\lambda^k)^T}{d\lambda} D \frac{df(\lambda^k)}{d\lambda}$$

On peut alors déterminer un pas $\alpha^k > 0$ tel que $\varphi(\lambda_k + \alpha^k d^k)$ soit suffisamment petit par rapport à $\varphi(\lambda^k)$. Puis on incrémente les paramètres de la manière suivante :

$$\lambda^{k+1} = \lambda^k + \alpha^k d^k$$

Le critère d'arrêt de cet algorithme repose sur la condition suivante :

$$\left\| \frac{d\varphi(\lambda^k)}{d\lambda^k} \right\|_2 \leq \text{seuil préalablement fixé.}$$

2. Dynamique spatio-temporelle

Dans la partie précédente, on s'est intéressé à l'évolution temporelle d'une population, mais lorsque la densité de population est devenue trop forte, que les ressources deviennent insuffisantes et que l'habitat est détérioré, les individus ont tendance à se disperser. Cette dispersion peut se faire de manière active (les individus se déplacent par leurs propres moyens) ou de manière passive (les individus peuvent utiliser une force extérieure, par exemple, certains insectes utilisent le vent). Parmi toutes les méthodes employées pour modéliser la dynamique spatiale des populations : le modèle de réaction-diffusion, les lattices, l'automate cellulaire, le système de particule en interaction, le processus de contact spatial ; nous avons choisi d'utiliser le premier modèle pour décrire la progression de la chenille processionnaire du pin. En effet, le modèle de diffusion s'est avéré très efficace pour décrire l'invasion d'espèces animales et végétales et la propagation d'épidémies (Shigesada & Kawasaki 1997). Nous décrivons brièvement ce modèle dans le paragraphe suivant (§ 2.1), puis nous présentons le concept des modèles bioclimatiques qui se sont développés pour répondre rapidement aux problèmes de déplacement des espèces consécutivement au réchauffement climatique (§ 2.2).

2.1 Introduction au modèle de diffusion

2.1.1 Présentation du modèle de réaction-diffusion

Le modèle de diffusion est construit selon le principe d'une marche aléatoire, c'est-à-dire qu'il décrit la dispersion aléatoire des individus dans l'espace (Shigesada & Kawasaki 1997). Pour comprendre le principe de ce modèle, considérons des points régulièrement espacés de Δx dans un espace à une dimension. Supposons par ailleurs que chaque individu peut se déplacer d'une unité Δx vers la droite avec la probabilité p et vers la gauche avec la probabilité q . Lorsque $p=q$, le chemin aléatoire n'est pas biaisé, et on le qualifie d'isotropique car les individus se déplacent de manière équivalente dans toutes les directions. Soit $u_{i,k}$ la taille de la population au point i après k unités de temps. Alors la population au temps suivant en ce point i est la somme des individus restant en ce point et des individus provenant de part et d'autre de ce point, à savoir :

$$u_{i,k+1} = qu_{i+1,k} + (1-p-q)u_{i,k} + pu_{i-1,k} \quad \text{Eq. 22}$$

Si l'on pose $x = i\Delta x$ et $t = k\Delta t$ et que l'on suppose que Δx et Δt sont suffisamment petits, alors on a :

$$u(x, t+\Delta t) - u(x, t) = qu(x+\Delta x, t) - (p+q)u(x, t) + pu(x-\Delta x, t) \quad \text{Eq. 23}$$

que l'on peut ré-écrire : Eq. 24

$$u(x, t+\Delta t) - u(x, t) = \frac{1}{2}(p+q)[u(x+\Delta x, t) - 2u(x, t) + u(x-\Delta x, t)] - \frac{1}{2}(p-q)[u(x+\Delta x, t) - u(x-\Delta x, t)]$$

En calculant le développement de Taylor de ces quantités, et en posant :

$$\lim_{\Delta x, \Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta x^2}{2\Delta t} = D \quad \text{et} \quad p = q = 0.5 \quad (\text{déplacement isotrope})$$

alors, par passage à la limite, on obtient l'équation de diffusion en une dimension :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad \text{Eq. 25}$$

La solution de cette équation est connue de manière explicite, et elle est sous la forme gaussienne suivante :

$$u(x, t) = \frac{u_0}{2\sqrt{\pi D t}} \exp\left(-\frac{x^2}{4Dt}\right)$$

Dans le cas général, l'équation de réaction-diffusion s'écrit de la manière suivante :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \Delta u + f \quad \text{dans } (\mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^+) \text{ ou } (\Omega \times \mathbb{R}^+) \quad \text{Eq. 26}$$

où u est la densité de population dans l'espace \mathbb{R}^N entier ou dans Ω un domaine borné de \mathbb{R}^N , Δ est l'opérateur de Laplace, D est le coefficient de diffusion, f est la fonction de croissance (dite partie « réaction » du modèle). Par ailleurs, on impose une condition initiale $u_0(\mathbf{x})=u(\mathbf{x}, t=0)$ et, dans le cas d'un domaine borné, une condition de bord (condition de Dirichlet ou de Neumann). Ce modèle ne prend en compte que les déplacements à courte distance bien que la probabilité qu'un individu se disperse à l'infini soit non nulle.

- On peut étendre ce modèle au cas où la diffusion est fonction du niveau de population, on parle alors de **diffusion dégénérée**, et on a :

$$D=D(u) \text{ et en particulier } D(u) = D_0 \left(\frac{u}{u_0}\right)^m \text{ pour } m>0.$$

Dans ce cas, la pression d'un nombre croissant d'individus incite à une dispersion de plus en plus rapide. L'analyse mathématique de ce problème est plus difficile car nous n'avons plus le principe du maximum. De plus, dans certains cas, la probabilité qu'un individu se disperse à l'infini est nulle, donc le problème d'évolution reste à support compact, contrairement au cas de la diffusion classique.

- Lorsque les individus se dispersent en privilégiant certaines directions, on peut considérer une **diffusion anisotrope** sous la forme :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \nabla \cdot (D \nabla u) + f \quad \text{dans } \mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^+ \quad \text{Eq. 27}$$

Dans le cas où le milieu n'est pas homogène, le coefficient de diffusion D peut alors dépendre de l'hétérogénéité de l'environnement afin de rendre compte de la présence de zones plus ou moins propices à la dispersion des individus (voir § 2.1.2).

- Le modèle classique de diffusion est basé sur le principe des chemins aléatoires, et par conséquent, sur l'indépendance du choix de chaque pas. Or, cette hypothèse n'est pas toujours vérifiée en biologie car un animal aura tendance, sur une petite période de temps, à continuer son chemin dans la même direction (Okubo & Grünbaum 2000). Un modèle spécifique a donc été développé, conduisant à l'équation du télégraphe (Goldstein 1951):

$$\frac{\partial^2 u}{\partial t^2} + \frac{2}{T} \frac{\partial u}{\partial t} = v^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad \text{Eq. 28}$$

avec T un paramètre temporel et v la vitesse du front.

On peut également utiliser une version du modèle de diffusion basée sur les marches aléatoires corrélées dans laquelle l'angle entre deux directions successives et la longueur des pas successifs sont issus d'une loi de distribution préalablement choisie (Kareiva & Shigesada 1983).

- Des modèles de **diffusion non-locale** peuvent également être utilisés pour décrire des interactions à longue distance (Coville 2003). Dans ce cas, nous avons l'équation intégrodifférentielle suivante :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \Delta u + \beta(J * u - u) + f(u) \quad \text{dans } \mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^+ \quad \text{Eq. 29}$$

où $J * u(x) = \int_{\Omega} J(x-y)u(y)dy$,

J étant une fonction continue, positive, paire, d'intégrale 1 pouvant être assimilée à une densité de probabilité. Ce modèle s'applique dans de nombreux cas, par exemple pour expliquer la formation de cellules ou le fonctionnement des réseaux neuronaux.

- La partie « réaction » du modèle peut prendre différentes formes. S'il n'y a pas de source (c'est-à-dire $f \equiv 0$), le nombre total d'individus dans la population ne change pas, mais la densité de population tend vers 0 lorsque la dispersion n'est pas limitée par le domaine et la vitesse du front diminue avec le temps. Dans le cas d'un point source, deux principaux modèles de croissance ont été considérés conjointement au modèle de diffusion: le modèle de Skellam qui utilise le modèle de croissance exponentielle et le modèle de Fisher-Kolmogorov qui utilise le modèle à croissance logistique.

Le premier modèle de réaction-diffusion fut proposé par Fisher en 1937, avec une croissance de type logistique, pour étudier l'expansion spatiale d'un caractère génétique dominant dans une population donnée. Kolmogorov, Petrovki et Piskunov ont posé en 1937 les fondements mathématiques des équations paraboliques non linéaires. Les applications de ce modèle sont multiples : modèle thermo diffusif (Zel'dovich & Frank-Kamenetsky 1938), propagation de l'influx nerveux (Hodgkin & Huxley 1952), mécanisme de Turing, embryologie, morphogenèse (Turing 1952). La modélisation de la propagation spatiale des invasions a été introduite par Skellam en 1951 à travers l'invasion des rats musqués en Europe centrale entre 1909 et 1927.

En effet, pour des nonlinéarités du type $f(u) = ru(1 - \mu u)$ ou $f(u) = ru(1 - \mu u^2)$, l'équation de diffusion (Eq. 26) permet de rendre compte de la propagation des fronts. Ces fronts, appelés « travelling waves », sont des solutions particulières du type onde plane se déplaçant dans la direction du vecteur unitaire e , de la forme :

$$u(t, x) = U(x \cdot e + ct)$$

avec $U: \mathbb{R} \rightarrow (0,1)$ tel que $U(-\infty) = 1$ et $U(+\infty) = 0$. Ces solutions décrivent l'invasion de l'état constant 0 par l'état constant 1 avec une vitesse c constante et un profil constant au cours du temps. Il est bien connu (Aronson & Weinberger 1978, Kolmogorov, Petrovki et

Piskunov 1937) que de tels fronts existent pour toute vitesse $c \geq c^* = 2\sqrt{rD}$. De plus, la vitesse minimale de propagation des fronts c^* correspond exactement à la vitesse asymptotique de propagation de l'espèce pour une vaste classe de données initiales (Aronson & Weinberger 1978).

Depuis ces travaux pionniers, bien d'autres applications se sont succédées en écologie, non seulement pour décrire l'expansion des populations de mammifères, mais aussi d'oiseaux, d'insectes et de plantes invasives. Actuellement ce modèle est appliqué pour décrire également la croissance des bactéries, le mouvement des cellules, le développement des tumeurs cancéreuses, la propagation des épidémies et dans un tout autre domaine, les patterns de réactions chimiques et la théorie de la combustion.

Le modèle de réaction-diffusion peut se décliner sous différentes formes :

- ajout d'un terme d'advection pour prendre en compte une force extérieure qui fait dévier la trajectoire,
- ajout d'un terme de convection dans le cas où les organismes ont tendance à se regrouper lorsqu'ils sont en faible densité,
- ajout d'un terme de chimiotaxie pour prendre en compte l'attraction des organismes vers des concentrations élevées ou faibles d'une substance présente dans le milieu.

Un système à plusieurs équations de réaction-diffusion permet également d'étudier :

- la compétition entre des espèces résidentes et des espèces envahissantes,
- la compétition pour un espace ouvert,
- l'invasion de prédateurs.

Des modèles épidémiques (de type SIR) ont également été mis au point à partir de ce modèle pour étudier la propagation de maladies infectieuses.

2.1.2 Diffusion en milieu hétérogène

Le processus de diffusion a longtemps été considéré dans un milieu homogène. À l'exception des travaux de Gärtner et Freidlin en 1979, ce n'est que très récemment que le comportement général du modèle de réaction-diffusion a été étudié dans un milieu hétérogène. Dans ce modèle, le coefficient de diffusion et le terme de réaction deviennent fonction des coordonnées x de la manière suivante :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \nabla \cdot (D(x)\nabla u) + f(x,u) , x \in \mathbb{R}^N \quad \text{Eq. 30}$$

Le comportement de ce modèle a été étudié en dimension 1 dans le cadre d'un environnement périodique et constant par morceaux appelé modèle de patch périodique (Shigesada *et al.* 1986, Shigesada & Kawasaki 1997, Kinesaki *et al.* 2003). L'environnement est alors divisé en deux groupes selon que les patches sont favorables ou défavorables. Lorsque des individus sont dans les patches défavorables, ils doivent survivre dans cet environnement et ils doivent également être capable d'atteindre un patch favorable pour pouvoir poursuivre leur invasion. On pose $D(x)=d_1$ si x se trouve dans un patch favorable et $D(x)=d_2$ sinon (Fig.3). D'autre part, on considère une croissance de type logistique de la forme :

$$f(x,u) = u (r(x) - \mu u) \quad \text{Eq. 31}$$

où le paramètre de saturation du milieu μ et le taux de croissance intrinsèque r sont périodiques dans \mathbb{R} ; $r = r_1$ élevé dans un milieu favorable et $r = r_2$ faible voire négatif dans un milieu plus hostile (Fig.3).

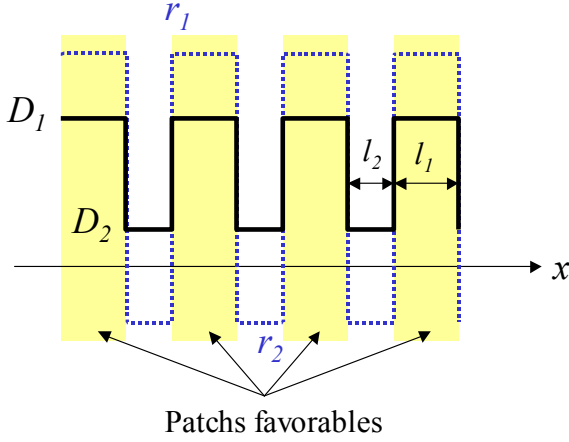


Fig. 3 : Coefficient de diffusion et paramètre de croissance dans un environnement de patches périodiques (d'après Shigesada & Kawasaki 1997).

Deux cas se présentent alors :

- soit l'état $u(x)=0$ est stable et dans ce cas la population s'éteint,
- soit l'état $u(x)=0$ est instable et la population progresse sous forme d'un front progressif périodique. On peut alors en déduire la condition pour que l'invasion de l'espèce soit réussie dans ce milieu (en dimension 1):

$$\tan(L_2/2) > \sqrt{-R_2 D_2} \tanh\left(\sqrt{\frac{R_2 L_2}{D_2 2}}\right) \quad \text{Eq. 32}$$

$$\text{avec } R_2 = r_2/r_1, \quad D_2 = d_2/d_1, \quad L_1 = \sqrt{\frac{r_1}{d_1}} l_1 \quad \text{et} \quad L_2 = \sqrt{\frac{r_1}{d_1}} l_2.$$

La vitesse de propagation de ce front dépend principalement de la taille des patches. On obtient des résultats similaires lorsque l'environnement composé de patches n'est plus périodique ; on parle alors de front progressif irrégulier (Shigesada & Kawasaki 1997).

Plus récemment, le modèle de diffusion a été étudié dans un environnement hétérogène périodique en dimension N quelconque (Roques 2004, Berestycki *et al.* 2005a). Le terme de réaction est généralement de la forme:

$$f(x,u) = u(r(x) - \mu(x)u) \quad \text{Eq. 33}$$

La survie de l'espèce modélisée est conditionnée par le signe de λ_1 , valeur propre principale de l'équation :

$$-\nabla \cdot (D(x) \nabla \phi) - f_u(x,0) \phi = \lambda_1 \phi, \quad \phi(x) > 0 \text{ périodique dans } \mathbb{R}^N \quad \text{Eq. 34}$$

En effet, Berestycki *et al.* (2005a) ont démontré le résultat suivant: il existe une solution stationnaire non triviale et bornée $p(x) > 0$ de l'équation 30 si et seulement si $\lambda_1 < 0$. Cette solution est périodique. De plus :

- si $\lambda_1 < 0$, alors quelque soit la donnée initiale bornée u_0 :
 $u(t, x) \rightarrow p(x)$ lorsque $t \rightarrow +\infty$ (survie de l'espèce)

- si $\lambda_1 \geq 0$, alors pour toute donnée initiale u_0 :
 $u(t, x) \rightarrow 0$ lorsque $t \rightarrow +\infty$ (extinction de l'espèce)

L'inégalité $\lambda_1 < 0$ est donc une condition nécessaire et suffisante simple de survie d'une espèce introduite. Cette condition est également vraie quand on étudie l'équation 30 dans les domaines bornés (Cantrell & Cosner 1998).

Dans Berestycki *et al.* (2005a), l'analyse mathématique des variations du signe de λ_1 a permis de démontrer rigoureusement que la fragmentation de l'environnement était défavorable à la survie de l'espèce modélisée, alors que ses chances de survie étaient d'autant plus grandes que l'amplitude de l'hétérogénéité était forte. Le réarrangement périodique de Steiner (Figure 4) est plus favorable à la survie de l'espèce que l'environnement de départ car λ_1 est inférieure.

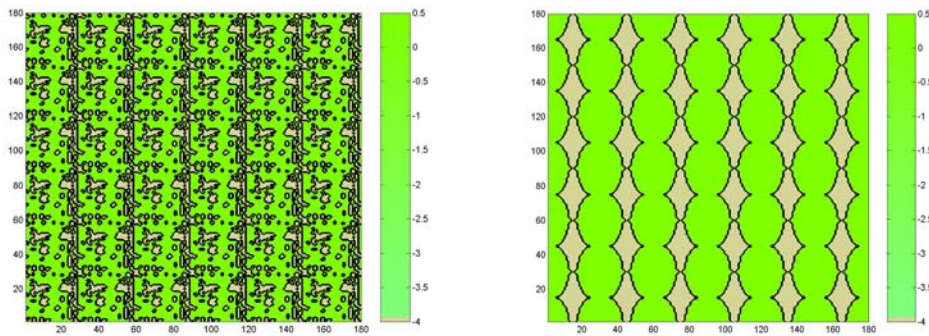


Fig. 4 : Milieu périodique hétérogène à gauche et le réarrangement périodique de Steiner correspondant à droite (Source : Roques 2005).

D'autre part, dans le cas où le milieu est hétérogène périodique, la notion de fronts progressifs peut être généralisée par celle de fronts progressifs pulsatoires, (« pulsating travelling fronts »), solutions particulières de l'équation 30 vérifiant la condition de périodicité suivante :

$$\forall k \in \prod_{i=1}^N L_i Z, \forall x \in \mathbb{R}^N, u(t+k.e/c, x) = u(t, x+k)$$

et les conditions aux limites suivantes :

$$u(t, x) \rightarrow 0 \text{ lorsque } x.e \rightarrow -\infty \text{ et } u(t, x) - p(x) \rightarrow 0 \text{ lorsque } x.e \rightarrow +\infty .$$

Ces fronts décrivent l'invasion de l'état stationnaire homogène 0 par l'état stationnaire hétérogène $p(x)$, suivant un profil pulsatoire et avec une vitesse c (Fig. 5).

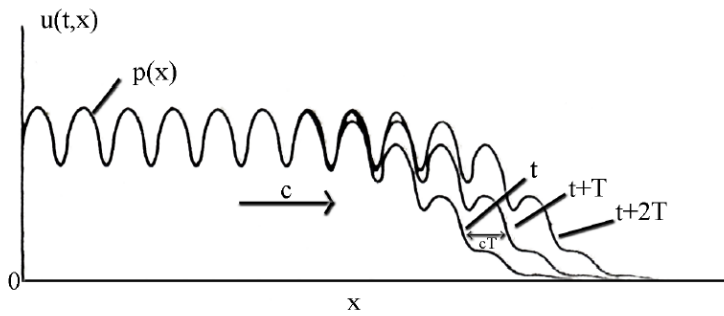


Fig. 5 : Propagation d'un front progressif pulsatoire (Source : Shigesada & Kawasaki 1997).

L'existence de tels fronts progressifs pulsatoires est démontrée dans Berestycki *et al.* (2005b), où il est également prouvé que leur vitesse minimale (et donc la vitesse asymptotique de propagation d'une espèce introduite en milieu hétérogène périodique, Weinberger 2002) est d'autant plus grande que l'hétérogénéité du milieu est importante.

La figure 6 résume les propriétés ainsi démontrées : la fragmentation augmente les chances d'extinction des espèces alors que l'augmentation de l'amplitude de l'hétérogénéité augmente leurs chances de survie. De plus, la vitesse de propagation augmente avec l'amplitude de l'hétérogénéité (Berestycki *et al.* 2005b) et il semblerait qu'elle diminue avec la fragmentation (Kinesaki *et al.* 2003).

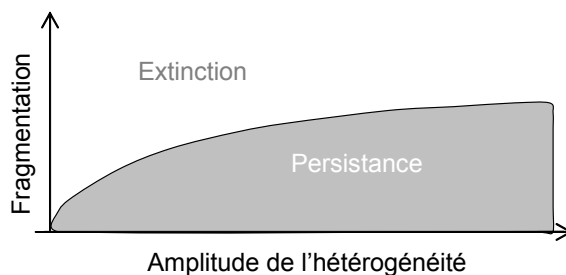


Fig. 6 : Effet conjoint de la fragmentation et l'amplitude de l'hétérogénéité (d'après Roques 2005)

L'étude des équations de réaction-diffusion-advection dans un cylindre infini où les termes de diffusion, d'advection et de réaction sont périodiques dans le temps montre des résultats analogues. De tels fronts progressifs pulsatoires existent, de plus, leur vitesse minimale de propagation dépend de la période temporelle (Fréjacques 2005).

2.1.3 Dispersion à longue distance

Les modèles de réaction-diffusion peuvent se décliner de différentes manières pour modéliser divers types de dispersion à courte distance. Pourtant ces modèles deviennent insuffisants lorsqu'il s'agit d'expliquer la dispersion à longue distance. Hengeveld proposa en 1989 un modèle de **diffusion stratifiée** afin de prendre en compte non seulement la diffusion à petite distance, mais également l'apparition de colonies isolées au-delà du front. La théorie des **colonies coalescentes** proposée par Shigesada *et al.* en 1995 a permis de modéliser la progression de la colonie parent et de la colonie isolée ainsi que leur union. Cette théorie suppose que des individus peuvent migrer à une distance L du front de la colonie parent et le

taux de nouvelles colonies produites est fonction du rayon R de la colonie parent ($=\lambda(R)$). L'ensemble des colonies progresse à la vitesse c et évolue suivant l'équation suivante (Shigesada & Kawasaki 1997):

$$\frac{\partial n(x,t)}{\partial t} + \frac{\partial cn(x,t)}{\partial x} = 0 \quad \text{Eq. 35}$$

avec $n(x,t)$ la densité de nouvelles colonies de rayon x au temps t , $n(x,0)=0$ et $cn(0,t)=\lambda(R)$. Lors de la rencontre de la colonie parent avec l'une de ses colonies, il y a formation d'une unique colonie de volume identique à la somme des deux. La forme de la fonction $\lambda(R)$ est essentielle dans le comportement du système. On peut en effet considérer trois cas correspondant aux trois types de dispersion déjà évoqués dans l'introduction du mémoire :

- $\lambda(R) = \lambda_0$, alors le nombre d'individus se dispersant à longue distance est indépendant de la taille de la colonie parent et celle-ci va progresser de manière linéaire (type 1);
- $\lambda(R) = \lambda_1 R$, le taux de dispersion à longue distance est alors proportionnel au périmètre de la colonie parent, ce qui revient à supposer que les individus sur le front principalement se dispersent à longue distance (type 2) ;
- $\lambda(R) = \lambda_2 R^2$, dans ce cas le taux de dispersion à longue distance est proportionnel à la surface de la colonie parent, et celle-ci va avoir une vitesse de progression croissante (type 3).

La progression d'un insecte défoliateur (*Lymantria dispar*) suite à son introduction en Amérique du Nord en 1869 illustre parfaitement ce type de dispersion (Sharov & Colbert 1996, Sharov & Liebhold 1998, Régnière & Sharov 1998, 1999). En effet, des foyers retrouvés très loin de la zone infestée, suggèrent un transport accidentel des œufs par l'homme (par le transport du bois). L'insecte se disperse donc à courte distance grâce au vent mais aussi à longue distance. Sharov *et al.* ont utilisé la **diffusion stratifiée** pour décrire la progression de cet insecte. Dans les modèles de colonies coalescentes ordinaires, on donne la possibilité aux individus de se disperser à une distance fixe du front. La nouveauté dans le modèle de Sharov et Liebhold (1998) est la dispersion à distance variable du front avec un taux décroissant de l'établissement b en fonction de la distance au front (Fig. 7). Par ailleurs, le front est supposé être une ligne droite. Par conséquent, il suffit de se placer sur l'axe perpendiculaire au front et de travailler en une seule dimension.

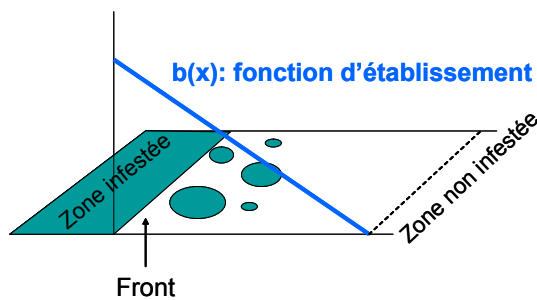


Fig. 7 : Schéma de la diffusion stratifiée utilisée par Sharov et Liebhold (1998).

• Pour décrire l'évolution de la densité moyenne de colonies d'âge a , à la distance z du front au temps t , notée $m(a,z,t)$, on utilise le modèle d'évolution de Von Foerster :

$$\frac{\partial m}{\partial t} + \frac{\partial m}{\partial a} = 0 \quad \text{Eq. 36}$$

Le taux de mortalité est nul car on considère qu'il n'y a pas d'extinction de colonies et la vitesse de vieillissement $\frac{\partial a}{\partial t}$ égale à 1.

Comme donnée initiale, on a la densité de nouvelles colonies :
 $m(0,z,t) = b(z - Z(t))$ avec $Z(t)$ l'emplacement du front.

- Comme ce modèle repose principalement sur la distance au front, celui-ci a été défini de manière très précise par :

$$Z(t) = \max\{z / N(z) \geq K\} \quad \text{avec } N(z) \text{ la densité moyenne d'individus.}$$

Le front est donc le point le plus éloigné où la densité moyenne d'individus dépasse la capacité biotique K . Les auteurs considèrent que la capacité biotique est atteinte lorsque la colonie commence à défolier les arbres. Par conséquent le front correspond exactement à la limite de l'aire défoliée. Comme cette zone est très instable dans le temps et dans l'espace, le front est défini en pratique comme étant la zone où au moins 10 papillons ont été capturés par piège phéromone.

- Si l'on pose $n(a)$ le nombre moyen d'individus dans une colonie d'âge a (fonction croissante de a), on peut calculer la densité moyenne d'individus par la formule :

$$N(z,t) = \int_0^{+\infty} m(a,z,t) n(a) da \quad \text{Eq. 37}$$

A l'aide de ces quantités, on peut alors trouver les identités suivantes :

$$m(a, z, t) = m(0, z, t-a) = b(z - Z(t-a)) \quad \text{Eq. 38}$$

En injectant cette quantité dans l'expression de N , on obtient :

$$N(z,t) = \int_0^{+\infty} b(z - Z(t-a)) n(a) da \quad \text{Eq. 39}$$

Par ailleurs, on a de manière triviale :

$$N(Z(t), t) = K \quad \text{Eq. 40}$$

Les simulations numériques ont montré que la vitesse du front convergeait vers une valeur limite. Pour évaluer cette vitesse, on suppose ensuite que le front avance à une vitesse v (front progressif):

$$Z(t) = z_0 + v t \quad \text{Eq. 41}$$

On injecte cette expression dans l'expression de N et on suppose que l'on a :

$$n(a) = n_0 \exp[ra] \quad \text{avec } r \text{ le taux de croissance de la colonie} \quad \text{Eq. 42}$$

Soit $x_{max} = \max\{x / b(x) > 0\}$ la distance maximale où peut se propager une nouvelle colonie. En remplaçant n et b par ces expressions, on obtient une équation en V , le taux d'expansion relatif $V = \frac{v}{x_{max}}$. La résolution de cette équation n'est possible que numériquement.

Régnière et Sharov (1998) ont décrit la dispersion dans un milieu hétérogène dans l'objectif d'introduire des zones barrières qui pourraient ralentir la progression de l'insecte (Sharov et Liebhold 1998). La construction de la zone barrière consiste alors simplement à tronquer la fonction d'établissement b en un certain point.

2.1.4 Application récente en écologie : exemple de *Megastigmus schimitscheki*

Récemment, Roques L *et al.* (2005) ont utilisé un modèle du type réaction diffusion avec un terme de transport par le vent pour décrire la dispersion d'un insecte invasif, *Megastigmus schimitscheki* Novitzky. Cet insecte a récemment été introduit en France depuis le Moyen Orient avec des graines de cèdre du Liban (*cedrus libani*), dont il est un ravageur. Depuis, il s'est attaqué à tous les peuplements de cèdres dans la région du Mont-Ventoux. Le modèle utilisé pour décrire sa progression s'écrit :

$$\frac{\partial u(x,y,t)}{\partial t} = D(x,y)\Delta u(x,y,t) - v^*V(x,y,t) \cdot \nabla u(x,y,t) + f(x,y,t) - X(x,y,t)u(x,y,t) \quad \text{Eq. 43}$$

où f et X sont relatifs à la croissance la population, et v^*V est fonction de la vitesse et de la direction du vent, de la proximité de la plantation de cèdres la plus proche et de sa superficie. Le coefficient de diffusion prend deux valeurs différentes à l'intérieur et à l'extérieur des forêts. Ce modèle a permis de mesurer l'effet du vent, des arbres isolés, de la diapause prolongée et de la longueur de la période d'émergence sur la progression de la population.

2.1.5 Application récente en écologie : exemple de *Cameraria ohridella*

La mineuse du marronnier d'Inde, découverte en 1984 en Macédoine (Deschka et Dimic 1986), a envahi l'Europe Centrale et l'Europe de l'Ouest à une vitesse de 60 km par an (Sefrova & Lastuvka 2001). Par comparaison de plusieurs modèles (diffusion et diffusion stratifiée), Gilbert *et al.* (2004) ont montré que l'invasion en Allemagne était le résultat d'une dispersion à courte et longue distance. De plus, lorsque la fonction qui décrit la dispersion à longue distance prend en compte la densité de la population humaine (éq. 37), le modèle donne de meilleurs résultats. En notant $h = \ln(\text{densité de population humaine})$, h_m la médiane des observations h , et φ un facteur de normalisation, la probabilité de dispersion à longue distance dépend alors de la quantité suivante :

$$P = \frac{\exp[(h - h_m) \cdot \varphi]}{1 + \exp[(h - h_m) \cdot \varphi]} \quad \text{Eq. 44}$$

Cela confirme l'hypothèse que les villes ont un impact significatif sur la progression de cet insecte. Comme les marronniers sont plantés en grand nombre dans les villes, la probabilité que le papillon soit transporté par les déplacements humains ainsi que la probabilité que le papillon soit intercepté par son hôte sont particulièrement fortes. Ce modèle a été testé et validé en France : l'insecte est arrivé en l'an 2000 et il est actuellement présent dans la plupart des régions françaises. Cette modélisation permet également d'obtenir une prévision pour l'invasion au Royaume-Uni (Gilbert *et al.* 2005).

Une seconde modélisation a été employée pour tester l'effet d'un parasitoïde (Magal *et al.* 2005) à travers le système d'équations de réaction-diffusion suivant, du type proie-prédateur :

$$\begin{cases} u_t = Du_{xx} + r_1 u f(u) - v h(u), x \in (0,1) \\ v_t = Dv_{xx} + \gamma v h(u) + r_2 v g(v), x \in (0,1) \end{cases} \quad \text{Eq. 45}$$

où f et g sont des fonctions de croissance, r_1 et r_2 les paramètres de croissance, $v h$ la mortalité des mineuses due aux parasitoïdes et γ le taux de conversion entre le nombre de proies consommées et l'accroissement de la population de parasitoïdes. En fonction de la capacité biotique du milieu pour les mineuses et pour ses parasitoïdes, on peut alors en déduire si la population invasive va être contrôlée par ses ennemis naturels ou si au contraire elle va

envahir le territoire. Contrairement à d'autres modèles, la prise en compte de l'espace diminue les chances d'avoir coexistence des deux espèces. De plus, ce modèle montre qu'une trop grande capacité de dispersion des mineuses leur serait paradoxalement fatale car elles seraient plus facilement contrôlées par les parasitoïdes.

2.2 Introduction au modèle de type enveloppe bioclimatique

2.2.1 Définition d'une enveloppe bioclimatique

La survie et le développement des espèces animales et végétales sont conditionnés par des exigences environnementales qui définissent leur niche écologique (Hutchinson 1957). La composante climatique constitue l'enveloppe bioclimatique (Pearson & Dawson 2003). L'identification de ces contraintes climatiques qui limitent la présence d'une espèce est une question d'autant plus pertinente que se pose actuellement la question du réchauffement climatique. La modélisation de cette enveloppe nécessite tout d'abord de connaître les seuils climatiques de tolérance de l'espèce concernée, puis de projeter ce seuil sur le territoire étudié. L'effet du changement climatique sur l'aire de distribution potentielle de l'espèce (contraction, expansion ou déplacement) est alors étudié en regardant l'évolution de cette enveloppe bioclimatique. La prévision est rendue possible en prenant en compte un scénario climatique. Cette méthode est donc très utile pour avoir une estimation rapide des modifications des aires de répartition des espèces en réponse au réchauffement climatique.

Afin de trouver les contraintes climatiques qui délimitent l'aire de distribution de chaque espèce, des études expérimentales sont généralement menées pour déterminer avec certitude les effets de chaque variable climatique. Mais on peut également utiliser une autre technique, celle de la discrimination. Dans ce cas, on suppose que l'on peut différencier deux groupes de points (présence ou absence de l'espèce) selon une certaine combinaison des variables climatiques. La méthode consiste alors à trouver la bonne combinaison afin de minimiser les erreurs commises.

Dans le cas de la processionnaire du pin, nous avons essayé de caractériser son aire de répartition :

- à partir de variables climatiques qui étaient utilisées dans la littérature pour définir une carte d'exclusion de la processionnaire du pin (Huchon et Démolin 1971). Dans ce cas, nous avons utilisé la discrimination linéaire afin de déterminer les conditions climatiques propres à chacun des deux groupes : endroits colonisés et non colonisés par la processionnaire.
- à partir des conditions climatiques régissant l'alimentation des chenilles (voir partie III, chapitre 2). Dans ce cas, nous proposons une cartographie du nombre de jours d'alimentation des chenilles et de la période maximale de famine. Ne connaissant pas précisément les seuils de tolérance de la processionnaire, nous nous gardons de délimiter l'enveloppe bioclimatique. Seule une interprétation de ces cartes est proposée en comparaison avec la progression de la processionnaire du pin. Cette étude fait notamment appel à une technique d'interpolation spatiale appelée krigeage.

Ces travaux font l'objet de la partie III chapitre 3 de ce mémoire.

2.2.2 Description de la discrimination

Posons X_i le vecteur des variables climatiques et Y_i la variable indiquant la présence de l'espèce. Alors on définit la fonction suivante qui renvoie la valeur 1 si l'espèce est présente sous les conditions climatiques x_i et 0 si elle est absente :

$$g : x_i \in \mathbb{R}^d \mapsto y_i \in \{0,1\}$$

L'erreur commise par cette fonction g est égale à :

$$L(g) = \Pr[g(X) \neq Y] \quad \text{Eq. 46}$$

et l'erreur empirique est donnée par

$$L_n = \Pr[g_n(X) \neq Y | \{(X_n, Y_n)\}_n] \quad \text{Eq. 47}$$

n étant le nombre d'observations et g_n la règle construite à partir de l'échantillon d'apprentissage $D_n = \{(X_1, Y_1), \dots, (X_n, Y_n)\}$.

Nous cherchons alors à minimiser cette erreur, estimée par l'expression suivante:

$$\overline{L}_n = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \mathbb{1}\{g(X_i) \neq Y_i\}, \quad \mathbb{1} \text{ représentant la fonction indicatrice.} \quad \text{Eq. 48}$$

Nous avons le résultat suivant:

$$L^* \leq L \leq \frac{1}{1 + \frac{(m_0 - m_1)^2}{(\sigma_0 + \sigma_1)^2}} = B \quad \text{Eq. 49}$$

où $m_k = \mathbb{E}[X|Y=k]$, $\sigma_k = \text{Var}[X|Y=k]$, $k \in \{0,1\}$ et L^* est l'erreur minimale. Plus cette borne B est proche de 0, plus la probabilité que la règle g commette des erreurs est faible.

En pratique, nous utilisons la fonction *lda* du langage statistique R pour discriminer les points en fonction du climat moyen entre 1971 et 2000. Puis nous projetons cette enveloppe en fonction du climat moyen entre 2001-2030 et 2031-2060 en utilisant le scénario climatique de Météo-France (voir partie III, chapitre 3).

2.2.3. Description du krigeage

Une étude expérimentale (partie III, chapitre 2) a montré que les conditions climatiques gouvernaient les capacités d'alimentation des chenilles processionnaires et qu'elles pouvaient être indirectement responsables de la répartition de la population. Nous avons donc utilisé cette contrainte pour calculer le nombre de jours pendant lesquels la processionnaire du pin pouvait se nourrir chaque hiver. Nous avons appliqué la technique du krigeage pour interpoler ces données dans l'espace. Comme la zone d'étude couvre la Région Centre et la Région Parisienne, le relief n'a pas été pris en compte et le krigeage a pu se faire sur le résultat des calculs effectués pour chaque station météorologique. Par contre, une étude similaire effectuée dans les Alpes par une équipe autrichienne (BOKU, Vienne, Autriche) a nécessité de kriger les données climatiques et d'intégrer un modèle digital d'élévation (DEM) suffisamment précis sous un logiciel SIG (Système d'Informations Géographiques) afin de rendre compte de l'ombre des montagnes, de l'effet des pentes et des expositions. Les conditions d'alimentation ont alors été calculées dans ce cas sur le maillage du krigeage.

La méthode de krigeage (Krige 1951, Matheron 1963) est particulièrement pertinente en écologie car, contrairement aux outils statistiques classiques, elle ne suppose pas que les observations soient indépendantes et identiquement distribuées. Au contraire, le krigeage est une méthode d'interpolation spatiale se basant sur le semi-variogramme, fonction qui modélise le degré moyen de similitude entre les observations en fonction de la distance h qui les sépare, selon la formule suivante :

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [z(x_i) - z(x_i + h)]^2 \quad \text{Eq. 50}$$

où $N(h)$ représente le nombre de paires de points séparés par la distance h et $z(x_i)$ est la valeur de la variable (les capacités d'alimentation, par exemple) en x_i . Généralement, lorsque la distance h entre les points augmente, la dépendance spatiale diminue et la fonction augmente jusqu'à atteindre la variance de l'échantillon. La valeur pour laquelle $\gamma(h)$ atteint cette variance est appelée la portée. Pour une distance $h=0$, on obtient souvent une valeur de γ strictement positive, appelée effet pépité, due à une variabilité locale ou à une erreur expérimentale.

La seconde étape est de choisir et d'ajuster une fonction au semi-variogramme. Pour cela, de nombreux modèles sont utilisés comme, par exemple, le modèle linéaire ($\gamma(h)=Ch$) ou le modèle exponentiel ($\gamma(h)=C(1-e^{-h})$).

Grâce à ces fonctions, nous pouvons calculer les poids W_i à donner à chaque valeur $z(x_i)$ pour connaître la valeur de la fonction z en tout point x_p du plan :

$$z(x_p) = \sum_{i=1}^m W_i \cdot z(x_i) \quad \text{Eq. 51}$$

Différents types de krigeage sont possibles, en particulier le krigeage ordinaire pour lequel la variable à interpoler est stationnaire et de moyenne inconnue. Dans ce cas, nous avons :

$$A.W=B \quad \text{Eq. 52}$$

$$\text{avec } A = \begin{pmatrix} \gamma(h_{11}) & \gamma(h_{12}) & \cdots & \gamma(h_{1m}) & 1 \\ \gamma(h_{21}) & \gamma(h_{22}) & \cdots & \gamma(h_{2m}) & 1 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ \gamma(h_{m1}) & \gamma(h_{m2}) & \cdots & \gamma(h_{mm}) & 1 \\ 1 & 1 & \cdots & 1 & 0 \end{pmatrix}, B = \begin{pmatrix} \gamma(h_{1p}) \\ \gamma(h_{2p}) \\ \vdots \\ \gamma(h_{mp}) \\ 1 \end{pmatrix} \text{ et } W = \begin{pmatrix} W_1 \\ W_2 \\ \vdots \\ W_m \\ \lambda \end{pmatrix}$$

où λ est le multiplicateur de Lagrange et $\sum_{i=1}^m W_i = 1$.

La variance de l'estimation est donnée par :

$$s^2 = W^t \cdot B \quad \text{Eq. 53}$$

Cette méthode a donc été appliquée pour interpoler les capacités d'alimentation des chenilles sur l'ensemble de la zone d'expansion allant de la zone historiquement colonisée dans la Région Centre jusqu'au Bassin-Parisien. D'autre part, cette méthode a également été

appliquée pour interpoler les conditions climatiques impliquées dans le modèle global de diffusion.

Les modèles bioclimatiques, très utiles en première approche pour détecter l'effet potentiel du changement climatique, sont d'un intérêt limité dans les études plus poussées. Leur validité a été remise en question à plusieurs reprises à cause de leur manque de réalisme (Pearson & Dawson 2003). En effet, ils n'intègrent pas des facteurs importants comme :

- la présence de l'habitat et des ressources dans la nouvelle enveloppe bioclimatique, mais aussi leur présence en continu ou comme relais pour arriver jusqu'à cette zone,
- la capacité de dispersion de la population (mobilité des individus),
- les interactions biotiques tels que la compétition pour les ressources,
- la réponse au changement climatique de l'écosystème au sein duquel se trouve l'espèce.

2.3 Modèles couplant une croissance cyclique à la dispersion

Kaitala & Ranta (1998) ont considéré un modèle de croissance cyclique de type Moran-Ricker avec retard de la densité-dépendance qui génère des cycles de 4 ans. Ce modèle, couplé à un modèle de dispersion discret dans lequel une fraction constante de la population se disperse dans les patches voisins, produit une organisation spatiale de la population. Ce modèle s'écrit :

$$X_i(k+1) = (1-m)F[X_i(k), X_i(k-1)] + \sum_{s, s \neq i} M_{si}(k) \quad \text{Eq. 54}$$

où $X_i(k)$ correspond au niveau de population dans le patch i à l'instant k , m est la proportion de migrants, $M_{si}(k)$ est le nombre d'individus partant du patch s et arrivant au patch i tel que :

$$M_{si}(k) = \frac{mF[X_s(k), X_s(k-1)] \exp(-cd_{si})}{\sum_{j, j \neq s} \exp(-cd_{sj})} \quad \text{Eq. 55}$$

et

$$F[X_i(k), X_i(k-1)] = X_i(k) \cdot \exp[r_i - a_1 X_i(k) - a_2 X_i(k-1)] \quad \text{Eq. 56}$$

Plus généralement, quelque soit le modèle de croissance utilisé pour générer les cycles, un faible taux de dispersion crée un front progressif (« travelling wave ») et une synchronie spatiale, alors qu'une dispersion plus élevée rend la dynamique homogène. De faibles mouvements dans une population de campagnols (une faible fraction de migrants et une distance de dispersion de quelques centaines de mètres) sont capables de générer des fronts avançant à une vitesse comprise entre 4.4 et 25.5 km/an (Sherratt *et al.* 2000).

La modélisation des proies et des prédateurs sous forme d'un modèle de réaction-diffusion a permis de montrer que des obstacles provoquaient des ondes progressives périodiques circulaires ou en spirales (Sherratt *et al.* 2002).

De manière générale, la modélisation de la dynamique des populations privilégie souvent la description des fluctuations temporelles ou bien le mécanisme d'expansion, mais la description simultanée des deux reste assez rare.

3. Modèle global de progression de la chenille processionnaire du pin

3.1 Description du modèle

Compte tenu de tous les modèles présentés précédemment et des données biologiques disponibles, cette partie vise à présenter le modèle complet qui a été choisi pour décrire la progression de la chenille processionnaire du pin dans le Bassin-Parisien. Cette modélisation a entièrement été développée au cours de cette thèse, et elle a nécessité la mise en place d'expériences sur terrain et une analyse des données biologiques et climatiques.

La complexité de cette modélisation vient du fait que l'expansion observée est le résultat d'une dispersion naturelle et d'une contrainte climatique actuellement altérée par le changement climatique, les paramètres impliqués dans ces mécanismes étant jusqu'à présent très mal estimés. Cette approche originale permet de prendre en compte les capacités effectives de dispersion contrairement à de nombreux modèles, tels que les enveloppes bioclimatiques, qui cherchent à estimer l'impact du changement climatique sans tenir compte de la dynamique spatio-temporelle.

Soit t_0 l'année où commence le processus de diffusion. En pratique $t_0 = 1992$ (année où le front de la processionnaire est connu – Goussard *et al.* 1999 – et période coïncidant vraisemblablement avec le début de l'expansion) ou 1972 (année où le front de la processionnaire a pu être retracé – Abgrall 2001, Battisti *et al.* 2005 – correspondant à la limite historique de la population). Soit Ω_0 le domaine initialement colonisé par la processionnaire en 1992 ou en 1972. On suppose que les conditions initiales du problème sont les suivantes :

$$\forall (x, y) \in \Omega_0, N(x, y, t = t_0 - 1) = K(x, y) \text{ et } N(x, y, t = t_0) = K(x, y)$$

$$\forall (x, y) \notin \Omega_0, N(x, y, t = t_0 - 1) = 0 \text{ et } N(x, y, t = t_0) = 0$$

avec $K(x, y)$ la capacité biotique du milieu en (x, y) .

Croissance

Le modèle de croissance discret de Ricker avec retard est appliqué avec succès à la dynamique temporelle de la processionnaire du pin (voir partie III, chapitre 1). Ce modèle est donc conservé pour décrire la croissance dans le modèle complet de dispersion. Afin de prendre en compte les coordonnées géographiques (x, y) de la population, nous considérons le modèle de croissance de Ricker sous la forme suivante :

$$N_{t+1}(x, y) = N_t(x, y) \exp \left[r \left(1 - \frac{N_{t-1}(x, y)}{K(x, y)} \right) \right] \quad \text{Eq. 57}$$

La capacité biotique de l'environnement dépend également des coordonnées géographiques par l'intermédiaire de la densité des arbres hôtes présents à l'endroit considéré.

Estimation des paramètres. Les estimations des paramètres r et K (nombre de nids pour 100 pins) sont issues du modèle de croissance appliqué indépendamment du modèle global de diffusion. La valeur de $K(x, y)$ (exprimée en nombre de nids par km²) est égale à l'estimation de K (exprimée en nombre de nids pour 100 pins) ramenée à la densité réelle de pins en (x, y) (exprimée en nombre de pins par km²).

Mortalité hivernale

Les chenilles alors présentes subissent les effets des conditions météorologiques hivernales, notamment celles qui gouvernent leur alimentation. Une fonction de survie est donc appliquée au niveau de population précédent, et elle s'écrit sous la forme:

$$S_w(x,y,t) = \frac{1}{1 + \exp[s(W_c - W_t(x,y))]} \quad \text{Eq. 58}$$

avec (x,y) les coordonnées géographiques, t l'année, W_c la valeur critique qui induit 50% de mortalité, W_t la température enregistrée ou prévue au cours de l'année t , s la sensibilité ou la résistance des chenilles face à cette température. Cette fonction est inspirée de la fonction prise par Blarer et Doebeli (1999) qui donnait le taux de diapause en fonction de la température. La densité de population après cette mortalité est estimée par :

$$\bar{N}_t(x,y) = S_w(x,y,t) N_t(x,y) \quad \text{Eq. 59}$$

Estimation des paramètres. Ces paramètres sont estimés selon la méthode décrite précédemment (§1.3), à partir de données expérimentales.

Diapause prolongée

On suppose que la population au stade de chrysalide a la possibilité d'enclencher une diapause prolongée et de se maintenir un an de plus à ce stade. La densité de population émergeant à l'année t s'écrit alors :

$$E_t(x,y,\tau=0) = (1-a)\bar{N}_t(x,y) + a\bar{N}_{t-1}(x,y) \quad \text{Eq. 60}$$

avec τ le temps continu pendant la période de vol et a le taux de diapause prolongée.

Estimation du paramètre. Ce taux de diapause prolongée a été mesuré sur le terrain dans une zone anciennement colonisée et sur la zone de front de l'expansion.

Diffusion

Ces individus se dispersent ensuite selon un processus de diffusion. Le terme de réaction étant pris en compte séparément par le modèle de Ricker avec retard, est éliminé de l'équation de diffusion. Rien n'indique que le papillon utilise le vent pour se déplacer, donc aucun terme d'advection n'est ajouté.

L'instant initial de la diffusion à chaque génération (ou itération) est $\tau=0$ l'instant du début du vol. La condition initiale est alors donnée par la densité de population émergeant (Eq. 60).

On suppose également que le flux est nul à travers la frontière du domaine considéré, à savoir :

$$\frac{\partial E}{\partial \vec{n}} = 0 \quad \text{sur } \partial\Omega, \quad \vec{n} \text{ étant la normale extérieure au domaine d'étude entier } \Omega.$$

Le modèle s'écrit alors sous la forme suivante:

$$\frac{\partial E}{\partial \tau} = D(x,y) \cdot \left(\frac{\partial^2 E}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 E}{\partial y^2} \right) \quad \text{Eq. 61}$$

où $D(x,y)$ est supposé constant par morceaux. On suppose que τ varie de 0 (émergence des papillons) à 1 (mort des papillons) car le coefficient de diffusion D est la surface nouvellement colonisée par unité de temps, donc par génération. La condition initiale propre à cette équation, $E_t(x,y,\tau=0)$, correspond à la densité des papillons émergeants, ou lorsque le taux de diapause est négligeable, cela correspond simplement à la densité de population après la mortalité hivernale.

La résolution de cette équation au temps $\tau=1$ nous donne la densité de population après la dispersion, c'est-à-dire au moment de la reproduction. On a donc :

$$E_t(x, y, \tau = 1) = N_t(x, y)$$

et c'est le terme suivant qui estime précisément la densité de population de la génération suivante (temps $t+1$) avant la prise en compte de la mortalité hivernale :

$$N_t(x, y) \cdot \exp\left[r \cdot \left(1 - \frac{\bar{N}_{t-1}(x, y)}{K(x, y)}\right)\right] \quad \text{Eq. 62}$$

Afin d'exprimer le résultat final sous une forme comparable à nos données, nous divisons cette quantité par la densité des pins de manière à obtenir un nombre de nids pour 100 pins.

Estimation du paramètre. L'estimation du coefficient est particulièrement problématique dans notre cas. En effet, ce coefficient est habituellement estimé à partir de la progression observée dans le passé (Shigesada & Kawasaki 1997), mais cette méthode n'est pas applicable ici car la progression observée est la résultante d'un processus de diffusion et d'une limitation climatique. Si nous nous référons à la progression passée, la diffusion est proche de 0 jusque dans les années 1990 étant donné que le climat ne permettait sans doute pas aux chenilles de survivre au-delà de la zone historiquement colonisée. Pourtant des observations récentes montrent que la processionnaire peut progresser de plus de 5 km par an (Battisti *et al.* 2005, voir partie III chapitre 2). Seule une estimation précise des capacités de vol des papillons, notamment des femelles, pourrait apporter les informations nécessaires pour déterminer le coefficient de diffusion. En effet, si l'on note $\langle rd \rangle$ la distance moyenne parcourue par les insectes pendant le temps τ , alors d'après Shigesada & Kawasaki (1997), on peut estimer le coefficient de la diffusion par la formule :

$$D = \frac{\langle rd \rangle^2}{\pi \tau} \quad \text{Eq. 63}$$

dans le cas d'une dispersion à partir d'un point source. La durée de vie des papillons étant très brève, on considère que $\langle rd \rangle$ est leur capacité de vol totale entre $\tau=0$ et $\tau=1$, donc :

$$D = \frac{\langle rd \rangle^2}{\pi} \quad \text{Eq. 64}$$

A défaut d'autres méthodes, nous proposons d'estimer la capacité de dispersion rd a posteriori en calant le modèle aux observations.

3.2 Analyse du schéma numérique de l'équation de diffusion

On considère le maillage suivant: $x_i=i\Delta x$, $y_j=j\Delta y$ et $\tau_n=n\Delta \tau$.

On note $E_{i,j}^n = E(x_i, y_j, \tau_n)$. En utilisant les développements limités, on peut discrétiser l'équation de diffusion et obtenir le schéma explicite suivant :

$$\frac{E_{i,j}^{n+1} - E_{i,j}^n}{\Delta \tau} = D_{i,j} \left(\frac{E_{i+1,j}^n - 2E_{i,j}^n + E_{i-1,j}^n}{\Delta x^2} + \frac{E_{i,j+1}^n - 2E_{i,j}^n + E_{i,j-1}^n}{\Delta y^2} \right) \quad \text{Eq. 65}$$

On définit l'erreur de troncature par l'expression suivante: Eq. 66

$$T(x, y, \tau) = \frac{E(x, y, \Delta\tau) - E(x, y, \tau)}{\Delta\tau} - D(x, y) \left(\frac{E(x + \Delta x, y, \tau) - 2E(x, y, \tau) + E(x - \Delta x, y, \tau)}{\Delta x^2} + \frac{E(x, y + \Delta y, \tau) - 2E(x, y, \tau) + E(x, y - \Delta y, \tau)}{\Delta y^2} \right)$$

Calculons les erreurs terme par terme : Eq. 67

$$\begin{aligned} \exists \xi \in \mathbb{R} / \frac{E(x, y, \tau + \Delta\tau) - E(x, y, \tau)}{\Delta\tau} &= \frac{\partial E(x, y, \tau)}{\partial \tau} + \frac{\Delta\tau}{2} \frac{\partial^2 E(x, y, \xi)}{\partial \tau^2}, \text{ et} \\ \exists \eta \in \mathbb{R} / \frac{E(x + \Delta x, y, \tau) - 2E(x, y, \tau) + E(x - \Delta x, y, \tau)}{\Delta x^2} &= \frac{\partial^2 E(x, y, \tau)}{\partial x^2} + \frac{\Delta x^2}{12} \frac{\partial^4 E(\eta, y, \tau)}{\partial x^4} \\ \exists \gamma \in \mathbb{R} / \frac{E(x, y + \Delta y, \tau) - 2E(x, y, \tau) + E(x, y - \Delta y, \tau)}{\Delta y^2} &= \frac{\partial^2 E(x, y, \tau)}{\partial y^2} + \frac{\Delta y^2}{12} \frac{\partial^4 E(x, \gamma, \tau)}{\partial y^4} \end{aligned}$$

L'erreur de troncature est donc :

$$T(x, y, \tau) = \frac{\Delta\tau}{2} \frac{\partial^2 E(x, y, \xi)}{\partial \tau^2} - D(x, y) \left(\frac{\Delta x^2}{12} \frac{\partial^4 E(\eta, y, \tau)}{\partial x^4} - \frac{\Delta y^2}{12} \frac{\partial^4 E(x, \gamma, \tau)}{\partial y^4} \right)$$

On peut donc trouver un majorant \bar{T} tel que :

$$|T(x, y, \tau)| \leq \bar{T} \rightarrow 0 \text{ lorsque } \Delta x \rightarrow 0, \Delta y \rightarrow 0 \text{ et } \Delta\tau \rightarrow 0. \quad \text{Eq. 68}$$

Afin d'étudier la convergence de ce schéma, on pose :

$$e_{i,j}^n = E_{i,j}^n - E(x_i, y_j, \tau_n) \quad \text{Eq. 69}$$

Comme $E_{i,j}^n$ vérifie l'équation 65 et $E(x_i, y_j, \tau_n)$ vérifie l'équation 66, alors, on a :

$$\frac{e_{i,j}^{n+1} - e_{i,j}^n}{\Delta\tau} = D_{i,j} \left(\frac{e_{i+1,j}^n - 2e_{i,j}^n + e_{i-1,j}^n}{\Delta x^2} + \frac{e_{i,j+1}^n - 2e_{i,j}^n + e_{i,j-1}^n}{\Delta y^2} \right) - T_{i,j}^n \quad \text{Eq. 70}$$

On en déduit donc : Eq. 71

$$e_{i,j}^{n+1} = \left(1 - 2D_{i,j} \left(\frac{\Delta\tau}{\Delta x^2} + \frac{\Delta\tau}{\Delta y^2} \right) \right) e_{i,j}^n + D_{i,j} \left(\frac{\Delta\tau \cdot (e_{i+1,j}^n + e_{i-1,j}^n)}{\Delta x^2} + \frac{\Delta\tau \cdot (e_{i,j+1}^n + e_{i,j-1}^n)}{\Delta y^2} \right) - \Delta\tau \cdot T_{i,j}^n$$

Si l'on pose $\nu_x = \frac{\Delta\tau}{\Delta x^2}$ et $\nu_y = \frac{\Delta\tau}{\Delta y^2}$ ainsi que $e_{\max}^n = \max\{|e_{i,j}^n|, \forall i, j\}$ et

$D_{\max} = \max\{|D_{i,j}|, \forall i, j\}$, on obtient :

$$|e_{i,j}^{n+1}| \leq (1 - 2D_{i,j}(\nu_x + \nu_y)) e_{\max}^n + 2D_{i,j}(\nu_x + \nu_y) e_{\max}^n + \Delta\tau \cdot \bar{T} \quad \text{Eq. 72}$$

si $1 - 2D_{i,j}(\nu_x + \nu_y) \geq 0$, soit $D_{i,j} \leq \frac{1}{2(\nu_x + \nu_y)}, \forall i, j$ Eq. 73

D'où la condition suivante :

$$D_{\max}(\nu_x + \nu_y) \leq \frac{1}{2} \quad \text{Eq. 74}$$

Finalement, on a :

$$\left| e_{i,j}^{n+1} \right| \leq e_{\max}^n + \Delta\tau \cdot \bar{T} , \forall i, j \quad \text{Eq. 75}$$

Donc :

$$e_{\max}^{n+1} \leq e_{\max}^n + \Delta\tau \cdot \bar{T} \quad \text{Eq. 76}$$

Comme nous utilisons la condition initiale au temps $n=0$, alors $e^0 = 0$.

Par itération, on obtient donc :

$$e_{\max}^n \leq n \cdot \Delta\tau \cdot \bar{T} \rightarrow 0 \text{ lorsque } \Delta x \rightarrow 0, \Delta y \rightarrow 0 \text{ et } \Delta\tau \rightarrow 0. \quad \text{Eq. 77}$$

Il suffit donc de s'assurer que l'inégalité 74 soit vérifiée pour que le schéma converge.

Partie III

Application à la chenille processionnaire du pin

Sommaire

1. Présentation du modèle biologique	p.40
1.1 Problématique scientifique	p.40
1.2 Nuisance de la processionnaire du pin	p.41
1.3 Biologie de la processionnaire du pin	p.42
2. Objectifs précis de la modélisation	p.43
3. Modélisation de la dynamique spatio-temporelle de la processionnaire du pin	p.44
<u>Chapitre 1</u> : Mathematical evidence of an outbreak periodicity in populations of pine processionary moth (<i>Thaumetopoea pityocampa</i> L.) in France	p.47
Présentation de la publication	p.49
Publication	p.51
<u>Chapitre 2</u> : Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures	p.77
Présentation de la publication	p.79
Publication	p.81
<u>Chapitre 3</u> : Modelling the effects of climate change on the pine processionary moth (<i>Thaumetopoea pityocampa</i> L.) expansion in France	p.107
Présentation de la publication	p.109
Publication	p.111
<u>Chapitre 4</u> : A northward expansion driven by climate warming and diffusion ...	p.137
Présentation de la publication	p.139
Publication	p.141

1. Présentation du modèle biologique

1.1 Problématique scientifique

La processionnaire du pin est un exemple particulièrement pertinent pour illustrer l'impact du climat. L'étude de cet insecte a commencé bien avant que le problème du réchauffement climatique ne se pose. Les travaux de Guy Démolin sur le rôle du climat, débutés dans les années 1960, ont abouti à la description de la chronologie du cycle biologique de la processionnaire du pin en fonction de la latitude et de l'altitude, ou autrement dit, suivant différentes régions climatiques (Démolin 1969b). D'autre part, il a montré l'impact des conditions climatiques sur la survie de la processionnaire. La carte d'exclusion (Huchon & Démolin 1971), construite en combinant la moyenne des températures minimales du mois de janvier et la durée annuelle d'insolation, décrit parfaitement l'aire de répartition de l'espèce.

Mais depuis quelques années, on observe la progression de la processionnaire du pin vers le nord et dans les régions montagneuses, en particulier le Massif Central et les Alpes (fig. 1). La cartographie de l'aire d'exclusion potentielle de la processionnaire est donc de moins en moins respectée. Une zone d'étude aux alentours d'Orléans a fait l'objet d'une attention particulière depuis de nombreuses années (Fig. 2). Selon les conditions climatiques (la rigueur de l'hiver), le front de la processionnaire dans la Région Centre oscillait entre la vallée du Cher et la vallée de la Loire (Abgrall 2001). Mais dès le début des années 1990, le front a dépassé la Loire et a ensuite continué à progresser vers le nord (Geri *et al.* 1996). Parallèlement à cette expansion, on a observé une hausse des températures hivernales ainsi qu'un accroissement des plantations en pins (Goussard *et al.* 1999). Une zone d'étude dans les Hautes-Alpes (Fig. 2) nous permet également de suivre cette progression en altitude.

On peut donc se demander dans quelle mesure le réchauffement climatique est responsable de cette expansion et quelle sera l'ampleur de cette expansion dans les prochaines années.



Figure 1 : Expansion de la processionnaire du pin en France. En trait orange : front de la population sur la période 1969 – 1980 (CTGREF-INRA 1980), en trait épais rouge : front en 2005 (INRA & DSF).

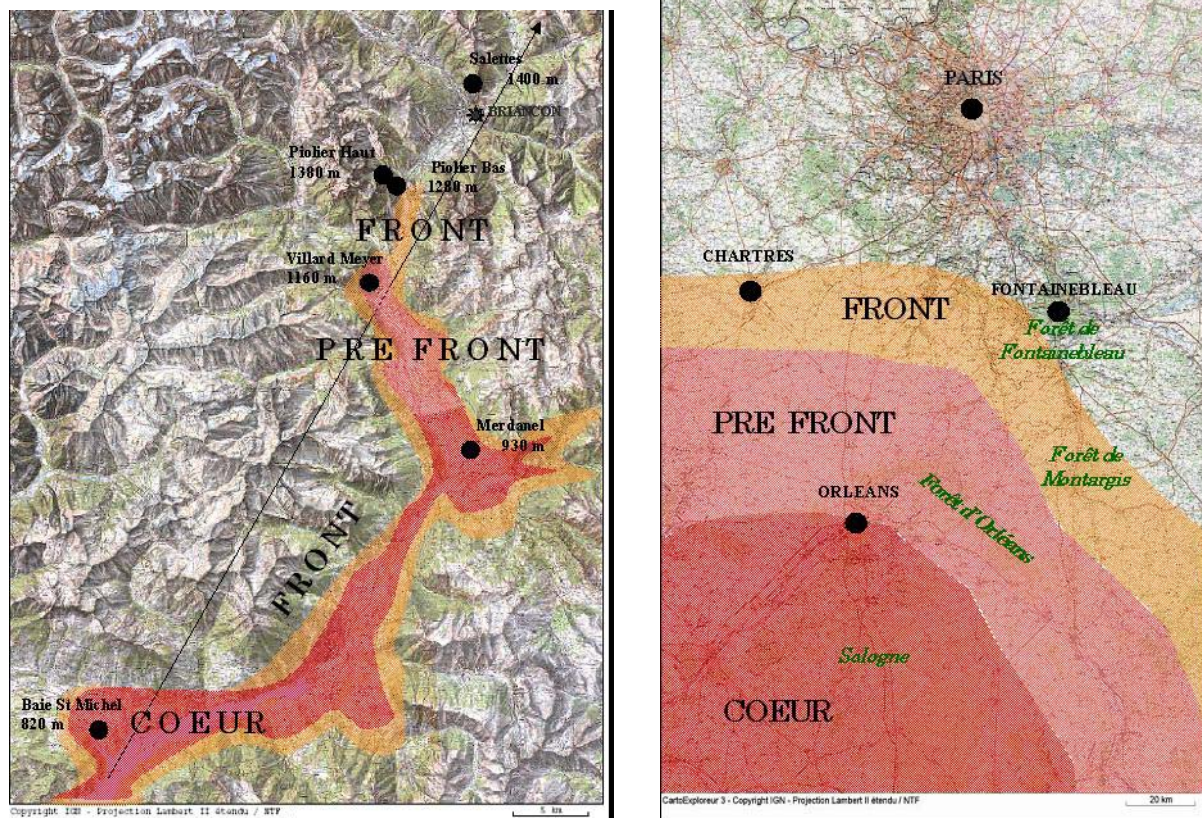


Figure 2 : Expansion en altitude dans les Hautes-Alpes et vers le nord dans le Bassin-Parisien.

1.2 Nuisance de la processionnaire du pin

La chenille processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffmüller) est l'un des plus importants ravageurs forestiers en France et dans de nombreux pays méditerranéens. En effet, en se nourrissant des aiguilles des pins, la chenille provoque un ralentissement de la croissance de l'arbre (Laurent-Hervouet 1986) et une sensibilité accrue aux maladies et autres insectes forestiers nuisibles. La perte de production attribuée à la processionnaire est relativement sérieuse pour l'économie forestière (Démolin 1969a). D'autre part, le caractère urticant des poils des chenilles constitue un risque important pour la santé publique (Lamy 1990). En cas de manipulation, les chenilles aux derniers stades larvaires libèrent des poils microscopiques très allergènes en forme de harpons qui peuvent provoquer des réactions violentes chez l'homme et chez les animaux. Ces réactions se manifestent principalement par des démangeaisons, mais des problèmes respiratoires, ophtalmologiques, cardiaques, neurologiques et des chocs anaphylactiques ont également été signalés. La majorité des cas touchent les enfants et les animaux domestiques. Ce danger est surtout présent dans les régions récemment colonisées par l'insecte où ces risques sont encore méconnus. La progression de l'insecte est donc un problème de grande importance dans tous les pays où il est présent.

1.3. Biologie de la processionnaire du pin

La processionnaire du pin se caractérise par son cycle biologique inversé par rapport à d'autres insectes. En effet, son développement larvaire s'effectue pendant l'hiver (Fig. 3). Par conséquent, toutes ses activités physiologiques ainsi que la durée de son développement sont conditionnées par les conditions météorologiques hivernales. Dans tous les cas, son cycle biologique s'achève en un an ou un multiple d'un an. Cette synchronisation temporelle et saisonnière du cycle (à un endroit donné) est rendue possible par une période de diapause, c'est-à-dire un arrêt de développement, qui dure plus ou moins longtemps de telle sorte à compenser les variabilités du cycle biologique et à achever le cycle en un an (Huchon & Démolin 1970). Lorsque la synchronisation s'avère impossible pour cause d'un retard trop important de développement (généralement dans les zones plus froides), une diapause prolongée peut alors s'enclencher et permettre à l'insecte de rester un an, voire même jusqu'à six ans, en arrêt de développement.

Après cette période de diapause, la processionnaire du pin, sous forme de chrysalide, va se métamorphoser en adulte. Cette phase aérienne du cycle biologique a lieu généralement en été, mais la phénologie est variable selon les régions. Les papillons s'accouplent et les femelles se dispersent aussitôt et pondent leurs œufs sur les aiguilles d'un pin. On estime que leur orientation est gouvernée par un effet silhouette lié à la morphologie des arbres-hôtes (Démolin 1969a). Leurs capacités de vol seraient assez faibles car leur lourd abdomen chargé d'œufs ne ferait pas d'elles de très bons voiliers. Les femelles ne pondent qu'une seule fois mais elles peuvent déposer jusqu'à 320 œufs, ce nombre dépendant de leurs conditions d'alimentation durant le stade larvaire (Abgrall 2001). La durée de vie des papillons est très brève car elle est de l'ordre de un ou deux jours au plus.

L'éclosion des œufs se produit 30 à 45 jours après la ponte. Les chenilles ainsi écloses vont passer successivement par cinq stades larvaires que l'on note respectivement de manière abrégée, L1, L2, L3, L4 et L5. Ces stades correspondent à un âge biologique facilement repérable par leur taille qui varie de 1,5 mm à 5 cm. C'est à partir du stade L3 qu'elles deviennent urticantes (Lamy 1990). Les jeunes chenilles, de caractère grégaire, tissent en commun de légers fils de soie qui forment des pré-nids. Elles sortent du nid durant la nuit pour se nourrir lorsque les conditions climatiques le permettent. Elles se déplacent sur le pin au fur et à mesure que les aiguilles sont consommées. Elles abandonnent alors leur pré-nid et en tissent un autre ailleurs. A l'approche de l'hiver, les chenilles tissent un nid blanc et soyeux beaucoup plus épais leur permettant de se protéger des baisses de température en captant les rayons du soleil. Ces nids définitifs sont facilement repérables et permettent aisément un suivi de la population.

A la fin du stade L5 (généralement au printemps mais variable selon les régions), les chenilles partent en procession. Elles descendent du pin en se suivant en file indienne et s'enfouissent dans la terre, non loin de l'arbre où elles se sont développées. Ces enfouissements peuvent comporter jusqu'à quelques milliers d'individus. Les chenilles ainsi enfouies tissent un cocon individuel en quelques jours, se transforment en chrysalide et le processus de diapause s'enclenche.

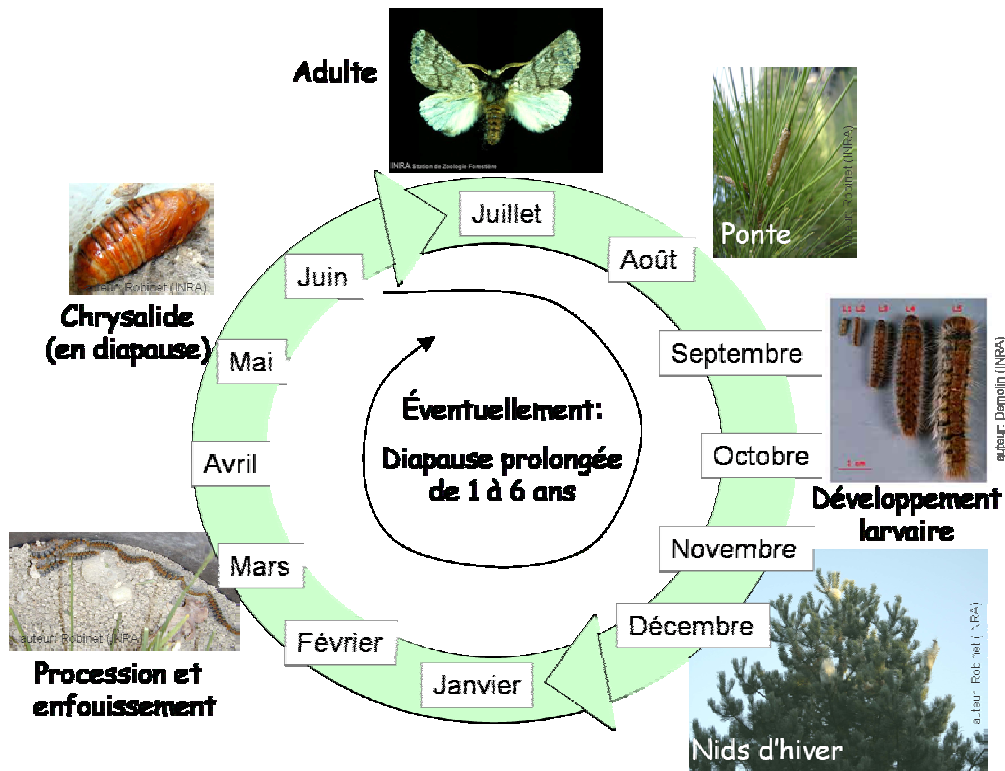


Fig. 3 : Cycle biologique de la processionnaire du pin (observé par exemple en Région Centre).

Afin de simplifier l'écriture par la suite, la génération de l'hiver 2002-2003 par exemple sera appelée la génération de l'année 2003. Il en est de même pour les variables climatiques hivernales.

Comme le suivi de la population s'effectue principalement en observant les nids, nous supposons que le nombre de nids pour 100 pins est représentatif de la densité de population et nous utiliserons cette variable dans notre étude et dans nos modèles.

2. Objectifs précis de la modélisation

Comme de nombreux insectes forestiers, la processionnaire du pin a un cycle de pullulation assez régulier. On admet en effet que son cycle a une périodicité d'environ 6 ans (Abgrall 2001), sans que cela n'ait été formellement démontré. Du fait de la nuisance de la processionnaire (§1.2), un réseau de surveillance couvrant toute l'aire de répartition de la processionnaire du pin en France a été mis en place dès 1969 (Abgrall 2001). Des observations ont ainsi été faites sur des centaines de sites chaque année. Une grande base de données est donc disponible à ce jour pour analyser les fluctuations numériques de la population. Le premier objectif est donc de prouver mathématiquement le caractère cyclique des pullulations. Nous analysons ensuite le rôle de différents facteurs biologiques observés dans le cadre de ce réseau de surveillance (notamment la fécondité, le parasitisme, et la diapause prolongée) et nous construisons un modèle de croissance. Nous testons également l'effet des conditions climatiques sur la composante du niveau de population qui n'est pas expliquée par cette densité dépendance. En effet, des événements climatiques extrêmes et l'oscillation naturelle du climat d'année en année peuvent être à l'origine de la perturbation du cycle de pullulation, pouvant même créer une synchronisation spatiale appelée effet

Moran. Cette modélisation de la fluctuation temporelle de la population est intégrée dans un modèle plus complet développé dans un second temps.

Le deuxième objectif est de construire un modèle pour comprendre le mécanisme d'expansion de la population de la processionnaire du pin, notamment le rôle du climat. Même si la littérature suggère certains seuils climatiques (température létale de -16°C et la combinaison de la radiation solaire avec la moyenne de la température minimale du mois de janvier, Démolin 1969b), il apparaît nécessaire de recueillir des données expérimentales pour pouvoir décrire explicitement l'action des conditions climatiques sur la progression de la population. Pour cela, nous avons mené une expérience de terrain de grande ampleur sur une zone d'expansion vers le nord (dans la Région Centre et le Bassin Parisien) et sur une zone d'expansion en altitude (dans les Alpes françaises et italiennes), en collaboration avec les équipes impliquées dans le contrat PROMOTH (§1.3). Dans chacune de ces zones, nous avons considéré des sites répartis le long d'axes (appelés transects) allant d'une zone cœur jusqu'au-delà du front. Dans chaque site, nous avons greffé 10 nids (ou pontes) sur 10 pins différents et nous avons enregistré les conditions climatiques durant tout le développement larvaire. Cette étude vise à comprendre comment le climat agit sur la population, et en particulier sur les capacités d'alimentation des chenilles (chapitre 2). Nous modélisons ensuite le mécanisme à l'aide de ces données et nous analysons rétrospectivement le lien avec la progression observée de la population dans le Bassin-Parisien et à l'échelle de la France (chapitre 3).

Dans cette deuxième étude, les conditions climatiques définissent une contrainte qui délimite l'enveloppe bioclimatique, c'est-à-dire la zone dans laquelle l'espèce a ou aurait la possibilité de survivre si elle s'y trouvait. Même si cette limite peut varier d'année en année, c'est plutôt sous forme d'une tendance qu'elle est perçue. En effet, il est nécessaire que des conditions favorables se maintiennent sur une période suffisamment longue pour qu'une colonisation soit couronnée de succès et que la population soit définitivement établie avant de poursuivre son avancée.

3. Modélisation de la dynamique spatio-temporelle de la processionnaire du pin

La modélisation de la dynamique spatio-temporelle de la chenille processionnaire du pin fait l'objet de 4 publications (acceptées, soumises ou en préparation) présentées sous forme de 4 chapitres différents.

Dans cette étude, on considère que le nombre de nids pour 100 pins est représentatif du niveau de population. En effet, cette variable a permis d'estimer assez facilement le niveau d'infestation depuis des années et la précision de cette estimation s'est avérée satisfaisante dans le cadre des plans de lutte, objectif principal du réseau de surveillance. Mais il faudrait montrer que cette variable est un indicateur suffisamment précis du niveau de population pour être utilisée dans la modélisation mathématique la dynamique de la processionnaire du pin, hypothèse que nous admettons pour l'instant.

Le chapitre 1 est entièrement consacré à la modélisation de la dynamique temporelle de la processionnaire du pin. Cette étude aboutit à la construction d'un modèle de croissance de la population repris par la suite dans l'étude spatio-temporelle.

L'aspect spatial de la dynamique est abordé dès le deuxième chapitre. La publication présentée dans le chapitre 2, écrite en collaboration avec plusieurs équipes européennes et une équipe américaine, a pour objectif de comprendre le rôle du réchauffement climatique dans l'expansion latitudinale et altitudinale de la processionnaire du pin. Pour cela, nous analysons les données expérimentales de laboratoire et de terrain ainsi que l'évolution du front de la processionnaire en s'appuyant sur les données historiques. Nous décrivons alors un mécanisme très original qui pourrait expliquer en grande partie l'expansion de la population, ou du moins, l'amélioration des conditions de survie des chenilles dans les zones les plus éloignées de leur aire de répartition.

Dans le chapitre 3, nous modélisons ce mécanisme dans la zone d'expansion latitudinale située dans la Région Centre et le sud de la Région Parisienne. Nous analysons et interprétons les résultats du modèle et nous proposons une extension à plus grande échelle spatiale et temporelle.

Le dernier chapitre reprend l'ensemble de ces résultats afin de construire un modèle complet qui décrive la dynamique spatio-temporelle de la processionnaire du pin. La première partie de la publication consiste à étudier numériquement le comportement de ce modèle. Dans une seconde partie, nous appliquons le modèle à la même zone d'étude que précédemment, à savoir la zone d'expansion vers le Bassin Parisien.

Chapitre 1

Mathematical evidence of an outbreak periodicity in populations of pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* L.) in France

Preuve mathématique de la périodicité des pullulations de la chenille
processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* L.) en France

Christelle Robinet* & Alain Roques*

* Station de Zoologie Forestière, INRA Orléans, France

Sommaire

Présentation de la publication

Introduction	p.49
I. Analyse statistique	p.49
II. Modélisation mathématique	p.49
Conclusion	p.50

Publication

Introduction	p.53
Material & methods	p.54
Results	p.57
Discussion	p.58
Conclusion	p.61

Publication soumise à *Population Ecology* le 11/10/2005

INTRODUCTION

Les fluctuations numériques de nombreuses espèces, et particulièrement des insectes forestiers défoliateurs, ont souvent intrigué les écologistes par leur quasi-périodicité. Le caractère urticant de la chenille processionnaire du pin ainsi que les dégâts qu'elle occasionne sur les pins ont incité à créer un réseau de surveillance dès 1969. Une importante base de données gérée actuellement par le Département de la Santé des Forêts (DSF) est donc disponible à ce jour. D'après ces observations, les pullulations de la chenille sembleraient avoir lieu tous les 6 ans sans que cette périodicité n'ait été formellement démontrée.

L'objectif de ce travail est donc d'exploiter au mieux ces séries temporelles, indispensables à toute modélisation et exceptionnelles en dynamique des populations de part la durée de l'observation. Par la suite, le niveau de population sera estimé par le nombre de nids pour 100 arbres. Nous allons utiliser les outils statistiques et mathématiques les plus adéquates afin de prouver le caractère périodique des pullulations de la processionnaire du pin. Cette étude nous amène à développer un modèle de croissance de la population qui est le point départ de la modélisation globale de la dynamique de la processionnaire.

I. ANALYSE STATISTIQUE

Méthodes. Nous avons analysé de manière statistique les 31 séries temporelles issues de sites suivis en continu de 1981 à 2003, jamais traités contre la processionnaire du pin, ainsi que 4 séries, chacune constituée par le regroupement des observations d'un même département (pour les départements 18, 37, 41 et 45 situés dans la zone d'expansion vers la Région Parisienne et dans la zone cœur). Chaque niveau de population N_t est transformé en $x_t = \ln(N_t + 1)$ et la tendance linéaire de la série est éliminée ($\sigma_t = x_t - (a + b.t)$). La fonction d'auto-corrélation (ACF) est alors appliquée pour tester si les données montrent une structure aléatoire, puis l'analyse spectrale est ensuite employée afin de déterminer les périodes dominantes de chaque série. Ensuite nous appliquons la fonction d'auto-corrélation partielle (PACF) pour comprendre quel est le rôle de chaque génération dans la dynamique de la population. Nous étudions également les corrélations entre différentes variables biologiques (nombre de nids, nombre de papillons capturés, fécondité, taux de diapause prolongée, parasitisme) enregistrées entre 1969 et 1980 pour proposer une explication cohérente aux résultats précédents.

Résultats. La périodicité dégagée par ces séries sont globalement peu significatives. D'après l'ACF, seules trois séries temporelles montrent effectivement une période significative de 6 ans. Des périodes significatives de 7 à 12 ans sont également détectées. L'analyse spectrale met en évidence une période prépondérante de 9 ans. La fonction PACF permet de détecter une densité dépendance avec retard. En effet, la population à l'instant t a un impact positif sur la population à l'instant $t+1$: la fécondité explique de manière significative le niveau de population suivant. Mais le niveau de population à l'instant $t-1$ a un impact négatif : un niveau de population suffisamment élevé affecte la fécondité de la génération suivante.

II. MODÉLISATION MATHÉMATIQUE

Méthodes. Deux modèles de croissance différents sont proposés pour décrire la dynamique temporelle de la population : un modèle auto-régressif d'ordre 2 et le modèle de Ricker avec retard. Ces deux modèles prennent en compte deux générations consécutives pour expliquer la suivante, conformément à la densité-dépendance observée précédemment. La

méthode des moindres carrés non linéaire (nls) est utilisée pour estimer chaque paramètre, pour chacune des 35 (=31+4) séries temporelles. Pour déterminer l'impact des conditions climatiques, nous avons considéré la composante du niveau de population qui était indépendante de la densité de population. Nous avons donc calculé les résidus du modèle de Ricker et nous avons sélectionné les variables climatiques les plus corrélées avec eux, parmi les variables évoquées dans la littérature. Ces variables ont été introduites dans le modèle de Ricker avec retard grâce une fonction de survie S :

$$S(W) = \frac{1}{1 + \exp[s \times (W_c - W)]}$$

le paramètre s étant la sensibilité de la survie face à la variable climatique W et W_c la valeur critique de cette variable, c'est-à-dire la valeur pour laquelle nous obtenons 50% de mortalité. Comme le niveau de population est exprimé en nombre de nids, si les conditions climatiques interviennent avant la construction du nid, la mortalité correspondante est immédiatement observée. Sinon l'effet de ces conditions climatiques est observé l'année suivante. Le modèle de Ricker avec retard a donc été corrigé de la manière suivante :

$$N_{t+1} = N_t \times S(W_t^d) \times \exp \left[r \left(1 - \frac{N_{t-1} \times S(W_{t-1}^d)}{K} \right) \right] \times S(W_{t+1}^i)$$

où i se réfère aux effets observés immédiatement et d aux effets retardés.

Résultats. Le modèle de Ricker avec retard s'avère meilleur que le modèle statistique pour décrire la dynamique temporelle de la processionnaire du pin : dans le premier, 42% des 31 séries montrent une corrélation R^2 hautement significative ($P < 0.001$) entre les observations et les estimations alors qu'elles ne sont que 19% dans le second modèle. La moyenne des estimations hautement significatives du paramètre de croissance r est égale à 1,05. D'après Murray (2002), le modèle de Ricker avec retard génère des cycles de 6 ans lorsque ce paramètre est précisément égal à 1. On en déduit donc que les pullulations de la processionnaire du pin ont une périodicité sous jacente de 6 ans. Le modèle de Ricker est également plus efficace que le modèle statistique dans les départements 37 et 41 historiquement colonisés par la processionnaire, mais aucun des deux n'est satisfaisant dans les départements 18 et 45 colonisés ces dernières années. Dans ces deux départements, le climat semble jouer un rôle fondamental. En intégrant les variables climatiques les plus explicatives dans le modèle de Ricker, nous pouvons estimer jusqu'à 95% de la variance du niveau de population.

CONCLUSION

Malgré des résultats statistiques peu significatifs, la modélisation mathématique du niveau de population a permis de montrer une structure cyclique sous jacente d'une période de 6 ans. Les conditions climatiques peuvent expliquer les perturbations du cycle notamment dans les zones nouvellement colonisées qui n'offrent pas toujours un climat favorable.

Mathematical evidence of
an outbreak periodicity in populations of pine processionary moth
(*Thaumetopoea pityocampa* L.) in France

Christelle Robinet and Alain Roques

C. Robinet (✉) · A. Roques

INRA Zoologie Forestière, Av. de la pomme de pin, BP 20619 Ardon, 45166 Olivet, France.

Tel. +33-2-38-41-78-61; Fax +33-2-38-41-78-79

e-mail: robinet@orleans.inra.fr

Abstract

Foliage feeding insects commonly exhibit periodic outbreaks but to date causes of this general pattern have been discussed. In this paper, we aim to prove that another forest defoliator, the Pine Processionary Moth (PPM), displays periodic outbreaks in pine stands. An extensive survey of the PPM conducted in France since 1981 provides a remarkable data base to investigate. As the population statistically shows a delayed density-dependence and a negative feedback, we analysed additional biological variables and concluded to the negative effect of the population level on fecundity, a driven factor of the population level. A second order autoregressive model and a delayed Ricker model were applied to describe this underlying mechanism. By comparison, the second one fits better the PPM population dynamics and, coupled to a theoretical result, this model indirectly gives the evidence of a 6-year periodicity in the outbreak cycle. At a regional scale, the fitted success of this model clearly differs between recently and historically colonized areas. We examined the role of climatic conditions but they appear weakly correlated with the population fluctuation. However, when we introduce a survival function which includes the most explaining climatic variables in the delayed Ricker model, the fitted success in these regions incredibly increases. Consequently, our results suggest that the PPM outbreak cycle is mainly attributed to a complex biotic regulation, and climatic incidents during winter could be involved in the cycle disturbance, especially in recently colonized areas.

Key words

Climate impact · Cyclic population dynamics · Delayed induced response · Density-dependence · Forest defoliator · Modelling

Introduction

Most natural herbivores never reach epidemic densities (Mattson and Addy 1975; Mason 1987; Hunter 1995). However, a number of forest insect species feeding on foliage display outbreaks, which may result in total defoliation of host trees (Varley et al. 1973; Myers 1988; Berryman 1995). In most species, the timing of such outbreaks is irregular and difficult to predict (Liebhold et al. 2000a) but the existence of population cycles is noticeable for several lepidopteran defoliators. Baltensweiler et al. (1977) pointed out a remarkable regularity in the temporal fluctuations of the population densities of larch budmoth, *Zeiraphera diniana* Gn., which vary by more than 10,000-fold over four or five generations and usually peak every 8-10 years in the subalpine range of the Alps. Statistical evidence of a quite similar periodicity in outbreak dynamics also exists for a birch geometrid, *Epirrita autumnata* (Borkausen) in Fennoscandia (9-10 years; Haukioja et al. 1988) and gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) in North America (10-11 years; Miller et al. 1989; Williams and Liebhold 1995a). To what extent this multi-year periodicity in dynamics could be a more general pattern in forest defoliator moths remains a question, the more as the causes of such outbreaks remain largely debated (Liebhold et al. 2000a).

In larch budmoth for instance, different kinds of biotic factors such as host tree response to high-density populations (Baltensweiler et al. 1977), long-range migrations of adult moths related to intra-specific competition for resources (Baltensweiler and Fischlin 1988), and density-dependent mortality caused by natural enemies (Turchin et al. 2003) have been successively considered to generate cycles. Environment reactions, called Delayed Inducible Resistance or Delayed Induced Response (DIR), seem to explain a significant part of the temporal dynamics of foliage-feeding forest insects (Haukioja 1980, Rhoades 1985). The relationship between the host plant and the insect outbreak is probably a common key factor in the forest defoliator moths dynamics. In *Epirrita autumnata*, adults do not feed, so larval growth rate and, consequently, larval resources determine the potential of fecundity (Ruohomäki et al. 2000) and a large part of the population fluctuation. Even though density-dependent processes seem to regulate also the population of gypsy moth at low and high densities, Liebhold et al. (2000b) found that fluctuation of its predator population – which is closely associated with the mast production – was probably the main responsible factor in the regime change and in the outbreaks.

Modelling usually provides helpful information to understand the underlying mechanisms of regulation and to prove the periodicity. Different models are capable of generating oscillations in a population dynamics. Volterra (1926) proposed the first predator-prey model to study the periodical fluctuation of a fish population in the Adriatic and more recently complex population dynamics, especially nonlinear interactions, were remarkably described by self-exciting threshold autoregressive models (Tong 1990). Stenseth et al. (1998) even derived such a statistical model from a predator-prey model in the Canadian Lynx dynamics, and concluded to the equivalence between both approaches in this particular case. A compromise between pure statistical and complete mechanistic models could be found in the delayed Ricker model since it reproduces the growth dynamics through a simplified biological process. Density dependence and delayed negative feedbacks appear through the two previous generations. Moreover, in a theoretical point of view, the discrete form of the delayed Ricker model goes from a stable equilibrium when the growth parameter $r < 1$ to an unstable equilibrium when $r > 1$ by a transition state which generates a periodical cycle of exactly 6 years when the growth rate parameter $r = 1$ (Murray 2002).

We aimed to test whether a multi-year periodicity in outbreaks also exists in a pine processionary moth (later abbreviated in PPM), *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller) (Lepidoptera, Notodontidae), which exhibits quite regular defoliating patterns

on pine. Native of the Mediterranean Basin, PPM is currently expanding its range polewards with global warming, being easily detected because of its large, conspicuous white winter nests (Battisti et al., in press). Because of its economic impact on pine forests (Démolin 1969a, Laurent-Hervouët 1986) as well as on human health (urticating hairs, Lamy 1990), PPM has been the focus of long-term monitoring all over the Mediterranean Basin (in France, Abgrall 2001, Démolin 1974; in Italy, Tiberi et Niccoli 1984; in Greece, Devokta et al. 1992; in Israel, Halperin 1986; in Marocco, Hassani 1990), generating a large set of historical data. In France, yearly counts of winter PPM nests have been carried out within a network of about 400 plots since 1969 (cemagref, inra, dsf). Despite this enormous research effort, there remain many unanswered questions about the patterns of PPM abundance in time and space. Based on field observations, Abgrall (2001) pragmatically assumed a rough 6-year cycle in PPM damage at local level in some pine stands of France, but he simultaneously pointed out that large temporal irregularities and a relatively high variation in damage intensity supplied less evidence of periodicity in most areas.

In this paper, we first intend to re-analyze Abgrall's time series using autocorrelation functions (ACFs; Box and Jenkins 1976) and spectral analysis in order to test for periodic behaviour of PPM outbreaks at both local and regional scale. We will then apply a second order autoregressive model and a delayed Ricker model in order to determine the mechanisms involved in population cyclicity and the effect of climatic conditions.

Materials and methods

Insect model and data collection

PPM is a univoltine insect, whose phenology largely varies with climatic conditions (Démolin 1969b, 1974). Adult emergence, immediately followed by mating and egg-laying, occurs between early summer in cool, mountainous areas, and mid fall in areas with Mediterranean climate. Larval development occurs during autumn and winter. The larvae are gregarious, and develop inside a white silk nest which is especially conspicuous during winter. The colony nocturnally feeds on the needles when the air temperature is above 0°C only if the nest temperature has reached the activation threshold of 9°C the preceding day (Battisti et al., in press).

Literature points out the general importance of climatic conditions on the PPM population level and on its range distribution. Geri (1996) found that the mean of daily minimum temperatures in November was correlated with the current population level whereas the mean of daily minimum temperatures from December to February was correlated with the following generation. Larvae undergo the pressure of such climatic conditions up to the end of their development.

Then, in late winter or spring the larvae form a procession and pupate in the soil. A variable proportion of the colony enters an extended diapause which may last up to six years (Démolin 1969b), and whose mechanisms are poorly understood.

In areas where the risk of damage to the pine stand or to the human health is too high, PPM population is controlled by treatments with *Bacillus thuringiensis* (or diflubenzuron in the past).

A monitoring network, indispensable to plan eventual treatments, was created in 1969, and PPM population is still carefully surveyed by the French Forest Health Department (DSF). During 1969-1980, mainly biology traits were recorded on around 50 plots: light trapping to study emergence, larvae, pupae and egg masses collection and hatching control to examine parasitism and fertility, forced burying to observe the extended diapause, and nests

monitoring. Since 1981, the survey focused on an extensive nests monitoring within a number between 400 and 600 of permanent plots. Each plot, covering 100 to 200 pines on around 2500m², are particularly sensitive to the PPM (young open stands, older close stand, south edges, and preferred host species). The monitoring is based on a nest counting, easily spotted due to their size and white colour. Here we considered the abundance of the nests through the number of nests per 100 pines.

Analysis of population time series

Among the hundreds observed plots, we considered only the ones surveyed without disruption between 1981 and 2003, and never been treated with pesticides against the PPM (31 time series, Figure 1). Regional dynamics, based on the whole untreated plots located in four administrative departments (Cher 18, Indre-et-Loire 37, Loir-et-Cher 41, and Loiret 45) in the Région Centre of France (Figure 1), was also investigated. For these aggregated plots, we calculated the annual mean of population level (number of nests per 100 pines) in each of the four geographic zones. Then we associated climatic data from meteorological stations (source: Météo-France) located in each zone to determine the effect of climate on the PPM cycle.

Let N_t the number of nests per 100 pines during the winter ($t-1, t$) on a particular place (plot or zone) and consider $x_t = \ln(N_t + 1)$. The term 1 is added because the population may decrease down to 0. Then we removed the linear trend from the 35 time series composed of the 31 individual plots and the 4 zones ($\sigma_t = x_t - (a + b.t)$). We observed graphically the behaviour of the transformed growth rate (estimated by $\hat{r}_t = \sigma_{t+1} - \sigma_t$) according to the residuals σ_t . Then we looked for periodic patterns in the residuals series of the linear regression applying two different methods: the auto-correlation function, ACF, (Box and Jenkins 1976) and the spectral analysis, using the statistical language R. In the first one, the Barlett's criterion states that the cycle has a significant period T if the correlation is higher than $2/\sqrt{n}$ at lag T (n being the length of the time series) or if the correlation is less than $-2/\sqrt{n}$ at the lag nearest $T/2$ (in our case, $n=23$ and $2/\sqrt{n} = 0.417$). The second method consists in estimating the Lomb periodogram (Lomb 1976), using the routine *spec.lomb* of the package *nlt*.

To detect precisely the order of the density dependence i.e. the number of previous generations explaining individually a part of the next one, we used the partial autocorrelation function (PACF) (Box and Jenkins 1976). The significant threshold is also based on Barlett's criterion.

Modelling the yearly fluctuation of PPM populations

Since the PPM is univoltine, discrete time models fit quite well this problem. Data analysis and modelling were performed on R. The fitted success of each model was evaluated by the significance of the parameters and by the Pearson correlation between observations and predicted values.

Mechanism understanding

Firstly, a statistical analysis was done to detect the most important mechanisms in the population fluctuation. Biological indicators of 9 representative populations out of the 50 ones were reported by Abgrall (2001) between the winters 1969-1970 and 1979-1980 (Fig. 1), the surveyed indicators being: the nests density, the number of moth captures, the biological potential (fecundity), the rate of prolonged diapause, the eggs and larvae parasitism. We used

the *leaps* routine of R and the C_p of Mallows to select the best predictors of the nest density.

Model 1: Statistical model

We considered the simplest autoregressive model allowing the influence of two previous generations within a single regime. This model can be written as follow:

$$x_{t+1} = a_0 + b_0 \cdot x_t + c_0 \cdot x_{t-1}$$

where b_0 is the coefficient of the direct effect of density dependence whereas c_0 is the coefficient of the delayed effect. Least-squares estimates of both coefficients were calculated for each of the 35 time series using the *lm* routine of R.

Model 2: Mechanistic model

We applied the delayed Ricker model to the population time series. Here we worked directly on the population level N_t because a ln-transformation would have been meaningless. Let r the growth rate and K the carrying capacity (expressed in a number of nests per 100 pines). The levels of two successive generations were used to calculate the level of the next one according to the following expression.

$$N_{t+1} = N_t \times \exp\left[r\left(1 - \frac{N_{t-1}}{K}\right)\right]$$

Nonlinear least-squares estimates were calculated by the Gauss-Newton algorithm using the *nls* routine.

Impact of climatic conditions

We analysed the relationship between the climatic conditions and the population fluctuation in the 4 zones during the 23-year period. In order to detect precisely the climate effect on the population level, we removed the effect of density dependence by considering the residuals of the delayed Ricker model. As the PPM phenology is connected to the climatic region, the effect of the same climatic conditions on the PPM could differ slightly from one zone to another. So, the four zones were studied separately. We assumed that the conditions experienced by the PPM were the same than the conditions recorded by the climatic station located in the same zone. Pearson correlations between 4 climatic variables and residuals have been calculated. We considered the following variables: the mean of daily minimum temperatures in November and from December to February (variables suggested by Geri 1996), but also the annual mean of daily minimum temperatures and the absolute minimum temperature. Since mortality can not be instantaneously observed if it occurs when the nest is already built, correlation was calculated with the corresponding residual but also with a delay of one year. We finally tested the periodicity of the explaining climatic variables using the ACF and the spectral analysis.

Model 3: Effect of climatic conditions in the mechanistic model

The most correlated climatic variables W were integrated in the previous Ricker model using the following survival function:

$$S(W) = \frac{1}{1 + \exp[s \times (W_c - W)]}$$

where W is a given climatic variable, W_c is the threshold value defined as the value which induces 50% of mortality and s is the sensibility to this climatic variable. Let us assume that for climatic variables which do not have huge fluctuations (average variables like the monthly or the annual mean), the sensibility is such that 1°C below the threshold, 10% of the larvae still survive (i.e. $s=2.20$). Since the absolute minimum temperature shows high amplitude in

its oscillation, we assume in this case that 20% of larvae survive when temperature is 1°C below the threshold (i.e. $s=1.39$).

Climatic conditions that induce an immediate or a delayed mortality effect do not act in a similar way. Therefore we proposed to modify the delayed Ricker model as follow:

$$N_{t+1} = N_t \times S(W_t^d) \times \exp \left[r \left(1 - \frac{N_{t-1} \times S(W_{t-1}^d)}{K} \right) \right] \times S(W_{t+1}^i)$$

In this way we adjust the level of population of the two last generations according to potential winter mortality due to a climatic variable whose effect is delayed (W^d , d referring to delayed) and that could not be detected when the nests were monitored. Pines are mostly defoliated by late instar larvae, so we take account of the population level N_{t-1} after the winter mortality in the over-population effect. We also corrected the next generation level by autumnal mortality due to the immediate effect of a climatic variable (W^i , i referring to immediate) which occurs before the nests construction. Estimates of r , K , W_c^d and W_c^i were calculated using also *nls*.

Results

Analysis of population time series

Phase portraits r_t against x_t can be divided into 2 groups (Figure 2-a and 2-b), whether the graph exhibits at least two orbits around the same point with similar magnitude (16 individual plots and the 4 aggregated plots), or not (15 individual plots with irregular orbits or anarchic behaviour). Most of the time series shows orbital trajectories, and even 6 individual plots and 2 aggregated zones display three nice orbits.

According to the ACF results, three individual plots show effectively a significant period of 6 years but one plot show a 7-year periodicity, six plots an 8-year periodicity, one plot a 9-year periodicity and two plots a 12-year periodicity. Aggregated time series also exhibit periodic patterns (Fig.3-a): 8-year periodicity for the populations 41 and 45, 10-year periodicity for the population 37 but no significant periodicity for the population 18. The results of the spectral analysis differ slightly. On figure 3-b, the four time series exhibit a great peak at the frequency 0.111, corresponding to a period of 9 years. This periodicity is not statistically significant except for the population 37 ($P=0.026$). In the 3 other populations, a second peak corresponding to a period of 6 years appears but with a lower amplitude. Concerning the 31 individual plots, periods from 4 to 12 years are observed but only three periods of 9 years, one of 10 years and one of 12 years are significant (Fig. 4).

The PACFs indicate that the growth rate r_t depends significantly on x_{t-1} and its contribution has a positive impact (15 significant positive correlations among the 31 time series, and 3 among the aggregated plots) whereas x_{t-2} and x_{t-3} have a lower impact but a negative one (respectively 2 and 3 significant negative correlations among the 31 plots).

Modelling

Mechanism understanding

The number of nests (generation G_t) is mainly explained by the fecundity of the maternal moth (G_{t-1}) ($r=0.40$, $P=0.001$). Then the *leaps* function retains the number of captures of parental moths (G_{t-1}) and the egg parasitism of the present generation (G_t) but they are not significant. Fecundity is significantly correlated to the number of captures of the previous generation but the correlation is negative ($r=-0.31$, $P=0.03$), and the number of

captures and the number of nests of the same generation are also significantly correlated ($r=0.32$, $P=0.01$). As for the egg parasitism, no significant correlation is observed with previous levels of population and all the other biological variables. The prolonged diapause does not appear to act significantly in the outbreak mechanism.

Model 1: Statistical model

From 16 to 43% of the variance is explained by this model for the 4 zones (Table 1). Among the 31 individual time series, 55% of the estimated series have a significant correlation ($P<0.05$) with observations and 19% show a highly significant correlation ($P<0.001$). On the whole the first order of density dependence fits better than the second one: 16 coefficients b_0 are significant to only 2 for c_0 and this difference is even clearer for the 4 zones (Table 1). Moreover these significant estimates of b_0 and c_0 are respectively positive and negative. So, the autoregressive model confirms the positive impact of x_t on x_{t+1} and the negative impact of x_{t-1} .

Model 2: Mechanistic modelling

Nonlinear least-squares estimates of both parameters of the Ricker model are given in table 2 for the 4 zones. On the whole they have a quite high level of significance and the pattern of the dynamics is very well approximated (Fig.5). Over the 31 individual time series, 18 (58%) show a significant correlation R^2 ($P<0.05$) between the observations and the predictions and even 13 (42%) show a highly significant correlation ($P<0.001$). The mean \pm the standard deviation of the highly significant estimates of r is equal to 1.05 ± 0.23 .

Impact of climatic conditions

The relationship between the residuals of the delayed Ricker model and climatic conditions are statistically very low. The variables showing a statistical significant and coherent correlation are: the mean of minimum temperature in November without delay ($R^2=0.23$, $P=0.03$, zone 18 and $R^2=0.27$, $P=0.02$, zone 45), the annual mean of minimum temperature ($R^2=0.26$, $P=0.02$, zone 18 and $R^2=0.27$, $P=0.02$, zone 37) and the absolute minimum temperature ($R^2=0.24$, $P=0.02$, zone 18 and $R^2=0.31$, $P=0.02$, zone 45). As the absolute minimum temperature is significantly correlated with the annual minimum temperature in the zone 18 ($R^2=0.38$, $P=0.002$), with a lower effect on the residuals, we decide to exclude this variable from the model. Among these explaining climatic variables, only the absolute minimum temperature (zone 45) tends to exhibit a 6-year periodical cycle, the auto-correlation function reaching the value $-2/\sqrt{n}$ at lag 3. The periodogram confirms this result but the 6-year periodicity is not significant ($P=0.310$).

Model 3: Effect of climatic conditions in the mechanistic model

When we introduce the previous climatic variables into the Ricker model according to the time lag reaction (immediate or delayed), we obtain the results presented in table 3. Estimations of r , K and the temperature thresholds are mainly highly significant. The correlation coefficient R^2 reaches respectively 0.71, 0.77 and 0.95 for the administrative departments 18, 37 and 45. The simulations fit particularly well the observations (Figure 5).

Discussion

Periodicity of outbreaks and mechanism of biotic feedbacks

Population fluctuation differs strongly between insect species, from periodic to eruptive cycles. The phase portraits of the PPM population (Fig. 2) typically exhibit cyclic

patterns around a single equilibrium indicating a delayed density-dependence feedback (Berryman 1986, 1987). Statistical analysis also comforts this periodic or quasi-periodic behaviour for a few time series. Second-order feedback process, often suspected in this case (Berryman 1986), is validated by the damped oscillation of the PACF. Delayed density dependence, detected by a negative autocorrelation value of time lag 2, means that over-population induces a delayed pressure. Models used in this study also support the effect of a second order regulation in the PPM dynamics. The delayed impact of density dependence is not properly represented by the statistical model because only few parameters are significant but it is far better expressed in the delayed Ricker model. For the administrative department 37 (resp. 41), parameters are significant and the correlation has increased from 0.43 to 0.80 (resp. from 0.16 to 0.32). The mean of highly significant growth parameter r among the 31 time series being roughly equal to 1, we conclude that the PPM is likely to have an intrinsic 6-years periodical cycle according the theoretical result.

Cyclic behavior would be all the more probable than the order of density dependence is high even if a time lag of one generation is sufficient to create such dynamics (Bjornstad et al. 1995). Recent studies have suggested that delayed-induced response (DIR) of host plant could be one of the key factors in several species dynamics (Ruohomäki et al. 2000, Kamata 2000). This interaction between the defoliator and its host plant could bring a common explanation to the periodicity of outbreaks. In contrast, species which feed on annual plants could not have such reciprocal relationship from year to year. In the PPM, available data do not permit to analyse rigorously the role of the host response. Since the PPM feeds mainly on pines, and occasionally on *Cedrus* spp. and *Pseudotsuga menziesii* (Roques et al. 2002), interactions of the type herbivore-plant and DIR are probably essential. As PPM adults do not feed, fecundity of the females depends directly on the quality of their feeding during the larval development (Abgrall 2001). The results clearly confirm that fecundity is inversely correlated to the previous generation level and therefore it could be a major driven force of regulation. As for gypsy moth (Baltensweiler and Fischlin 1988), Battisti (1988) showed that after an outbreak of Italian PPM populations, not only the quantity of foliage changed but also the quality of the needles (higher energetic value and lower nitrogen content), the sex-ratio changed to the advantage of males thanks to their stronger resistance to inadequate food, and fecundity of females was also reduced. Hodar et al. (2004) also established a link between larval survival and previous defoliation within a Spanish PPM population but argued that this process can not induce a collapse without concomitant winter mortality. Despite the lack of clear evidence, results in literature and those presented in this paper would suggest that the initial level of the generation $t+1$ is function of the fitness of the generation t which might be closely linked to the damage caused by the generation $t-1$. Consequently, the delayed Ricker model, which implicitly includes these negative feedbacks, is particularly convenient.

Even if the cause of the outbreak periodicity could be attributed to an intra-specific regulation, it is sometimes the result of an interaction with another species. The modelling of the larch budmoth dynamics recently concluded that the interaction with parasitoids was the main driving factor even if the food quality could also be implied in this mechanism (Turchin et al. 2003). This type of relationship defined more generally by the prey-predator system, generates also quite regular oscillations. As our analysis do not show a significant impact of parasitism on the PPM population level and literature does not clearly support this type of regulation, the PPM outbreaks are probably explained by other factors. Even in the apparent case of a prey-predator system, the gypsy moth and small mammals relationship is in fact the result of a complex interaction between this system, mast production (food resources of small mammals), acorns production and exogenous factors (Liebhold 2000b).

Other behaviours could be involved in a population dynamics. Eruptive outbreaks of *Neodiprion sertifer* or *Diprion pini* occurs every 10-20 years in central Europe and

Scandinavia without any periodic pattern (Larsson et al. 1993). Cocoon predators but also a diapause strategy and the occurrence of dry and hot summers seem to account for the dynamics (Sharov 1993, Larsson et al. 1993, Geri 1980). Even if extended diapause does not appear to be a key factor in the PPM outbreaks, it ought to be more carefully considered in case of additional data. Indeed Démolin (1974) asserted that two outbreaks separated by a latence of one year could be explained by the emergence of diapausing individuals.

We can also wonder whether genetic deviation across the outbreak phases is implied in the PPM dynamics. Greater fecundity capacities at the end of a latence period might explain the incredible increase of population within only a few years. Sex ratio might also be disturbed by an unusual genetic selection.

Beyond such biological considerations, the role of spatial dimension has been of a great importance in many cases (Liebhold et al. 2000b, Ruohomäki et al. 2000) and must be discussed even if it was excluded from mathematical analysis. As PPM was locally surveyed on plots, the observed dynamics is representative of one population and interpretation can not be confused by different behaviours on the surrounding. When we gather plots by zone, the regional dynamics do not differ a lot from individual records.

A study of spatial synchrony could bring complementary information about the propagation of the outbreaks and we could test the hypothesis of a travelling wave. We did not test yet any dispersal effect but cycles are rather synchronized (figure 5) and, even if males are able to migrate at long distance (around 25km, Roques et al. 2005), females are considered to have very bad flight capacities (around 2 km, Démolin 1969a). So, this process has little chance to modify our results.

This study suggests different kinds of explanations but it is of limited value in deducing the ultimate causes of outbreaks as long as we do not prove that the nests density is representative of the population abundance. The number of larvae inside the nest probably depends on the nest size, like for the western tent caterpillar (Myers 2000), but also on plenty other factors. We need to check whether the dynamics of nests is globally equivalent to the dynamics of the real PPM population and, maybe we ought to adjust the nests density to the nest features.

Role of meteorological conditions in outbreaks

We considered winter climatic variables potentially involved in the population fluctuation even if the heat wave during the summer 2003 proved for the first time that summer conditions are able to cause a population collapse (DSF 2004). Fortuitous correlations between these variables and the population level or growth rate are limited but unfortunately never excluded.

Models including density-dependence and climatic factors were mainly derived from an autoregressive model (for instance in a plant-deer-climate system, Forchhammer et al. 1998) or from a modified Ricker model for the stock-recruitment in fishery populations (Clark et al. 2003, Morales-Bojorquez et al. 2003).

The original way we included climatic conditions in the delayed-Ricker model gives interesting results. In the administrative department 18 and 45, the growth parameter r which was lower than 1 in the simple delayed-Ricker model has increased up to 1.2 and 1.3 in the modified Ricker model and the corresponding simulations fit particularly well the observations (Figure 5). It allows higher and more synchronized peak for the population 18, particularly for the last outbreak. The growth rate was probably erroneously limited by climatic factors in the first model.

On the other hand, the population 41 does not show any strong relationship with climatic variables and the modified model does not improve the correlation in the

administrative department 37. Nevertheless the basic delayed Ricker model fitted relatively well these time series. This result is probably due to the weak correlation with the climatic conditions. In the department 37, the climate seems so mild that only a weak impact on the PPM population is recorded. Indeed the annual mean of minimum temperature from 1981 to 2003 is equal to 7.4°C and 7.5°C in the administrative departments 37 and 41, whereas it is equal to 7.2°C and even 6.8°C in the departments 18 and 45 respectively. So, in the first departments, the outbreaks cycle can not be explained by such exogenous variables. This means also that climatic conditions may have a bigger impact in the North-Eastward zones where population is close to the expansion area (dept 18 and 45, figure 1).

The periodicity analysis of climatic variables indicates that the absolute minimum temperature would have 6-year periodic pattern. On figure 6, the graphs of population level and the absolute minimum temperature are superimposed. In the administrative department 45, temperature turns below -12°C from 1985 to 1987, in 1991, 1996 and 1997. As these minima mostly appear during outbreaks, we can not distinguish the effect of over-population from the delayed effect of cold temperatures in the collapse. Nevertheless we can suspect the importance of these cold winters in the unusually long period of very low population level during 1986-1989. The third outbreak (in 1997) is unusually low and it seems to be broken by such cold temperature. As concerned the administrative department 18, the same general phenomenon appears but cold temperatures in 1991 did not stop the population increase.

Williams 1995b and Liebhold 2000ab reported that autocorrelation in an exogenous mortality factor can artificially create the effect of a delayed density dependence. As the absolute minimum temperature is not significantly auto-correlated, we can assume that it can not interfere in our interpretation. A negative feedback was shown also for population time series weakly correlated to climatic conditions and elsewhere climatic conditions did not present significant periodicity, so our analysis seems rather consistent.

Conclusion

The intrinsic pattern of temporal population fluctuation is tricky to explain due to numerous interactions, but evidence of another forest defoliator with periodical outbreaks is now established. Literature would support that survival, fecundity and DIR related to outbreak phases are the major driven forces but they could not explain themselves the sudden collapse without another particular event. Even if climatic conditions are incontestably able to disturb the PPM population fluctuation – mainly at the edge of the PPM distribution – they do not seem to be the main factor responsible of the outbreak cycle. It seems that climatic conditions are all the more important that the population is close to the expansion area where bioclimatic constraints have a higher probability not to be satisfied. As DSF plots are mostly located in core areas i.e. areas colonized since a long time by the PPM and historical outbreaks have been reported in the South of France, climatic conditions are likely to play a minor part in the PPM outbreaks. In that case, biotic factors and their delayed negative feedback could account for the underlying cycle of 6 years and the delayed Ricker model would be a successful modelling of the temporal dynamics.

Acknowledgements

We acknowledge financial support from EU project Promoth QLK5-CT-2002-00852 and the Région Centre “programme de recherche inter-organismes et interdisciplinaires 2003 de la Région Centre”. We are grateful to Laurence Bouhot-Delduc (French Agriculture Ministry), Jean-Luc Flot (French Forest Health Department, DSF) and the whole correspondents who collected the PPM data. We thank Sandy Liebhold, Guy Barles, and Lionel Roques for their helpful comments but also Jacques Garcia, Francis Goussard, Patrick Pineau, Jean-Paul Raimbault, and Jérôme Rousselet (INRA, Orléans, France) for field assistance and discussion.

References

- Abgrall JF (2001) Le réseau surveillance Processionnaire du Pin en France 1969-1989. Conception-Historique-Résultats. Cemagref.
- Abgrall JF, Bouhot L (1990) Le réseau de surveillance de la Processionnaire du Pin en France : vingt années de recul. La santé des Forêts en 1989, pp 18–21
- Abgrall JF, Bouhot L (1990) Population fluctuation of the pine processionary (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.) in France from 1969 to 1989. Proceedings of the XIX IUFRO Congress Montreal.
- Baltensweiler W, Benz G, Bovey P, and Delucci V (1977) Dynamics of larch bud moth populations. Annu Rev Entomol 22:79–100.
- Baltensweiler W, Fischlin A (1988) The larch bud moth in the Alps. In: Berryman A (ed) Dynamics of the forest insect populations. Plenum Press, New York, pp 331-351
- Battisti A (1988) Host-plant relationships and population dynamics of the Pine Processionary Caterpillar (*Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiffermüller). J Appl Ent 105:393–402
- Battisti A, Stastny M, Netherer S, Robinet C, Schopf A, Roques A, Larsson S Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures (in press, Ecol Appl).
- Berryman A (1986) On the dynamics of blackheaded budworm populations. The Canadian Entomologist 118:775–779
- Berryman A (1987) The theory and classification of outbreaks. In: Barbosa P, Schultz JC (eds). Insect Outbreaks. Academic Press. San Diego, pp 3–30
- Berryman A (1995) What causes population cycles of forest lepidoptera? Trends Ecol Evol 11:28–32
- Berryman A, Turchin P (2001) Identifying the density-dependent structure underlying ecological time series. OIKOS 92:265–270
- Box GEP, Jenkins GM (1976) Time series analysis: forecast and control. Holden Day
- Bjornstad ON, Falck W, Stenseth NC (1995) A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modeling approach. Proc RO Soc Lon B 262:127–133
- Clark RA, Fox CJ, Viner D and Livermore M (2003) North Sea cod and climate change – modelling the effects of temperature on population dynamics. Global Change Biology 9:1669–1680
- Démolin G (1969a) Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance écologique. Ann Sci Forest 1: 81–102
- Démolin G (1969b) - Bioecología de la procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidencia de los factores climáticos. Bol Serv Plag For, 12: 9–24.
- Démolin G (1974) Incidence du climat sur les gradations de population de la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Recherches d'éléments ou d'indices sur les potentialités négatives des populations. Prognose. C.R. fin de contrat D.G.R.S.T.
- Démolin G, Abgrall J-F., Bouhot-Delduc L (1996) Evolution de l'aire de la Processionnaire du Pin en France. Les cahiers du DSF 1-1996. La santé des forêts 1995, pp 26–28
- Devkota B, Breuer M and Schmidt GH (1992) Observations on the flight activity of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den. and Schiff.) in Greece using synthetic sex-pheromone and light traps (Insecta: Lepidoptera: Thaumetopoeidae). Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura, 24:147–157.
- DSF Nord-Ouest (2004) Santé de la forêt en Ile de France et Centre en 2003: quel diagnostic? Fleury-les-Aubrais, 4 p.

- Forchhammer MC, Stenseth NC, Post E and Langvatn R (1998) Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proc R Soc Lond B* 265:341-350
- Geri C (1980) Application des méthodes d'études démécologiques aux insectes défoliateurs forestiers. Cas de *Diprion pini* L. (Hym. Diprionidae). Dynamique des populations de la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lep. Thaumetopoeidae) dans l'île de Corse. Thèse Docteur Es-Sciences. Paris. pp.1-249
- Geri C, Saintonge F-X, De Villebonne D, Goussard F (1996) Observation sur l'évolution récente des populations de Processionnaires du Pin en Sologne. *Les cahiers du DSF* 1-1996. La santé des forêts 1995, pp 55–56.
- Goussard F, Saintonge F-X, Geri C, Auger-Rozenberg M-A, Pasquier-Barre F, Rousselet J (1999) Accroissement des risques de dégâts de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiff. en région Centre, dû au réchauffement climatique (Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Ann Soc Entomol Fr*, 35:341–343.
- Halperin J. (1986) Application of ptyolure for detection and control of *Thaumetopoea pityocampa* in Israel. *Bulletin OEPP* 16:627–632.
- Hassani A El (1990) Principal methods of monitoring of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) in Morocco. *Proc. Thaumetopoea- Symp. (Neustadt/Rbge., Germany, 1989)*, pp 52.
- Haukioja E (1980) On the role of plant defenses in the fluctuations of herbivore populations. *Oikos* 35:202–213
- Haukioja E, Neuvonen S, Hanhimäki S, Niemelä P (1988) The autumnal moth in Fennoscandia. In: Berryman AA (ed) *Dynamics of forest insect populations. Patterns, causes, implications*. Plenum, New York, pp 163–178
- Hodar JA, Zamora R, Castro J, Baraza E (2004) Feast and famine: previous defoliation limiting survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in Scots pine *Pinus sylvestris*. *Acta Oecologica* 26:203-210
- Huchon H, Démolin G (1971) La bioécologie de la processionnaire du pin. Dispersion potentielle. Dispersion actuelle. *Phytoma* 23 (225):11–20.
- Hunter A F (1995) Ecology, life history, and phylogeny of outbreak and nonoutbreak species. In: Cappuccino N and Price PW (eds) *Population dynamics: new approaches and synthesis*. Academic Press, pp. 41–64
- Kamata N (2000) Population dynamics of the beech caterpillar, *Syntypistis punctatella*, and biotic and abiotic factors. *Popul Ecol* 42:267–278
- Lamy M (1990) Contact dermatitis (erucism) produced by processionary caterpillars (genus *Thaumetopoea*). *J Appl Ent* 110:425–437.
- Larsson S, Björkman C, Kidd NAC (1993) Outbreaks in diprionid sawflies: why some species and not others? In: Wagner M., Raffa K.F (eds). *Sawfly life history. Adaptations to woody plants*. Academic Press. San Diego, pp 453–483
- Laurent-Hervouët N (1986) Measurement of radial growth losses in some *Pinus* species caused by two forest defoliators. Part 1: The pine processionary caterpillar in the Mediterranean region. *Ann Sci For* 43:239–262.
- Liebhold A, Kamata N (2000a) Are population cycles and spatial synchrony a universal characteristic of forest insect populations? *Popul Ecol* 42:205–209
- Liebhold A, Elkinton J, Williams D, Musika R-M (2000b) What causes outbreaks of the gypsy moth in North America? *Popul Ecol* 42:257–266
- Lomb NR (1976) Least-squares frequency-analysis of unequally spaced data. *Astrophysics and Space Science* 39:447-462
- Mattson WJ, Addy ND (1975) Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science* 190:515–522

- Mason RR (1987) Nonoutbreak species of forest Lepidoptera. In: Barbosa P, Schultz JC (eds) Insect outbreaks. Academic Press, San Diego, pp 31-58
- Miller DR, Mo TK, Wallner WE (1989) Influence of climate on gypsy moth defoliation in southern New England. *Environ Entomol* 18:646–650
- Morales-Bojorquez E, Gomez-Munoz VM, Felix-Uraga R, Alvarado-Castillo RM (2003) Relation between recruitment, sea surface temperature, and density-dependence mortality of the Pacific sardine (*Sardinops caeruleus*) off the southwest coast of the Baja California Peninsula, Mexico. *Sci. Mar.* 67(1):25–32
- Murray JD (2002) *Mathematical Biology I. An Introduction* (3rd Ed.), Springer-Verlag, New York
- Myers JH (1988) Can a general hypothesis explain population cycles of forest lepidoptera? *Adv Ecol Res* 18:179–242
- Myers JH (2000) Population fluctuations of the western tent caterpillar in southwestern British Columbia. *Popul Ecol* 42:231–241
- R Development Core Team (2004) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
<http://www.R-project.org>
- Rhoades D (1985) Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: their relevance in herbivore population dynamics. *Am Nat* 125:205–238
- Roques A, Boivin S and Auger-Rozenberg M-A (2002) Douglas-fir vs. Lodgepole pine in Europe: colonization of exotic conifer species by native phytophagous insects depends on taxonomic isolation. Pacific Temperature Conifers International Symposium, IUFRO Working Parties S2.02.05 and S2.01.06, Orléans, France, May 27-30 2002
- Roques A, Rousselet J, Robinet C, Goussard F and Battisti A (2005) Range Expansion of the Pine Processionary Moth (PPM) in Europe, I- Mechanisms underlying PPM expansion in France in relation to global warming. USDA meeting on Invasive Pests, Annapolis, Maryland, USA, January 18-21 2005
- Ruohomäki K, Tanhuanpää M, Ayres MP, Kaitaniemi P, Tammaru T, Haukioja E (2000) Causes of cyclicity of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera, Geometridae): grandiose theory and tedious practice. *Popul Ecol* 42:211–223
- Sharov AA (1993) Biology and population dynamics of the common pine sawfly, *Diprion pini* L., in Russia. In: Wagner M, Raffa KF (eds). Sawfly life history. Adaptations to woody plants. Academic Press. San Diego, pp 409–429
- Stenseth NC, Falck W, Chan K-S, Bjornstad ON, O’Donoghue M, Tong H, Boonstra R, Boutin S, Krebs CJ, Yoccoz NG (1998) From patterns to processes: Phase and density dependencies in the Canadian lynx cycle. *Proc Natl Acad Sci* 95:15430–15435
- Tiberi R and Niccoli A (1984) Observations over several years on the use of traps with the sex pheromone of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Redia* 47:129–144
- Tong H (1990) *Non-linear Time series: A Dynamical System Approach* (Clarendon, Oxford)
- Turchin P, Wood SN, Ellner SP, Kendall BE, Murdoch WW, Fischlin A, Casa J, McCauley E, Briggs CJ (2003) Dynamical effects of plant quality and parasitism on population cycles of larch budmoth. *Ecology* 84:1207–1214
- Varley GC, Gradwell GR, and Hassell MP (1973) *Insect Population Ecology: An Analytical Approach*. Blackwell. Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- William DW, Liebhold AM (1995a) Influence of weather on the synchrony of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) outbreaks in New England. *Environ Entomol* 24:987–995
- Williams DW, Liebhold AM (1995b) Detection of delayed density dependence: effects of autocorrelation in an exogenous factor. *Ecology* 76:1005–1008

Table 1. Parameters estimate and R^2 between observations and predicted values in the auto-regressive model.

zone	a_0	b_0	c_0	R^2
18	1.32 *	0.61*	-0.14	0.18
37	1.26	0.71**	-0.13	0.43***
41	1.80*	0.48*	-0.22	0.16
45	2.17**	0.66**	-0.41	0.31**

Table 2. Parameters estimate and R^2 between observations and predicted values in the delayed Ricker model.

zone	r	K	R^2
18	0.88	11.73**	0.08
37	1.19*	57.16**	0.80***
41	1.21**	11.00***	0.32**
45	0.58	36.23*	0.25*

Table 3. Parameters estimate and R^2 between observations and predicted values in the delayed Ricker model corrected by climatic variables (letter i refers to immediate impact and letter d to the delayed impact).

zone	r	K	Temperature threshold W_c			R^2
			Tmin Nov ⁱ	Abs Tmin ^d	Tmin ^d	
18	1.21***	78.71**	2.02***		6.71***	0.71***
37	1.94***	64.03***			7.95***	0.78***
41	-	-				-
45	1.32***	93.30***	2.53***	-11.56***		0.95***

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

Figure legends

Figure 1. Location of PPM data used in this study.

- ▲ 31 plots where the population level was monitored continuously since 1981
- 9 plots where biological information were collected between 1970 and 1980

The four administrative departments (18, 37, 41, and 45) of the Région Centre were included in the study of the climatic impact. The PPM front in 1992 (the bottom dotted line) and in 2004 (the top dotted line) are represented.

Figure 2. Phase-portrait. Plot of annual population growth rate (r_t) against the level of the population (x_t). Figure 2-a and 2-b give respectively representative trajectories of time series showing at least two similar orbits and time series with more irregular orbits.

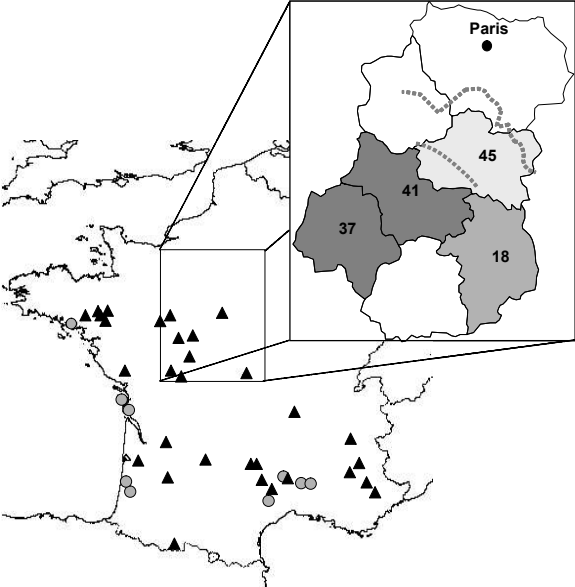
Figure 3. (a) Auto-correlation functions and (b) Lomb periodograms of the 4 aggregated time series in the Région Centre.

Figure 4. Periodicity and its significance resulting of the Lomb periodogram for the 31 individual plots.

Figure 5. Plot of the population fluctuation and predicted values in the 4 zones according to the autoregressive model, the delayed Ricker model and its modified version.

Figure 6. Plot of the population fluctuation and the absolute minimum temperature in the administrative departments 18 and 45.

Figure 1



author: Robinet

Figure 2-a

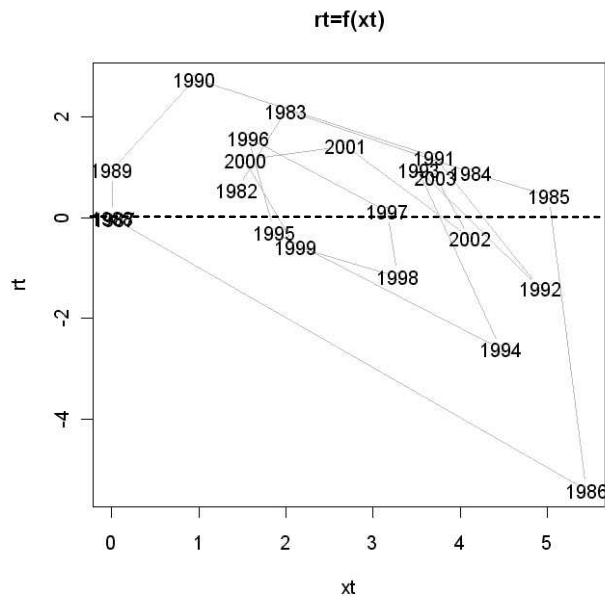
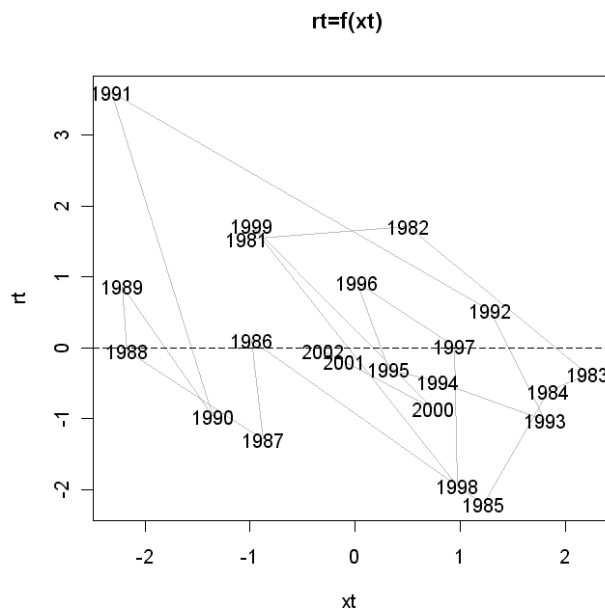
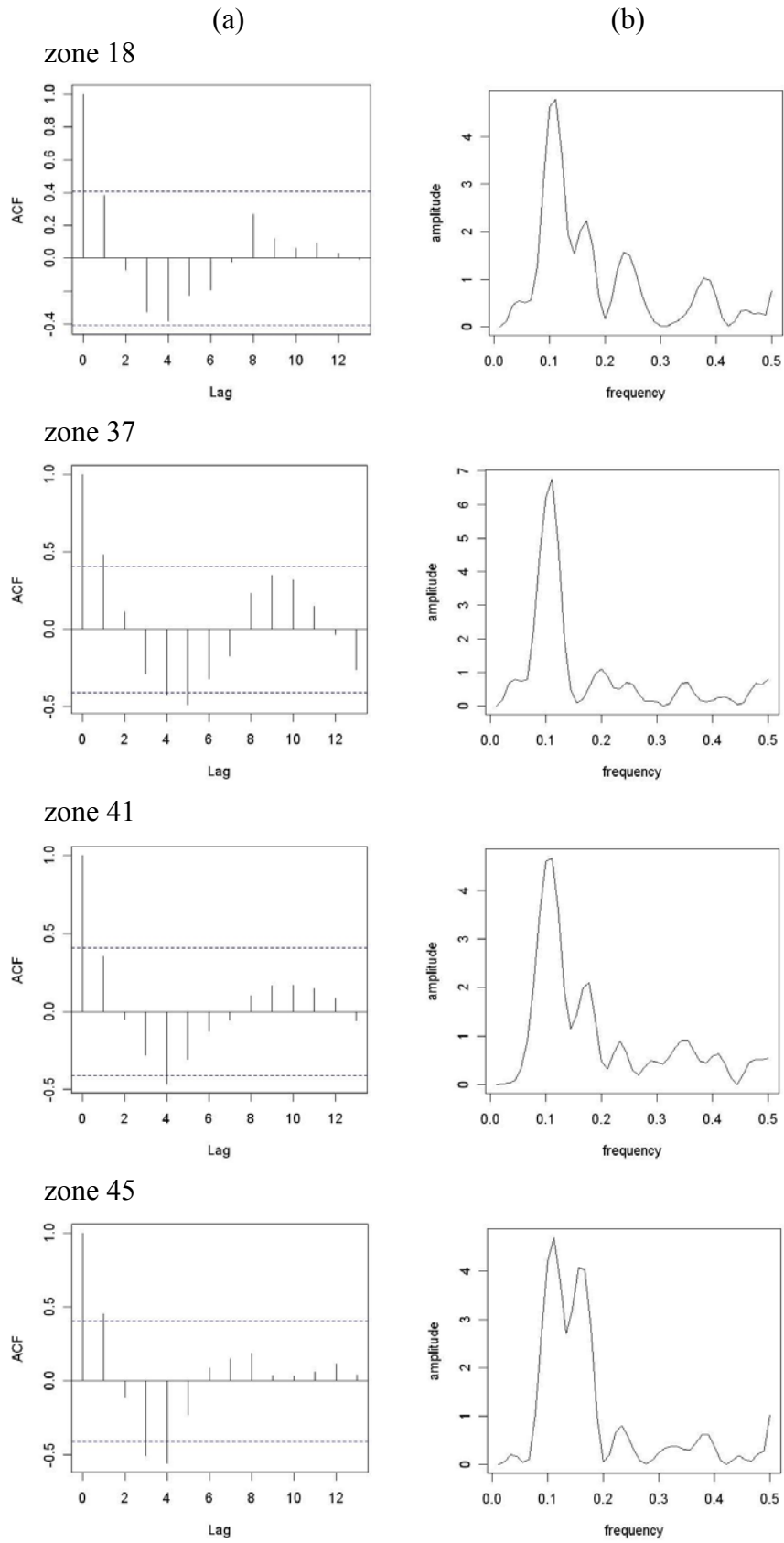


Figure 2-b



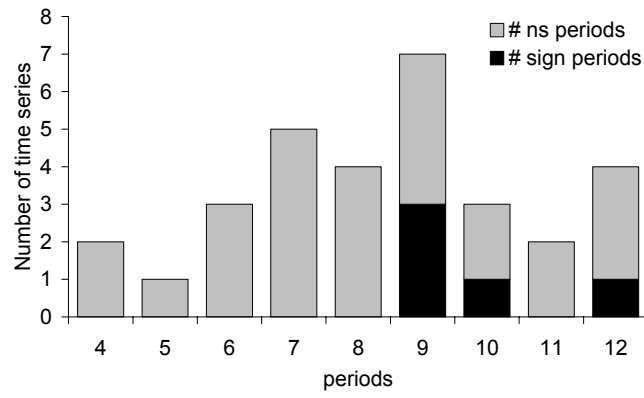
author: Robinet

Figure 3



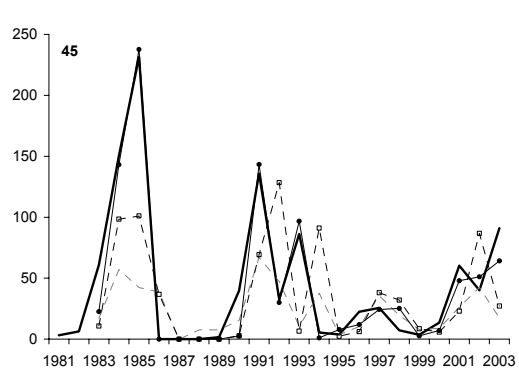
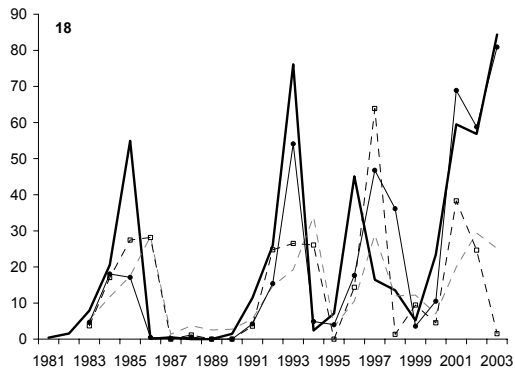
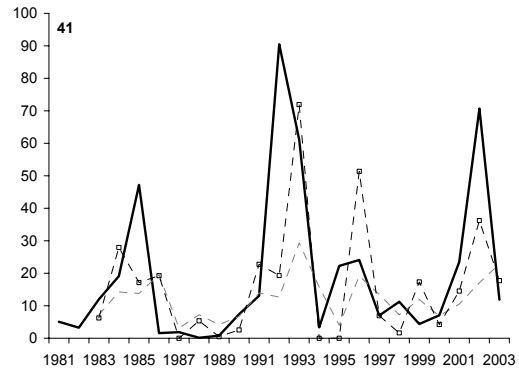
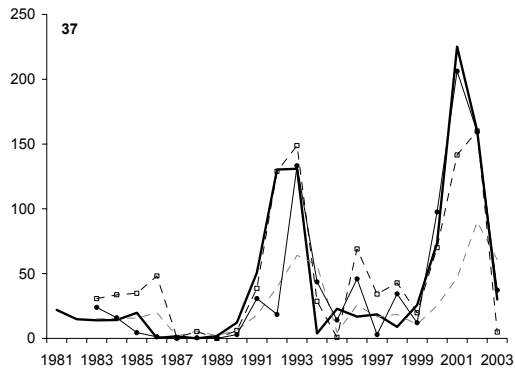
author : Robinet

Figure 4



author : Robinet

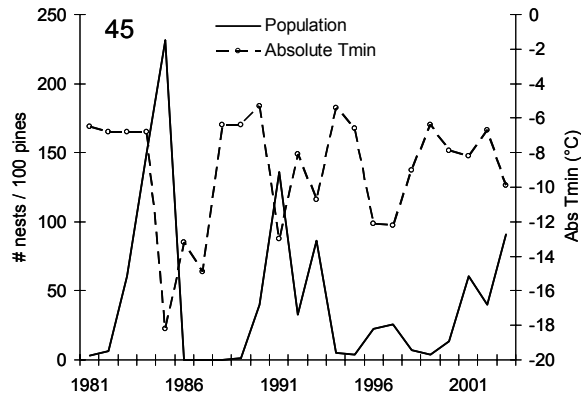
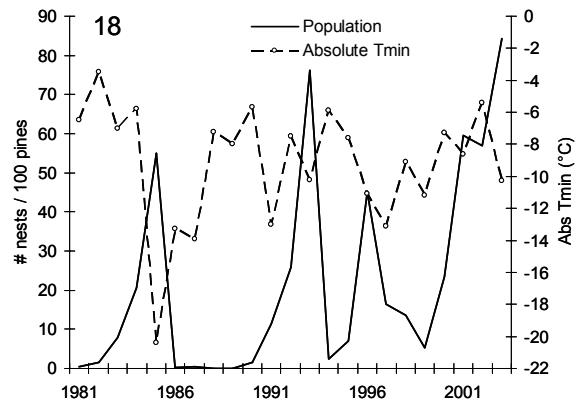
Figure 5



- Observation
- - - Simulation (autoregressive model)
- - □ - - Simulation (delayed Ricker model)
- ● — Simulation (modified delayed Ricker model)

author: Robinet

Figure 6



author: Robinet

Chapitre 2

Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures

Expansion de l'aire géographique de la processionnaire du pin
en relation avec la hausse des températures hivernales

Andrea Battisti¹, Michael Stastny², Sigrid Netherer³, Christelle Robinet⁴, Axel Schopf³,
Alain Roques⁴, and Stig Larsson⁵

¹ Department of Environmental Agronomy – Entomology, University of Padova, Legnaro, Italy

² Department of Ecology and Evolutionary Biology, Cornell University, Ithaca, NY, USA

³ Institute of Forest Entomology, University BOKU, Vienna, Austria

⁴ Station de Zoologie Forestière, INRA, Ardon Olivet, France

⁵ Department of Entomology, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden

Sommaire

Présentation de la publication

Introduction	p.79
I. Études expérimentales	p.79
II. Résultats principaux	p.80
Conclusion	p.80
Contribution personnelle à ce travail	p.80

Publication

Introduction	p.83
Material & methods	p.84
Results	p.87
Discussion	p.90

INTRODUCTION

L'aire de répartition de nombreuses espèces animales et végétales se déplace actuellement vers les pôles consécutivement au réchauffement climatique. La processionnaire du pin dont le cycle biologique est intimement lié au climat semble également montrer des signes d'expansion. Cet article vise à comprendre l'action du réchauffement climatique sur l'expansion de la processionnaire. Ce travail a donc consisté à cartographier précisément la limite latitudinale de son aire de distribution dans le sud de la région parisienne et sa limite altitudinale dans les Alpes italiennes. Par comparaison aux données et cartes de la littérature, on en déduit que la processionnaire du pin a progressé vers le nord en moyenne de 27.1 km par décennie entre 1972 et 2004 avec une nette accélération (55.6 km) durant les 10 dernières années. La limite altitudinale est également passée de 1150 m à 1380 m d'altitude sur le versant sud et de 920 m à 1030 m d'altitude sur le versant nord entre 1975 et 2004.

Parallèlement des expériences de laboratoire et de terrain ont été réalisées pour comprendre réellement l'action du climat sur les capacités d'alimentation des chenilles ainsi que sur leur survie.

I. ÉTUDES EXPÉRIMENTALES

Afin de comprendre le rôle de la température sur les capacités d'alimentation des chenilles, une expérience de laboratoire a été menée par nos collègues italiens dans laquelle la température et la photo-période étaient contrôlées. Les résultats de cette expérience ont montré que les chenilles se nourrissaient la nuit si la température de l'air était supérieure à 0° à condition que la température du nid le jour précédent ait atteint au moins 9°C. Cette dernière température, appelée température d'activation, intervient principalement dans la digestion des chenilles.

Le dispositif expérimental, mis en place dans le Bassin-Parisien et dans les Alpes italiennes, avait pour but d'étudier les capacités théoriques d'alimentation des chenilles (calculées d'après le mécanisme précédent) dans les zones d'expansion et comprendre leur effet sur la survie et sur l'aire de distribution de la processionnaire. Des nids artificiels ou des pontes ont donc été greffés sur 8 sites répartis le long de deux axes parallèles dans le Bassin-Parisien et sur 6 sites répartis le long de deux axes correspondant à un versant nord et un versant sud dans les Alpes italiennes. Ces axes, appelés transects, vont d'une zone historiquement colonisée par la processionnaire (zone cœur) jusqu'au-delà du front. Des capteurs de type Hobo ou Tinytag sont placés sur chaque site afin d'enregistrer la température de l'air, l'humidité et la luminosité à intervalle de temps régulier (de 2 à 3h). Lorsque le nid d'hiver est construit, une sonde est introduite pour enregistrer également la température à l'intérieur de ce nid. Au début du printemps, les nids et les capteurs sont collectés. Suite au dépouillement des nids, nous pouvons calculer le taux de mortalité des chenilles. Cette mortalité englobe à la fois la mortalité expérimentale intervenant avant l'hiver (pre-cold mortality) et la mortalité naturelle causée notamment par les conditions climatiques et à moindre échelle par des maladies et les ennemis naturels. La mortalité expérimentale est estimée par la mortalité des colonies au moment de la construction des nids. Par la suite, nous déduisons donc cette mortalité de la mortalité totale. À cette mortalité dite hivernale, nous associons les données climatiques de la cold period. Cette période est définie comme étant la période pendant laquelle la moyenne par semaine des températures minimales journalières ne dépasse pas 0°C.

II. RÉSULTATS PRINCIPAUX

La mortalité hivernale augmente progressivement le long des transects aussi bien dans le Bassin-Parisien que dans les Alpes. Mais, aussi faible soit-elle, la survie est possible partout, même sur les sites les plus éloignés du front.

Dans le Bassin-Parisien, un épisode pluvieux suivi d'une chute exceptionnelle des températures pourrait expliquer une partie de la mortalité. La température létale de -16°C n'a été enregistrée que sur un seul site et a entraîné la mortalité complète des colonies. À l'exception de ce cas isolé, les températures extrêmes ne semblent pas être responsables de la mortalité.

Le nombre d'heures pendant lesquelles les chenilles ont théoriquement les capacités de s'alimenter décroît le long de chaque transect. Ces périodes d'alimentation sont entrecoupées par des périodes de famine de courte durée dans les zones cœur et de durée relativement plus longue dans les zones d'expansion et au-delà du front. Le nombre d'heures où la température d'activation est atteinte et le nombre d'heures où l'alimentation est théoriquement possible sont plus importants sur le transect où la mortalité est la plus faible. Dans les Alpes, les conditions d'alimentation sont nettement plus favorables sur le versant sud que sur le versant nord. Sur un même versant, la zone cœur est bien plus propice à l'alimentation que la zone d'expansion ou au-delà du front. L'insolation, jouant un rôle fondamental dans la température du nid, a un effet significatif sur le nombre d'heures où la température atteint la température d'activation. La famine interviendrait plus souvent par faute d'une température du nid trop basse durant le jour que par faute d'une température de l'air trop basse la nuit.

Afin d'uniformiser les capacités d'alimentation dans les deux zones d'étude, nous avons divisé le nombre d'heures théoriques d'alimentation par le nombre de mois de cold-period (2 mois dans le Bassin-Parisien et 4 mois dans les Alpes). Cette quantité permet d'estimer 38% de la variance du taux de survie ($P=0.03$).

CONCLUSION

Cet article présente une étude assez rare comprenant à la fois une approche à long terme de l'expansion et une étude expérimentale sur des gradients latitudinaux et altitudinaux. Les résultats montrent que l'expansion est principalement due au réchauffement climatique, en permettant la survie des colonies sur des territoires plus au nord et à des altitudes plus élevées. De meilleures capacités d'alimentation expliquent de manière significative l'augmentation de la survie.

Contribution personnelle à ce travail

J'ai été impliquée dans toute la partie française du dispositif expérimental et plus particulièrement dans le traitement des données climatiques et des données biologiques de l'expérience de terrain dans le Bassin-Parisien. L'acquisition et le traitement des données constituent une part importante de mon travail qui est indispensable pour modéliser par la suite la dynamique de la population.

Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by
increased winter temperatures

Andrea Battisti ^{1*}, Michael Stastny ², Sigrid Netherer ³, Christelle Robinet ⁴, Axel Schopf ³,
Alain Roques ⁴, Stig Larsson ⁵

¹ Department of Environmental Agronomy – Entomology, University of Padova, Legnaro,
Italy

² Department of Ecology and Evolutionary Biology, Cornell University, Ithaca, NY, USA

³ Department of Forest- and Soil Sciences, BOKU, University of Natural Resources and
Applied Life Sciences, Vienna, Austria

⁴ Station de Zoologie Forestière, INRA, Ardon Olivet, France

⁵ Department of Entomology, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden

*To whom correspondence should be addressed. Email: andrea.battisti@unipd.it

Abstract

Global warming is predicted to cause distributional changes in organisms whose geographic ranges are controlled by temperature. We report a recent latitudinal and altitudinal expansion of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*, whose larvae build silk nests and feed on pine foliage in the winter. In north-central France (Paris Basin), its range boundary has shifted by 87 km northwards between 1972 and 2004; in northern Italy (Alps), an altitudinal shift of 110-230 m upwards occurred between 1975 and 2004. By experimentally linking winter temperature, feeding activity, and survival of *T. pityocampa* larvae, we attribute the expansions to increased winter survival due to a warming trend over the past three decades. In the laboratory we determined the minimum nest and night air temperatures required for larval feeding, and developed a mechanistic model based on these temperature thresholds. We tested the model in a translocation experiment that employed natural temperature gradients as spatial analogues for global warming. In all transects we transferred colonies of *T. pityocampa* larvae to sites within zones of historical distribution, recent distribution, and outside the present range. We monitored air and nest temperature, incoming solar radiation, larval phenology, feeding activity, and survival. Early-season temperature effects on phenology were evident, with delayed development of colonies in the more extreme (colder) sites. In the coldest months, our model was consistent with the observed patterns of feeding activity: feeding was progressively reduced with increasing latitude or elevation, as predicted by the lower number of hours when the feeding threshold was reached, and negatively affected final survival. Insolation raised nest temperature and increased feeding activity on the south but not the north aspect. Prolonged temperature drops below the feeding thresholds occurred at all sites, leading to starvation and partial mortality. Nonetheless, even the most extreme sites still allowed some feeding, and, consequently, up to 20% colony survival and successful pupation. Given that the present distribution of the oligophagous *T. pityocampa* is not constrained by the distribution of its actual or potential hosts, and that warmer winters will cause the number of hours of feeding to increase and the probability of the lower lethal temperature to decrease, we expect the trend of improved survival in previously prohibitive environments to continue, causing further latitudinal and altitudinal expansion. This work highlights the need to develop temperature-based predictive models for future range shifts of winter-limited species, with potential applications in management.

Keywords

climate change, feeding activity, larval survival, spatial dynamics, range expansion, *Thaumetopoea pityocampa*, *Pinus*, insect pest, Lepidoptera

Introduction

Distributions of organisms are often defined by climatic factors, such as temperature and precipitation. With a mean global temperature increase of about 0.6°C over the past 100 years, and further projected increases (IPCC 2001), widespread climate-related changes in the biosphere, and associated effects on ecological communities, are to be expected. The effects of global warming on living organisms have now been recognized from the level of individual species to communities, most notably in the form of temperature-related range shifts, often assumed to be closely linked to species physiological constraints (Walther et al. 2002, Root et al. 2003). Recent distributional changes have been documented for plants, migratory birds, and temperate-zone butterflies (Parmesan et al. 1999, Walther et al. 2002, Parmesan and Yohe 2003). However, a causal relationship between climatic factors and species range limits is often difficult to determine. Evidence may come from demonstrating that conditions exceeding the levels within the present range impose prohibitive mortality or preclude the completion of the life cycle (Gaston 2003).

Many insect species, and phytophagous insects in particular, are expected to show relatively rapid responses to the rising temperatures by shifting their geographic range boundaries poleward or to higher elevations (Solbreck 1993, Hodkinson and Bird 1998, Parmesan et al. 1999, Harrington et al. 2001, Bale et al. 2002). Most insects are very sensitive to changes in temperature, which may affect their activity, development, phenology, and survival directly (Karban and Strauss 2004), or indirectly through host phenology shifts or effects of temperature on host chemistry (Yang and Stamp 1995, Masters et al. 1998). At the same time, many phytophagous insects are able to quickly adapt to new environments, provided their host plants are present (Bale et al. 2002). Switching to new hosts may occur among non-specialist herbivores, and can be the first consequence of the strong selection on colonizers (Harrington et al. 2001).

Insect species that remain active and continue to feed during winter, may be particularly influenced by global warming through increased feeding and survival (Leather et al. 1993). For these species, the critical temperatures for survival (lower lethal temperature, LLT) are often recorded in the winter (Fields and McNeil 1988, Sinclair 1999). Winter warming has reduced the limiting effect of temperature on the survivorship of the butterfly *Atalopedes campestris*, facilitating its latitudinal and altitudinal range expansion (Crozier 2003, 2004). The northern range of the southern pine beetle *Dendroctonus frontalis* in North America is restricted by winter LLT (Ungerer et al. 1999); consequently, an increase of 3°C in minimum temperature could extend its northern distribution limit by 170 km (Williams and Liebhold 2002). Global warming could also affect the establishment of the multivoltine pierid butterfly *Colotis evagore*, whose survival in the disjunct range in southern Spain is limited by winter temperature and winter availability of its host resource (Jordano et al. 1991).

The winter pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller) (Lepidoptera, Notodontidae), provides a classic example of an insect that is active in the winter, usually as a larva in the third and fourth instar. Its geographic range in southern Europe lies within limits set by winter temperatures (Androic 1956, Démolin 1969a, Huchon and Démolin 1971). Winter air temperature (mean January minimum above -4°C, LLT -16°C) and annual solar radiation (minimum of 1800 hours) were also used to define its potential range (Démolin 1969a). In the last three decades, a substantial expansion of the outbreak area has taken place, both latitudinally and altitudinally (Hellrigl 1995, Benigni and Battisti 1999, Goussard et al. 1999, Hódar et al. 2003, Hódar and Zamora 2004). Similar range expansion has been predicted by models on insect life history (e.g., Bale et al. 2002),

but few empirical studies exist to support model predictions or suggest mechanisms for range expansion (but see Crozier 2003, 2004).

In this study we sought a mechanistic understanding of the range expansion in *T. pityocampa*. We studied larval performance during the winter at two expansion areas: one occurring at a latitudinal (central France) and the other at altitudinal scale (northern Italy). In each area we explored natural temperature gradients as spatial analogues for climate change by rearing cohorts of larvae in three zones along each gradient: the core zone (where the moth has been present for over 30 years), the expansion zone (where recent colonization has occurred), and the external zone (outside its 2003 distribution). This approach allowed us to test a mechanistic model for winter feeding that was developed from laboratory data, and to assess the importance of feeding in winter survival. The model is based on the combined effect of daytime nest temperature, which induces feeding, and minimum temperature for night feeding. The observed patterns in feeding and survival confirm the model's ability to explain the trends in temperature-linked range expansion, and highlight the potential of similar approaches in improving our understanding of species range shifts.

Materials and methods

Biology of the pine processionary moth

Thaumetopoea pityocampa is a univoltine oligophage on coniferous trees. Its main hosts in the study areas are *Pinus* spp., but it can also attack *Cedrus* spp. and the introduced *Pseudotsuga menziesii* (Roques et al. 2002). Phenology varies with climatic conditions (Démolin 1969a). In most of its range, *T. pityocampa* lives in areas with a Mediterranean climate, characterized by hot, dry summers. Like other insects with life histories adapted to this climate, it avoids high summer temperatures by having a longer pupal period, thereby postponing adult emergence until late summer when conditions for egg and larval development are more favorable. In more continental climates, on the other hand, the pupal period (aestivation) is shorter and emergence occurs earlier in the summer; such adaptation allows sufficient time for larval development and nest building before temperatures drop to freezing.

The larvae are gregarious and develop inside a conspicuous silk nest, which they typically build on a branch or treetop to maximize exposure to the sun. Larvae feed nocturnally on the needles throughout the winter, as long as the night temperature is above 0°C (Huchon and Démolin 1971). In late winter or spring the larvae form a procession and move to pupate in the soil. A variable proportion of the colony enters an extended diapause, which may last up to six years (Démolin 1969a). Adult emergence is immediately followed by mating and egg laying.

T. pityocampa frequently occurs at outbreak densities throughout the Mediterranean basin. Late larval instars can reduce tree growth through complete defoliation (Laurent-Hervouet, 1986), and their presence creates a public health risk due to the production of urticating hairs, which may cause allergic reactions (contact dermatitis) (Lamy 1990). Because of its economic and medical importance, *T. pityocampa* populations have been monitored for many years, by means of winter-nest censuses and pheromone trapping, as part of pest management programs throughout the Mediterranean region. Easy detection of the nests allows collection of accurate data on the distribution and abundance even at low population densities (Geri and Millier 1983).

Study areas

Latitudinal and altitudinal expansion areas for experimental studies were selected in the Paris Basin, south of Paris, France, and in Venosta/Vinschgau Valley near Bolzano/Bozen, northern Italy, respectively. At both study areas the boundary of the expansion zone was defined as accurately as possible using data from past monitoring and detailed surveys of nests at the present range edge.

In the Paris Basin, we reconstructed the spatial distribution of *T. pityocampa* through time in collaboration with the Forest Health Department at the French Ministry of Agriculture. We defined the core zone as the area where the moth has been present for at least 30 years (Huchon and Démolin 1971) (Fig. 1a). The northward expansion in native *Pinus sylvestris* and introduced *P. nigra* stands has been monitored by annual colony censuses carried out for more than 30 years (Abgrall 2001). In 2002-2004 the dataset was expanded by a GPS-assisted nest census in an area extending 100 km from the core zone.

In the Venosta/Vinschgau Valley (Fig. 1b), we produced a similar reconstruction in collaboration with the Forest Service of the Bolzano/Bozen district. Historical data on population density were available from surveys carried out during pest management efforts (1950-1998; Hellrigl 1995, Minerbi et al. 2001). The Venosta/Vinschgau Valley (hereafter Venosta/Vinschgau) has an east-west orientation with opposite-facing slopes. On the south-facing slope (hereafter “south slope”), a series of plantations of *P. nigra* extends between 750 m and 1250 m and is intermixed with native *P. sylvestris* stands that continue up to about 1500 m. The stands on the north-facing slope (hereafter “north slope”) are composed mainly of native *P. sylvestris*, reaching a maximum elevation of about 1200 m. On each slope, density of larval colonies was mapped in an area of about 1600 ha. In 2002-2004, colonies at the upper edge of the expansion zones were surveyed by visual observations of the winter nests by binoculars, and their coordinates recorded by a GPS device.

Latitudinal and altitudinal shifts (km and m per decade, respectively) in the respective areas were assessed using a GIS model by comparing the position of the expansion zone boundary in 1972 (Paris Basin) and 1975 (Venosta/Vinschgau) with the present one. For the latitudinal shift, transects orthogonal to the curve delimiting the core zone were laid out every 10 km, and the distance from the front to the core area was measured. For the altitudinal shift, the difference in elevation between the extremes of transects taken every km was measured.

Determination of feeding thresholds

We conducted a laboratory experiment to determine how feeding is controlled by low temperatures. In November 2003, colonies of third or fourth larval instars were collected in Venosta/Vinschgau, and kept at +3°C ($\pm 2^\circ$) until testing. Nine individual colonies (sum total of 345 larvae) were then transferred to rearing chambers, and allowed to feed on *P. nigra* foliage under short-day photoperiod (8 L:16 D, light from 8 am to 4 pm) and at constant night temperatures of either +3°C and -3°C. Preliminary data had shown that the larvae feed only if they have experienced a temperature of about 9°C during the previous day, independently of the larval instar. To confirm this threshold, we selected four temperature regimes for the light phase: +3, +6, +9 and +12°C. Each temperature was tested for two days with a minimum of five replicates. Feeding was assessed by weighing feces collected automatically every 90 minutes. Feces production (fresh weight) was summed up for each time interval during two days, and divided by the number of larvae in the colony to obtain per capita feces production.

Translocation experiments

In both France and Italy, we utilized natural gradients to simulate temperature conditions experienced by the insect, as spatial analogues for climate change. In the Paris Basin, two latitudinal gradients were used: a western transect (T1) from 47°48' to 48°40', and an eastern transect (T2) from 47°48' to 48°25' (Fig. 1a). T2 had to be situated outside the historical range because of the limited availability of sites for colony translocation, but its core site was selected as close to the historical range as possible. Four sites were selected along each of the two transects: two sites within or close to the core zone, three sites in the expansion zone, and three sites in the external zone. Each latitudinal gradient spanned approximately 90 km. In Venosta/Vinschgau (latitude 46°40' N), two altitudinal gradients were established on the opposite slopes: 960-1450 m on the south slope, and 810-1190 m on the north slope (Fig. 1b). Each gradient involved three sites (south slope: 960, 1210, 1450 m; north slope: 810, 1010, 1190 m), representing the core, expansion, and external zones, respectively.

Air temperature at each site was recorded with data loggers (Hobo, Tinytag) between October 1, 2002 and May 31, 2003. Nest temperature was similarly recorded using a probe inserted inside a nest. On the south slope in Venosta/Vinschgau, incoming solar radiation (insolation) was measured by a pyranometer (Schenk star pyranometer, Type 8101). The calculated weekly mean of the minimum daily air temperature was used to define the “cold period”, i.e. the period during which the weekly mean of the minimum day air temperature is below 0°C, the postulated threshold for larval feeding (Huchon and Démolin 1971). The recorded hourly temperatures were assigned to day or night according to the length of the light period for each respective calendar day. The period before the cold period is here referred to as the “pre-cold period”.

T. pityocampa colonies were collected at the egg stage (Venosta/Vinschgau) or as neonate larvae (Paris Basin) from the natural populations in the respective core zones, and established at all sites along each gradient. A single egg mass producing a mean of 191.5 (SD 21.3) larvae (Venosta/Vinschgau) or a colony of 200 larvae in the first instar (Paris Basin) was fixed to a branch of each of 20-30 trees of *P. sylvestris*, mostly from natural regeneration. In the Paris Basin, colony survival and larval development were assessed at the beginning and at the end of the cold period. Colonies in Venosta/Vinschgau were checked biweekly, noting the larval developmental stage (based on the size of feces visible through the silk), nest size, silk production, recent feeding, and damage to the nests. At the beginning of the cold period the quality of the nests was assessed by means of a “nest silk index”, based on silk production and defined as follows: 1 = loose nest wall, larvae visible through the wall; 2 = thick nest, larvae not visible, external silk layer sparse; 3 = very thick nest, larvae not visible, external silk layer dense. Close to pupation the larvae were collected and weighed, and the colonies were allowed to pupate in cages under outdoor conditions.

We selected two variables to characterize the cold period in more detail. First, we calculated the number of hours during which a threshold nest temperature, responsible for inducing subsequent night feeding, was reached. We refer to this threshold as the “Activation Temperature” (AT). For the respective days, we then calculated the number of hours during which the night air temperature was above 0°C, and thus allowed larval feeding (Huchon and Démolin 1971). We refer to this threshold as the “Potential Feeding Temperature” (PFT). Finally, using AT and PFT, we determined the total number of hours during which both conditions were met, i.e. night air temperature was above 0°C and the preceding daytime nest temperature was above AT. This final parameter, hereafter referred to as the “Realized Feeding Threshold” (RFT), represents the number of hours during which feeding may have occurred, assuming that at least one hour of day and night temperature above the respective

threshold is sufficient. Both AT and RFT were also calculated as the number of days, to assess a possible skew in the distribution of hours of AT or RFT.

Statistical analyses

The effects of different day and night temperature in the laboratory feeding experiments were tested in a repeated measures ANOVA. We used the χ^2 test with sequential Bonferroni correction for multiple tests (Rice 1989) to compare the frequency of colonies surviving in the different periods and their larval instar. The log-likelihood test was used instead of the χ^2 test whenever the number of observations predicted by the H_0 hypothesis was lower than five (Sokal and Rohlf 1995, Zar 2001). For Venosta/Vinschgau, among-site differences in nest silk index were tested in a factorial analysis of covariance, using the larval stage (instar) as a covariate. The number of larvae per colony at the end of the translocation experiment was tested in a factorial analysis of variance, and correlations among variables were tested by Pearson's r . In all cases, ANOVA assumptions were met, and all variables were left non-transformed.

Results

Range assessment

Recent expansion of *Thaumetopoea pityocampa*'s distribution was documented at both study areas. In the Paris Basin, the edge of the distribution has shifted by 86.7 km between 1972 and 2004, with an accelerated shift in the last decade (Fig. 1a). This corresponds to a mean latitudinal shift of 27.1 (SD 1.34) km/decade, with a significant acceleration during the last ten years (55.6 km; SD 5.39). The change in altitudinal distribution in Venosta/Vinschgau varied with slope aspect (Fig. 1b). The mean upper distribution on the south slope advanced from an elevation of 1150 m in 1975 to 1380 m in 2004, equivalent to 70.1 (SD 12.01) m per decade. On the north slope the shift corresponded to 29.4 (SD 4.19) m per decade, from 920 to 1030 m. At both study areas, a substantial increase in mean of daily minimum temperatures in winter (Dec 21 – March 23) was recorded in the last three decades; overall, the 1947-1972 period and the 1973-2003 period differ by 0.94°C and 1.5°C in the Paris Basin (Paris; Klein Tank et al. 2002) and in Venosta/Vinschgau (Silandro/Schlanders; Forest Service of Bolzano/Bozen District), respectively. In the Paris basin, the shift of the last decade was coupled with a considerable temperature increase (Fig. 2).

Determination of feeding thresholds

Laboratory experiments confirmed that temperature thresholds for larval winter activity exist both with respect to induction of feeding and actual night feeding. A daytime nest temperature above 6°C (i.e. activation temperature, AT) was necessary to induce feeding during the following night; if this condition was not met, the larvae did not feed even if the feeding conditions at night were favorable. The magnitude of induction varied with day temperature; larvae fed significantly more when the nest reached higher daytime temperatures (Repeated Measures ANOVA, $F_{(2,109)} = 4.95$, $p < 0.01$) (Fig. 3). At night, feeding was observed only when the air temperature was above 0°C (i.e. potential feeding temperature, PFT). No feces were produced when the night temperature was -3°C (data not shown). Daytime feeding was scarce and limited to early hours (9.30-11.00); the larvae did not feed

during the day even when they were prevented from feeding during the night due to low temperature (data now shown). Thus, two temperature thresholds control larval feeding: feeding occurs when night air temperature is above 0°C, but only if the nest experienced temperatures above 6°C the preceding day. We decided to use 9°C as a conservative value of AT, in order to be sure that the larvae experienced induction for at least one hour.

Larval performance during the pre-cold period

Colony survival during the pre-cold period, during which starvation usually does not occur, varied among sites within each study area but showed no clear relationship with latitude or elevation (Table 1). In Venosta/Vinschgau larval growth rate was higher at the core sites than those in the expansion zone and the external zone, as shown by the percentage of larvae that had reached the fourth instar at the end of the pre-cold period (Table 1; south slope: $\chi^2 = 8.71$, d.f. = 2, $p = 0.01$; north slope: $\chi^2 = 12.67$, d.f. = 1, $p < 0.01$). When developmental stage was taken into account, nest silk index did not differ between slopes and among sites (ANCOVA), and was significantly correlated with the larval stage (Pearson's $r = 0.61$, $p < 0.05$) (Table 1). Overall, colony survival was higher and phenology was more advanced in the Paris Basin than in Venosta/Vinschgau (Table 1), likely due to the higher mean night temperatures in the former area (Oct-Nov: 6.3°C versus 5.5°C).

Larval performance during the cold period

As expected, larval performance during the cold period differed among sites within areas, with the core sites generally showing the highest performance, followed by the expansion sites and the sites outside the present range. The proportion of colonies that survived to pupation gradually decreased from core sites for all transects (Table 1). Highest mortality was observed at the most extreme sites; significant differences were found for two sites on the north slope in Venosta/Vinschgau (Log likelihood $G = 7.16$, d.f. = 2, $p = 0.027$), and for transect 2 in the Paris Basin (Log likelihood $G = 6.51$, d.f. = 2, $p = 0.038$). In 48 out of 53 cases the larvae were found dead inside the nest, with no signs of predation or parasitism. The number of larvae per colony at the end of the cold period was significantly lower in the external zones of transect 1 in the Paris Basin and on both slopes in Venosta/Vinschgau (Table 1). Using the data from the six Venosta/Vinschgau sites only, larval instar at the beginning of the cold period was a good predictor of survival during the cold period (regression of % of larvae in the fourth instar on % colony survival; $R^2 = 0.66$). On the south slope, 66.7% fourth-instar colonies survived ($n = 9$), whereas only 22.2% of third-instar colonies survived ($n = 18$). On the north slope, survival was 60% ($n = 5$) and 18.2% ($n = 11$), respectively. The date of pupation for colonies from Venosta/Vinschgau clearly differed among sites: pupation occurred 10-20 and 35 days earlier at the core sites than at the sites in the expansion zone and external zone, respectively (Table 1). Differences in termination of the larval period were less pronounced in the Paris Basin.

During the cold period, most of the recorded mortality did not appear to be caused by extreme temperatures. In fact, the lower lethal temperature (LLT = -16°C; Démolin 1969a) was reached only at one of the two expansion sites of the eastern transect in the Paris Basin (-16.7°C), where it resulted in total mortality. However, colonies in the Paris Basin also suffered extensive mortality in mid January through a combination of rain followed by a quick temperature drop from a daily mean of 11.5°C to -7.4°C within a few days.

Temperature effects on feeding activity in the field

The cold period (weekly mean of the minimum daily air temperature below 0°C) lasted from January 1 until February 27, 2003 in the Paris Basin, and from December 3, 2002 until March 4, 2003 in Venosta/Vinschgau. In both areas, among-site differences in the duration of the cold period were negligible, while differences in the total number of hours during which the Realized Feeding Threshold (RFT) was reached were evident particularly between the sites in the core zone and the remaining sites (Table 2, Fig. 4). The relative contribution of Activation Temperature (AT) and Potential Feeding Temperature (PFT) in the total number of RFT hours varied due to site-specific factors. We were able to confirm most feeding events by observation of fresh feces in the nest and adjacent branches during the periodic checks of the sites. When expressed in days, the pattern and distribution of AT and RFT in time corresponded proportionally to the number of hours above these thresholds; consequently, we use the number of hours as a more precise estimation of larval activity.

The topographic uniformity of the Paris Basin allowed us to assess the effect of latitude on AT, PFT, and RFT. The total number of RFT hours decreased with increasing latitude for both transects, at a rate of 1.5 and 2.4 hours per degree of latitude for transect 1 and 2, respectively. The distribution of RFT hours during the cold season showed similar patterns for both transects, with relatively short breaks in feeding activity in the core zone, and considerably longer periods of starvation interrupted only by very short periods of feeding in the expansion and external zones. The two transects were expected to show similar insolation and, consequently, nest temperature; however, the number of hours with daytime nest temperature above AT was higher in transect 1 (t-test, $t = 5.14$, d.f. = 2, $p = 0.036$) (Table 2). In contrast, similar number of hours at which night air temperature was above PFT was recorded for the two transects. When both variables were combined, the final number of hours corresponding to RFT was higher in transect 1 (t-test, $t = 6.71$, d.f. = 2, $p = 0.021$), clearly due to differences in AT hours.

In Venosta/Vinschgau, the colonies on the south slope experienced a markedly higher number of RFT hours than the north slope (RFT hours for all sites combined: 1187 versus 366, respectively). Differences among the sites were also more pronounced on the south slope: the number of RFT hours in the core zone on the south slope was almost twice as high as in the external zone because of favorable night temperatures (Table 2, Fig. 4). Furthermore, insolation had a significant effect on the number of AT hours. Even though daytime air temperature at this site was above AT during only 82 hours, the nest temperature reached AT during 323 hours out of 864 (Table 2), because of a significant correlation between daytime nest temperature and insolation (Pearson's $r = 0.73$, $p < 0.01$). Indeed, remarkable temperature gains were observed when the nests received direct sun: insolation levels of 50-200 watt/m² raised the nest temperature by 5-20°C (data not shown). Our temperature-based model of feeding activity estimated that although feeding occurred throughout the cold period, it alternated with starvation periods of about 10 days (data not shown), during which feeding was either not induced because daytime nest temperatures were below AT, or, less frequently, induced but not possible because night air temperature remained below PFT.

Insolation to a large extent determined total AT hours, which then drove between-slope differences in total RFT hours (compare "PFT without AT" versus "AT without PFT", Table 2). Insolation was about six times lower on the north slope than on the south slope, due to the shading by the mountain ridge. Our model estimated that feeding occurred only at the end of the cold period, when the sun angle allowed direct insolation (note that this effect was more evident in the external zone because of its more exposed position). Apart from an isolated and brief (28 hours) feeding event, triggered by an abrupt rise in temperature due to the warm Föhn wind (A.B., pers. obs.), the cold period on the north slope was characterized

by starvation lasting more than 50 days. Feeding would have been possible because night air temperature frequently exceeded 0°C, but was not induced as the lack of insolation during the day prevented the nests from reaching AT.

To summarize the effects of feeding (or conversely, starvation) on survival among sites, we standardized RFT for the two regions by dividing the total RFT by the length of the respective cold period expressed in months (Paris Basin: RFT/2; Venosta/Vinschgau: RFT/4) and regressed it against % colony survival. We found that RFT was a good predictor of colony survival ($F_{(1,10)} = 6.23$, $p = 0.03$) (Fig 4). The hours of RFT were distributed among all the months of the cold period at both areas (data not shown).

Discussion

Range expansion and global warming

We demonstrate that the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*, whose larvae develop continuously throughout the winter, shows a consistent trend of range expansion along its recent historical range boundary. Our results suggest that the observed range shift is largely due to a rise in average winter temperatures, allowing the insect to survive in more northerly latitudes and at higher elevations. Survival is possible because winter feeding, which is tightly controlled by temperature thresholds, increases with rising winter temperatures. More frequent feeding and, in turn, shorter starvation periods, then accelerate development and enhance survival in areas with previously prohibitive climatic conditions.

The magnitude of expansion in *T. pityocampa* is consistent with, or exceeds, the general predictions of responses to climate change (Parmesan et al. 1999, Hill et al. 2002, Walther et al. 2002, Parmesan and Yohe 2003). Parmesan et al. (1999) reported a poleward shift of 35-240 km for 65% of European butterflies within the last 30-100 years, juxtaposed with a 120 km poleward displacement of isotherms in Europe during the 20th century (Houghton et al. 2001). In a meta-analysis of birds, butterflies and alpine herbs, range shifts were estimated at 6.1 ± 2.4 km/decade or m/decade poleward or upward, respectively (Parmesan and Yohe 2003). These estimates are surpassed by the recent shifts in the northern and upper boundary of the distribution of *T. pityocampa*, which we estimated at 27 ± 1.3 km/decade poleward (corresponding to $0^{\circ}27'$ of latitude), and 70 ± 12.0 m/decade (south slope) and 29 ± 4.2 m/decade (north slope) upward. Given that a shift in one degree of latitude roughly corresponds to a rise of 122 m in altitude (Hopkins 1938), the estimate of latitudinal expansion is consistent with that of altitudinal expansion on the north slope, which is mostly shaded during winter. The proportionally greater expansion on the south slope can be explained by the pronounced effect of insolation during winter; insolation does not decrease with altitude as it does with latitude.

Several other examples of shifting range boundaries have been reported recently (Hodkinson and Bird 1998, Parmesan et al. 1999, Harrington et al. 2001, Bale et al. 2002, Karban & Strauss 2004). Yet, few other studies have attempted to explain range shifts in mechanistic terms. Bryant et al. (1997) demonstrated that the distribution of temperate nymphalid butterflies is constrained by degree-day requirements. Crozier (2004) showed such temperature-driven physiological constraints on the range of the generalist butterfly *Atalopedes campestris*, via a combination of acute and chronic cold stress. Although temperature appears to have a dominant effect on range boundaries of several species, a study of the introduced southwestern corn borer *Diatraea grandiosella* has found that winter

temperatures did not consistently explain distribution limits across the range (Baskauf and McCauley 2001).

The above-cited examples deal with species that are winter inactive, overwintering in a diapausing or quiescent stage. Consequently, an increase in temperature may enhance their feeding and growth during the summer, while reducing the probability that the lower lethal temperature (LLT) or other limiting variables will be reached during the winter (Gaston 2003). Species that are active in the winter, or have plastic winter life histories, however, are even more likely to respond to global warming, as the increases in average minimum temperatures have been outpacing increases in average maximum temperatures (Easterling et al. 1997). This is the case of the southern pine beetle *Dendroctonus frontalis*, whose northern range boundary coincides with the isoline of high probability of the lower lethal temperature of -16°C (Ungerer et al. 1999). While LLT is an important determinant of geographic ranges of some species, one complication is that, unlike mean temperatures, extreme temperatures that cause direct mortality (LLT) are a more stochastic measure based on probability of occurrence, and hence not as suitable for predictive models alone. In contrast, mean winter temperatures can have a lasting, cumulative influence on the feeding, survival, fitness, and ultimately the range boundary of winter-active species. Our results demonstrate that the recent warming has been responsible for the expansion of the range of *T. pityocampa*, a defoliator actively feeding throughout the winter, by accelerating larval development in the early instars, increasing the frequency of feeding during the coldest months, and reducing exposure to LLT. At least two other winter-feeding pierid butterflies could also be affected by global warming. Further establishment of the North African *Colotis evagore* in southern Spain is expected, as both insect growth and persistence of green leaves on the host plant *Capparis spinosa* are limited by winter temperature (Jordano et al. 1991). Range expansion is also likely in the case of the montane pierid *Eucheira socialis*, which lives gregariously in a silk nest and feeds above 0°C, just like *T. pityocampa* does (Fitzgerald and Underwood 2000).

Temperature effects on feeding and survival

Temperature conditions during both the pre-cold period and the cold period influenced growth and survival of *T. pityocampa* at the expansion sites. By the end of the pre-cold period, developmental stage was more advanced at warmer sites (i.e. lower latitudes or elevations), likely through an effect of temperature on larval growth since hatching. This result is concordant with the general predictions of temperature-based models of insect development (Chapman 1998). More advanced colonies may then have a higher probability to survive the following cold period, because they are able to construct larger nests, which provide better protection against low temperatures and bird predation (Démolin 1969a, Geri 1983, 1984). Data from Venosta/Vinschgau showed that nest silk index did not differ significantly among sites but was positively and significantly correlated with larval instar. Because spinning is induced by low temperatures, it started earlier and extended over a longer period of time at the cooler sites, where most larvae were in the third instar. However, the larger fourth instar larvae at the warmer sites spun more silk, which resulted in comparable silk indices. While temperature during the pre-cold period significantly influences colony survival, it may have an even more important role during the cold period. It is possible to separate the two effects only for three of the sites of Venosta/Vinschgau: the site in the external zone on the south slope, and those in the expansion and external zones on the north slope. At all three sites, at least 90% of the larvae in each of the colonies entered the cold period in the third instar (Table 1), and hence, the differences in the subsequent colony survival and pupation time can be attributed to the conditions during the cold period. Based on the threshold model, feeding was predicted to occur during 265, 133, and 106 hours at the

three sites, respectively (Table 2), and was supported by the corresponding colony survival (17.4%, 9.5%, and 6.7%, respectively). However, pupation time of the survivors did not show such a clear relationship, probably due to an additional effect of night air temperatures in the post-cold period, controlled primarily by elevation (data not shown).

In general, colony survival in both expansion areas was reduced at sites with a lower number of hours of predicted feeding, showing the importance of winter feeding for *T. pityocampa*. The regression of standardized RFT (RFT per month of cold period) on % colony survival allowed us to summarize this relationship across all sites (Fig. 4). As the hours of RFT approach zero, the final colony survival tends to zero as well, and this simple relationship can be used to model the potential range of *T. pityocampa* (assuming that dispersal is not limiting). Survival will then occur at sites where RFT (and LLT) is not limiting, as supported by the results of our translocation of colonies outside the range. Given this relationship, we could estimate the width of the potential expansion belt accordingly for the present mean temperatures. Still, it is best to consider this relationship in each area individually, as the general climatic conditions differ dramatically between the Paris Basin and Venosta/Vinschgau, as well as between north and south slopes in the latter area. For example, the low colony survival in the Paris Basin, in spite of the relatively high RFT hours, can be attributed to the incidental high mortality related to the weather anomaly in January (see Results). In Venosta/Vinschgau, the relatively high survival of colonies at the core site on north slope, in spite of the lower RFT hours, is presumably due to the fact that some colonies had reached the fourth larval instar before the cold period, and hence were able to better withstand starvation (see Results).

Nonetheless, in Venosta/Vinschgau, some colonies were surviving even after a starvation period of nearly 3 months, interrupted only by a brief, 27-hour episode of feeding in late January. In the expansion and external zones in the Paris Basin, feeding did not cease until the end of December, but the starvation period still lasted nearly two months, during which there was a single event of feeding for 30-45 hours, also in late January. It is difficult to assess the relative importance of these single events of feeding in ensuring colony survival; nonetheless, the ability of *T. pityocampa* to endure long periods of starvation is remarkable. Although the larvae may become quiescent during prolonged periods without feeding, thereby greatly reducing their metabolism (Leather et al. 1993), they will face metabolic demands whenever their activity is induced by nest temperature reaching AT. Consequently, unless the night temperatures rise above 0°C (PFT) to allow feeding, activated larvae are forced to starve until they enter quiescence. Larval activity of *T. pityocampa* at temperature around 0°C was also observed by Fitzgerald and Blas (2003), who monitored the movement events under field conditions and showed that in induced colonies larvae leave the nest with the onset of darkness and return in the morning as long as the temperature is near 0°C.

Stochasticity in weather may affect larval survival even without reaching LLT (see Results). The predicted increase in the frequency of extreme weather events (Parmesan et al 2000, Bale et al. 2002), which can cause massive mortality in young or starved larvae (Démolin 1969a, Huchon and Démolin 1971), may then complicate predictive models of *T. pityocampa* expansion based on average minimum winter temperatures. On the other hand, such local extinction events could be offset by recruitment of diapausing individuals from the previous years. Therefore, it is reasonable to assume that the geographic range of *T. pityocampa* will continue to expand in response to increasing mean temperatures. One factor limiting the northward expansion could be insufficient insolation, preventing the nest from reaching AT, thus precluding winter feeding beyond certain latitude. According to our calculations based on data from the transects in the Paris Basin, which represent the northernmost limit of the present range, areas approximately two degrees farther north cannot support winter feeding. In contrast, we show that insolation is less important than night

temperature as a limiting factor for the expansion on southern slopes of mountains. Other climatic factors, such as precipitation and cloud cover, are expected to decrease up to 1 % per decade in southern Europe (European Environment Agency, 2004), likely with negligible influence on the present range. Climate-based models that combine mean day and night temperatures, probability of LLT, and insolation, are likely to provide the best predictive power in range dynamics of *T. pityocampa*.

Shifts and adaptations

In the core parts of the range, *T. pityocampa* is known to shift its phenology in relation to elevation, with adults emerging from mid to early summer (Démolin 1969a, Geri 1983). Early emergence should be selected for in the expansion areas, in order for the larvae to reach an advanced stage before the temperatures begin to drop in the fall. Indeed, such phenology shift has been observed in several expansion areas in the Alps and in the Paris Basin (Benigni and Battisti 1999, Goussard et al. 1999). However, since larvae can feed on mature needles if the young needles have not yet fully developed (A.B., pers. obs.), phenology shifts in *T. pityocampa* should be largely decoupled from its host. Consequently, global warming is unlikely to lead to increasing asynchronization, in contrast with predictions for many phytophagous insects on herbs, deciduous trees, and flowers or seeds (Baltensweiler 1993, Buse and Good 1996, Peñuelas et al. 2002).

Host plant distribution does not restrict the present range of *T. pityocampa* (Hódar et al. 2002) nor its poleward and upward expansion. Many present or potential host species, which allow the larvae to complete their development, grow in areas where the insect is currently absent. For instance, *P. sylvestris*, documented to be a suitable host plant (Démolin 1969b), is common across Europe, including the present expansion areas (Hódar et al. 2003). In addition, *T. pityocampa* readily adopts novel hosts, and has caused outbreaks in several expansion areas, most notably on *Pinus mugo* in northern Italy (Benigni and Battisti 1999), and on *Pseudotsuga menziesii* in tree plantations of France (Roques et al. 2002). A considerable level of plasticity in feeding is likely to be maintained, especially in areas with multiple host species, or in populations characterized by greater gene flow (Salvato et al. 2002, Gaston 2003). Consequently, if the climatic conditions become favorable in higher latitudes or at higher elevations, the insect may expand its range to these areas, often coupled with host switching. Although we do not have recent estimates on the southern range boundaries of *T. pityocampa*, especially in North Africa, these are already constrained by the distribution of suitable hosts (Démolin 1969b). Thus, the northward and upward range boundary shifts in southern Europe reflect an expansion of the geographic range of *T. pityocampa*. Because the warming trends are predicted on a global scale, species similar to *T. pityocampa*, with a wide geographic range that is relatively unconstrained by host distribution, are most likely to rapidly respond to these changes by shifting their range boundaries. Yet, in general, many species, and insects in particular, have specific temperature requirements that may render them sensitive to new temperature regimes. Therefore, our ability to predict changes in species distributions and their potential community impacts, as well as to evaluate suitable management strategies, would benefit from focusing on the mechanisms that drive correlations between climatic factors and survival of organisms.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge support for this work from EU project Promoth QLK5-CT-2002-00852. Cartographic maps and population data were kindly provided by Forest Service of Bolzano/Bozen District, Meteo France, and “Santé des Forêts” Department of the the French Ministry of Agriculture. Andrea Aimi, Peter Baier, Emiliano Buffo, Massimo Cappucci, Fernanda Colombari, Andrei Gourov, Max Gögele, Francis Goussard, Gernot Hoch, Peter Kritsch, Stefano Minerbi, Joseph Pennerstorfer, Jérôme Rousselet, Alessia Zocca, and Daniel Zovi provided assistance in the field and the laboratory. We thank Anurag Agrawal, Fina Lombardero and Christer Solbreck for insightful comments and discussions.

Literature cited

- Abgrall, J.F. 2001. Le réseau surveillance Processionnaire du Pin en France 1969-1989. Conception-Historique-Résultats. Cemagref, Paris.
- Androic, M. 1956. Contribution à l'étude de *Cnethocampa pityocampa* Schiff. Revue de Pathologie végétale et d'Entomologie Agricole de France **35**:251-262.
- Bale, J.S., G.J. Masters, I.D. Hodkinson, C. Awmack, T.M. Bezemer, V.K. Brown, J. Butterfield, A. Buse, J.C. Coulson, J. Farrar, J.E.G. Good, R. Harrington, S. Hartley, T.H. Jones, R.L. Lindroth, M.C. Press, I. Symrnioudis, A.D. Watt, and J.B. Whittaker. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* **8**:1-16.
- Baltensweiler, W. 1993. Why the larch bud-moth cycle collapsed in the sub-alpine larch-cembra pine forests in the year 1990 for the 1st time since 1850. *Oecologia* **94**:62-66.
- Baskauf, S.J., and D.E. McCauley. 2001. Evaluation of low temperature mortality as a range-limiting factor for the southwestern corn borer (Lepidoptera: Crambidae). *Environmental Entomology* **30**:181-188.
- Benigni, M., and A. Battisti. 1999. Climatic change and the pine processionary moth: adaptation of a defoliator to changing environmental conditions. *Italia Forestale e Montana* **54**:76-86.
- Bryant, S.R., C.D. Thomas, and J.S. Bale. 1997. Nettle-feeding nymphalid butterflies: temperature, development and distribution. *Ecological Entomology* **22**:390-398.
- Buse, A., and J.E.G. Good. 1996. Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and budburst in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change. *Ecological Entomology* **21**:335-343.
- Chapman, R.F. 1998. *The Insects. Structure and Function*. Cambridge University Press. Cambridge UK.
- Crozier, L. 2003. Winter warming facilitates range expansion: cold tolerance of the butterfly *Atalopedes campestris*. *Oecologia* **135**:648-656.
- Crozier, L. 2004. Warmer winters drive butterfly range expansion by increasing survivorship. *Ecology* **85**:231-241.
- Démolin, G. 1969a. Bioecologia de la procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidencia de los factores climaticos. Boletín del Servicio de Plagas Forestales **12**:9-24.
- Démolin, G. 1969b. Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff.: dispersion spatiale, importance ecologique. *Annales des Sciences Forestières* **26**:81-102.
- Easterling, D.R., B. Horton, P.D. Jones, T.C. Peterson, T.R. Karl, D.E. Parker, M.J. Salinger, V. Razuvayev, N. Plummer, P. Jamason, and C.K. Folland. 1997. Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science* **277**:364-367.
- European Environment Agency. 2004. Impacts of Europe's changing climate. European Environment Agency Report (<http://www.eea.eu.int>).
- Fields, P.G., and J.N. McNeil. 1988. The cold-hardiness of *Ctenucha virginica* (Lepidoptera: Arctiidae) larvae, a freezing-tolerant species. *Journal of Insect Physiology* **34**:269-277.
- Fitzgerald, T.D., and D.L.A. Underwood. 2000. Winter foraging patterns and voluntary hypothermia in the social caterpillar *Eucheira socialis*. *Ecological Entomology* **25**:35-44.
- Fitzgerald, T.D., and X.P.I. Blas. 2003. Mid-winter foraging of colonies of the pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Thaumetopoeidae). *Journal of Lepidopterologist's Society* **57**:161-167.

- Gaston, K.J. 2003. *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford University Press, New York. pp. 20-64.
- Geri, C. 1983. Distribution and evolution of populations of the pine processionary, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff, (Lep., Thaumetopoeidae) in the Corsican mountains. I. Emergence rhythms of the insect and population dynamics. *Acta Oecologica, Oecologia Applicata* **4**:247-268.
- Geri, C. 1984. Distribution and evolution of populations of the pine processionary, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lep., Thaumetopoeidae) in the Corsican mountains. II. Relations between populations and the physical and forest environment. *Acta Oecologica, Oecologia Applicata* **5**:3-22.
- Geri, C., and C. Millier. 1983. Evaluation of the populations of the pine processionary caterpillar (*Thaumetopoea pityocampa*) in Mont Ventoux, France. *Annales des Sciences Forestières* **42**:143-183.
- Goussard, F., F.X. Saintonge, C. Geri, G. Auger-Rozenberg, F. Pasquier-Barre, and J. Rousselet. 1999. Accroissement des risques de dégâts de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiff. en région Centre, dû au réchauffement climatique (Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Annales de la Société Entomologique de France* **35**:341-343.
- Harrington, R., R.A. Fleming, and I.P. Woiwod. 2001. Climate change impacts on insect management and conservation in temperate regions: can they be predicted? *Agricultural and Forest Entomology* **3**:233-240.
- Hellrigl, K. 1995. Der Kiefernprozessionsspinner (*Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiff.) in Südtirol. Schriftenreihe für Wissenschaftliche Studien n. 1, Landesabteilung Forstwirtschaft der Aut. Prov. Bozen/Südtirol, 75 pp.
- Hill, J.K., C.D. Thomas, R. Fox, M.G. Telfer, S.G. Willis, J. Asher, and B. Huntley. 2002. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **269**:2163-2171.
- Hódar, J.A., R. Zamora, and J. Castro. 2002. Host utilisation by moth and larval survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in relation to food quality in three *Pinus* species. *Ecological Entomology* **27**:292-301.
- Hódar, J.A., J. Castro, and R. Zamora. 2003. Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conservation* **110**:123-129.
- Hódar, J.A., and R. Zamora. 2004. Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity and Conservation* **13**:493-500.
- Hodkinson, I.D., and J. Bird. 1998. Host-specific insect herbivores as sensors of climate change in Arctic and alpine environments. *Arctic and Alpine Research* **30**:78-83.
- Hopkins, A.D. 1938. Bioclimatics – Science of life and climate relations. USDA, Miscellaneous Publication 280. US Government Printing Office, Washington, DC, USA.
- Houghton J.T., Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden, D. Xiaosu, K. Maskell, and C.A. Johnson. 2001. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I in the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Working Group II 1998. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Huchon, H., and G. Démolin. 1971. La bioécologie de la processionnaire du pin. Dispersion potentielle. Dispersion actuelle. *Phytoma* **23**:11-20.

- Karban R., and S.Y. Strauss. 2004. Physiological tolerance, climate change, and a northward range shift in the spittlebug, *Philaenus spumarius*. *Ecological Entomology* **29**:251-254.
- Klein Tank, A.M.G. et al. 2002. Daily dataset of 20th-century surface air temperature and precipitation series for the European Climate Assessment. *International Journal of Climatology* **22**:1441-1453.
- Jordano D., Retamosa E.C. and Fernandez Haeger J. 1991. Factors facilitating the continued presence of *Colotis evagore* (Klug, 1829) in southern Spain. *Journal of Biogeography* **18**:637-646.
- Lamy, M. 1990. Contact dermatitis (erucism) produced by processionary caterpillars (genus *Thaumetopoea*). *Journal of Applied Entomology* **110**:425-437.
- Laurent Hervouet, N. 1986. Measurement of radial growth losses in some *Pinus* species caused by two forest defoliators. Part 1: The pine processionary caterpillar in the Mediterranean region. *Annales des Sciences Forestières* **43**:239-262.
- Leather, S.R., K.F.A. Walters, and J.S. Bale. 1993. *The ecology of insect overwintering*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Masters, G.J., V.K. Brown, I.P. Clarke, J.B. Whittaker, and J.A. Hollier. 1998. Direct and indirect effects of climate change on insect herbivores: Auchenorrhyncha (Homoptera). *Ecological Entomology* **23**:45-52.
- Minerbi, S., K. Hellrigl, and A. Battisti. 2001. Practical aspects in the control of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den. et Schiff.) with *Bacillus thuringiensis* in Bolzano/Bozen district. *Sherwood* **68**:27-32.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J.K. Hill, C.D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, W.J. Tennent, J.A. Thomas, and M. Warren. 1999. Poleward shifts in geographic ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* **399**:579-583.
- Parmesan, C., T.L. Root, and M.R. Willig. 2000. Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. *Bulletin of the American Meteorological Society* **81**:443-450.
- Parmesan, C., and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**:37-42.
- Peñuelas, J., I. Filella, and P. Comas. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* **8**:531-544.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* **43**:223-225.
- Root, T.L., J.T. Price, K.R. Hall, S.H. Schneider, C. Rosenzweig, and J.A. Pounds. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* **421**:57-60.
- Roques, A., S. Boivin, and M.A. Auger-Rozenberg. 2002. Douglas-fir vs. Lodgepole pine in Europe: colonization of exotic conifer species by native phytophagous insects depends on taxonomic isolation. *Pacific Temperate Conifers International Symposium, IUFRO Working Parties S2.02.05 and S2.01.06*, Orléans, France, May 27-30 2002.
- Salvato, P., A. Battisti, S. Concato, L. Masutti, T. Patarnello, and L. Zane. 2002. Genetic differentiation in the winter pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa-wilkinsoni* complex), inferred by AFLP and mitochondrial DNA markers. *Molecular Ecology* **11**:2435-2444.
- Sinclair, B.J. 1999. Insect cold tolerance: How many kinds of frozen? *European Journal of Entomology* **96**:157-164.
- Sokal, R.R., and F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. W.H. Freeman and Company. New York, USA.
- Solbreck, C. 1993. Predicting insect faunal dynamics in a changing climate – a northern European perspective. Pages 176-185 in: J.I. Holten, G. Paulsen, and W.C. Oechel, editors. *Impacts of climatic change on natural ecosystems, with emphasis on boreal and arctic/alpine areas*. Norwegian Institute for Nature Research .

- Ungerer, M.J., M.P. Ayres, and M.J. Lombardero. 1999. Climate and the northern distribution limits of *Dedroctonus frontalis* Zimmermann (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Biogeography* **26**:1133-1145.
- Walther, G.R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T.J.C. Beebee, J.M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**:389-395.
- Williams, D.W., and A.M. Liebhold. 2002. Climate change and the outbreak range of two North American bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology* **4**:87-99.
- Yang, Y., and N.E. Stamp. 1995. Simultaneous effects of night-time temperature and an allelochemical on performance of an insect herbivore. *Oecologia* **104**:225-233.
- Zar, J.H. 2001. *Biostatistical analysis*. Third edition. Prentice-Hall International, London, UK.

Area and site	Latitude (°) or elevation (m)	Colonies translocated	Pre-cold period (Aug-Nov)		Cold period (Dec-Feb)		Post-cold period (March-May)		
			% colony survival ¹	% colonies with fourth larval instar	Nest silk index (± st. dev.)	% colony survival	% final colony survival ¹	Number of larvae / colony (± st. dev.)	5 th instar in March (%) or pupation time ² (Julian date)
Paris Basin – T1 core	47.79	10	90 a	100	-	78 a	70 a	70.4 ± 46.1 a	97.6
Paris Basin – T1 expansion	48.34	10	60 a	100	-	83 a	50 a	17.6 ± 16.5 b	67.0
Paris Basin – T1 external	48.59	20	70 a	100	-	29 b	20 a	34.0 ± 4.2 b	50.0
Paris Basin – T2 core	47.80	10	100 a	100	-	100 a	100 a	54.2 ± 33.7 a	96.9
Paris Basin – T2 expansion	48.25	20	100 a	100	-	50 b	50 b	57.0 ± 26.3 a	99.6
Paris Basin – T2 external	48.41	10	100 a	100	-	20 b	20 b	37.0 ± 28.3 a	100.0
Venosta/Vinschgau – South core	9.20	22	59 a	69.2	2.3 ± 0.8 a	54 a	32 a	119.9 ± 41.1 a	110
Venosta/Vinschgau – South expansion	12.00	22	64 a	35.7	2.0 ± 0.4 a	29 a	18 b	57.2 ± 30.2 b	120
Venosta/Vinschgau – South external	14.50	23	39 a	0.0	1.3 ± 0.4 a	44 a	17 b	22.6 ± 3.5 b	145
Venosta/Vinschgau – North core	9.00	21	29 a	16.7	2.7 ± 0.6 a	83 a	24 a	81.7 ± 73.9 a	125
Venosta/Vinschgau – North expansion	9.90	21	48 a	10.0	1.8 ± 0.9 a	18 b	10 b	36.5 ± 7.3 b	145
Venosta/Vinschgau – North external	10.40	15	68 a	0.0	1.6 ± 0.5 a	10 b	7 b	31.3 ± 0.0 b	160

Table 1. Results of the translocation experiments in 2002-2003 in the Paris Basin and in Venosta/Vinschgau. T1 and T2 refer to the two transects in the Paris Basin, as shown in Fig.1; South and North refer to the slope aspect in Venosta / Vinschgau. Cold period is defined in the text. Data from replicated sites within the expansion zones in the Paris Basin were pooled. Different letters indicate significant differences in the pair-wise comparison of survival rates (G test, $p < 0.05$) and of the means (Tukey's test, $p < 0.05$)

¹ % colony survival is in reference to the initial number of colonies for pre-cold and post-cold periods.

² Pupation time is arbitrarily defined as the median date of the pupation period in outdoor cages.

Area and site	AT days / hours (feeding induced)	PFT hours (feeding conditions favorable)	RFT days / hours (feeding induced and conditions favorable)	AT hours without PFT (feeding induced but conditions not favorable)	PFT hours without AT (conditions favorable but feeding not induced)
Paris Basin - T1 core	31 / 213	468	22 / 273	48	195
Paris Basin - T1 expansion	21 / 135	504	16 / 201	24	303
Paris Basin - T1 external	24 / 153	492	16 / 201	48	291
Paris Basin - T2 core	21 / 135	456	17 / 228	21	228
Paris Basin - T2 expansion	14 / 96	489	13 / 165	3	324
Paris Basin - T2 external	14 / 96	453	11 / 141	15	312
Wenosta/Winschgau - South core	52 / 323	664	55 / 476	49	188
Wenosta/Winschgau - South expansion	54 / 245	625	54 / 446	38	93
Wenosta/Winschgau - South external	46 / 269	388	46 / 265	29	123
Wenosta/Winschgau - North core	9 / 32	576	10 / 97	0	479
Wenosta/Winschgau - North expansion	15 / 41	589	17 / 133	0	456
Wenosta/Winschgau - North external	20 / 55	442	21 / 106	13	336

Table 2. Temperature conditions experienced by the colonies at the different sites in the ‘cold period’ (defined in the text), expressed as the total number of hours during the cold period. AT days/hours (Activation Temperature) = number of days/hours at which daytime nest temperature > 9°C; PFT hours (Potential Feeding Temperature) = number of hours at which night air temperature > 0°C; RFT days/hours (Realized Feeding Threshold) = number of days/hours at which both AT and PFT occurred in a single day, i.e. night air temperature was above 0°C and the preceding daytime nest temperature was above 9°C. The last two columns show conditions under which RFT is not met, i.e. feeding does not occur.

Figure legends

Figure 1. Expansion of the geographic range of *Thaumetopoea pityocampa* a) in the Paris Basin from 1972 to present, and b) in Venosta/Vinschgau Valley from 1975 to present. Triangles indicate sites used in the translocation experiment. Transects 1 and 2 as described in the text. Grey area shows the distribution of suitable host plants. Lines indicate the upper limit of the colonies in different years.

Front 1972 from Abgrall(2001); front 1992 and 1996 from Goussard et al. (1999). Front 2004 Paris Basin: dotted line indicates discontinuous assessment. The village of Silandro/Schlanders is located at 46°38' N, 10°43' E; elevation 721 m.

Figure 2. Monthly mean of minimum temperatures recorded in the expansion area of *Thaumetopoea pityocampa* in the Paris Basin, showing two periods corresponding to different rates of range expansion (see Fig. 1). The overall difference in the mean minimum winter temperature between the two periods is 1.1°C. Data based on the weather stations in Orléans (Meteo France).

Figure 3. Mean feeding activity of *Thaumetopoea pityocampa* colonies under different temperature regimes, measured as feces production. For clarity, only the upper standard deviation is shown for each value of activation temperature (AT). Each test was conducted for 48 hours, and the amount of feces shown at each 1.5 hour step represents the total of the feces produced at that time during the test. Temperature was changed through steps of 0.3°C/minute at the switch of the photoperiod (8.00 – 16.00, horizontal white bar). The treatment +3/+3°C (see text) is not shown, as no feeding activity was recorded.

Figure 4. Regression of the number of hours above the realized feeding threshold (RFT), standardized for the two regions per length of the cold period in months (Paris Basin: RFT/2; Venosta/Vinschgau: RFT/4), against the final % colony survival observed at 12 experimental sites.

Figure 1a

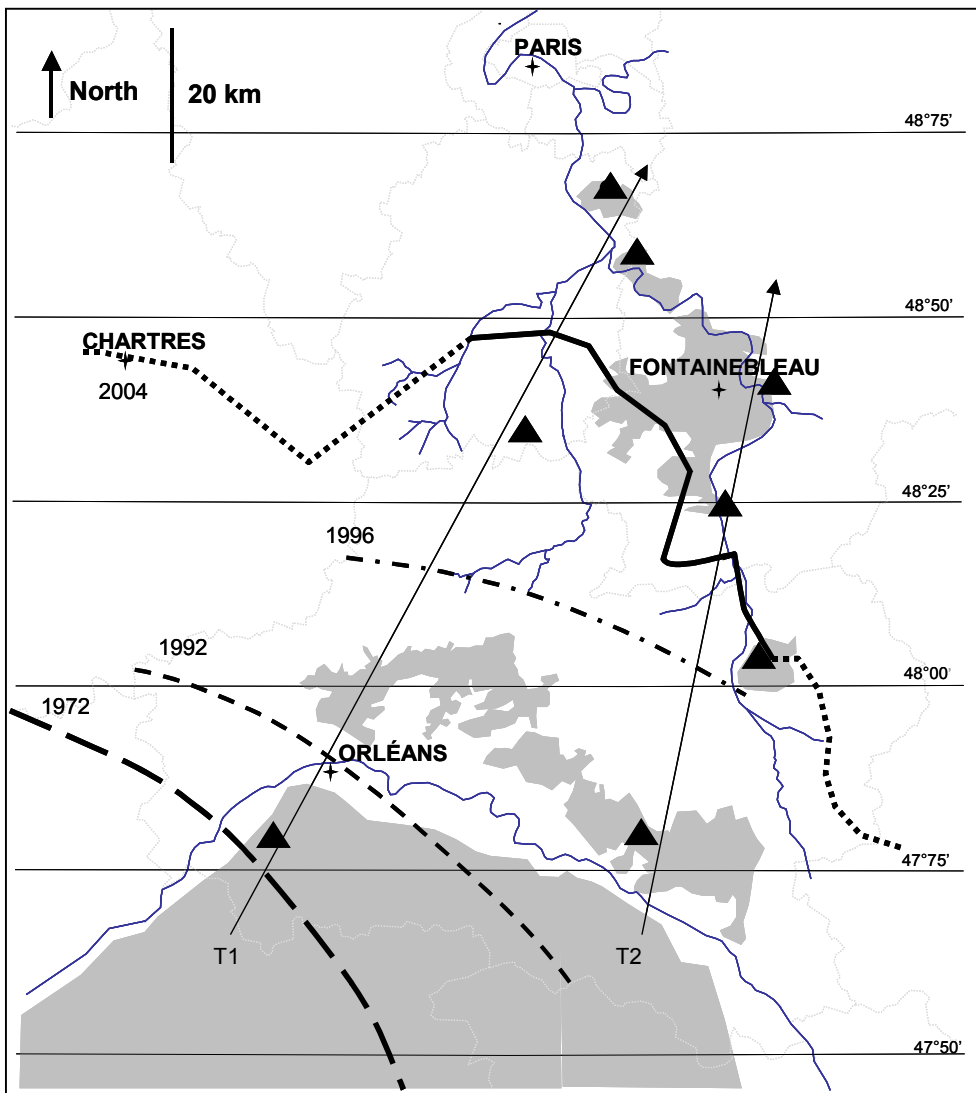


Figure 1b

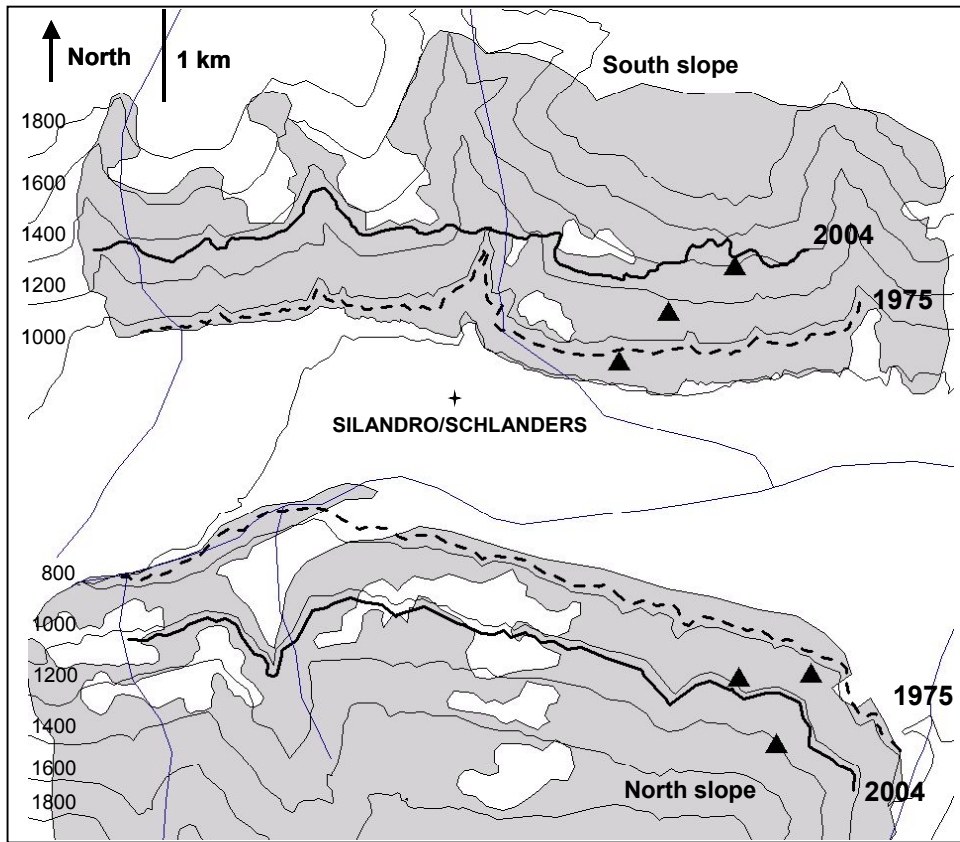


Figure 2

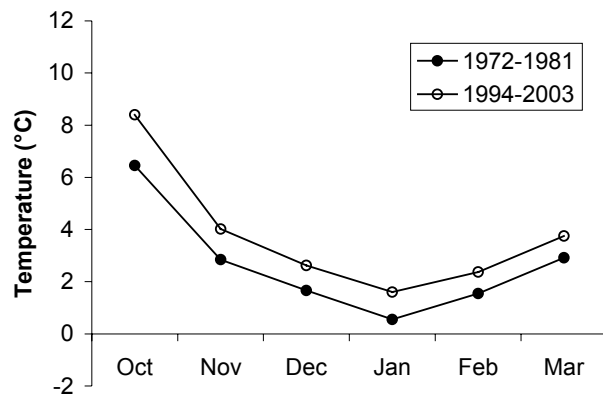


Figure 3

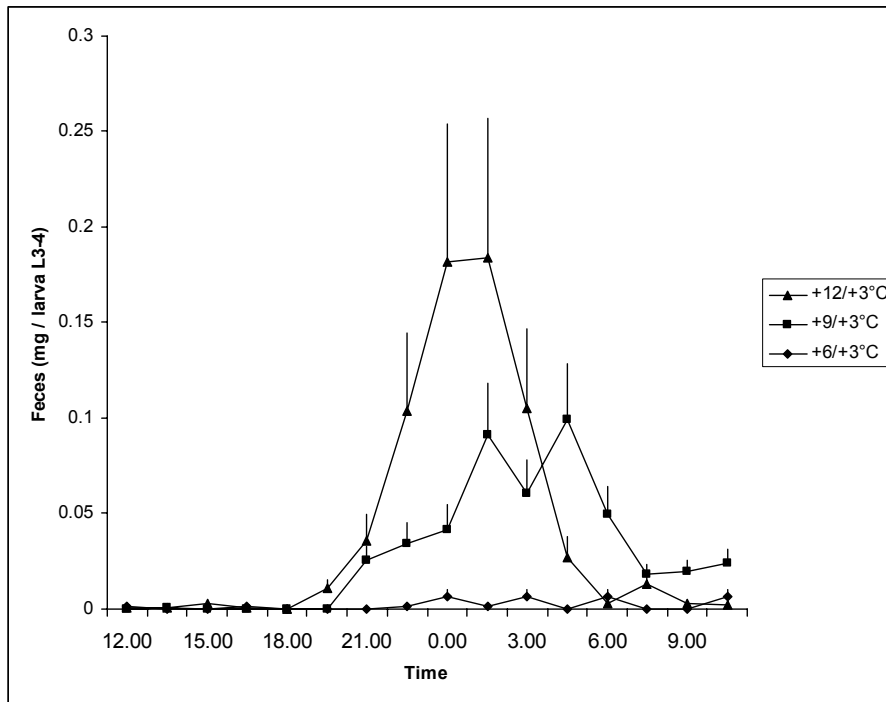
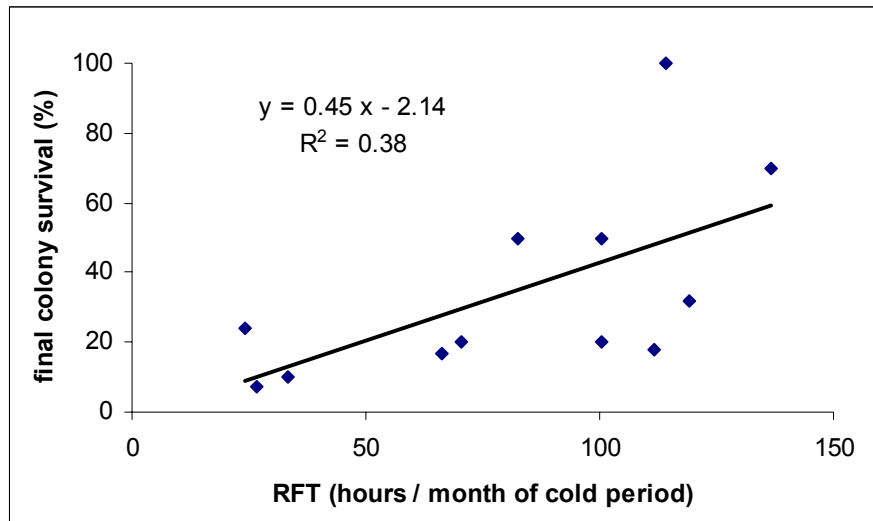


Figure 4



Chapitre 3

Modelling the effects of climate change on the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* L.) expansion in France

Modélisation des effets du changement climatique sur
l'expansion de la processionnaire du pin en France

Christelle Robinet¹, Peter Baier², Josef Pennerstorfer², Axel Schopf², Alain Roques¹

¹ Station de Zoologie Forestière, INRA, Ardon Olivet, France
² Institute of Forest Entomology, University BOKU, Vienna, Austria

Sommaire

Présentation de la publication

Introduction	p.109
I. Modèle historique avec le changement climatique	p.109
II. Modèle d'alimentation des chenilles dans le Bassin-Parisien	p.109
III. Modèle étendu à la France	p.110
Conclusion	p.110
Contribution personnelle à ce travail	p.110

Publication

Introduction	p.113
Methods	p.114
Results	p.117
Discussion	p.119
Conclusion	p.122

Publication en préparation

INTRODUCTION

L'étude précédente (Battisti *et al.* 2005) montre que le changement climatique joue un rôle significatif dans l'expansion de la processionnaire du pin. Comme le modèle historique (Huchon et Démolin 1971) n'est plus valable, nous proposons tout d'abord de le modifier afin de prendre en compte le réchauffement climatique et non plus le climat moyen entre 1946 et 1960 comme ce qu'il avait été fait. Ensuite nous appliquons le modèle décrivant les capacités d'alimentation des chenilles dans la zone d'expansion vers la Région Parisienne et nous l'extrapolons à l'échelle de la France.

I. MODÈLE HISTORIQUE AVEC LE CHANGEMENT CLIMATIQUE

Méthodes. Le scénario climatique de Météo-France nous donne les valeurs des variables climatiques utilisées dans le modèle historique. Nous calculons leur moyenne sur la période 1971-2000 et, à l'aide du front observé en 2005, nous appliquons la méthode de discrimination linéaire pour caractériser les points où la processionnaire du pin est présente. Nous appliquons ensuite ce résultat aux données climatiques de 2001-2031 et 2031-2060, et nous dressons les cartes correspondantes.

Résultats. La discrimination ne génère que 12% d'erreurs sur la première période et ces erreurs se trouvent principalement sur les zones d'expansion. Ce résultat confirme l'adéquation de ce modèle à la distribution historique de la processionnaire du pin. Par contre, le modèle ne prévoit quasiment aucun changement dans le futur.

II. MODÈLE D'ALIMENTATION DES CHENILLES DANS LE BASSIN-PARIEN

Méthodes. Tout d'abord, une analyse statistique préliminaire nous permet d'estimer la température maximale à l'intérieur du nid en fonction de la température maximale de l'air et de la radiation solaire. Malheureusement, nous avons beaucoup de données manquantes concernant la radiation solaire, nous avons donc recalculé ces données à partir d'images satellite. Ensuite nous appliquons le modèle d'alimentation des chenilles sur chacune des 11 stations météorologiques réparties sur la zone d'expansion dans le sud du Bassin-Parisien. Nous calculons jour par jour si les conditions permettent l'alimentation des chenilles (température maximale de jour $> 9^{\circ}\text{C}$ et température minimale de la nuit suivante $> 0^{\circ}\text{C}$) et nous faisons la moyenne du nombre de jours d'alimentation pour les hivers de 1992-1996 et 2000-2004, et nous calculons aussi la période maximale famine. Nous utilisons alors la technique du krigeage pour interpoler le résultat dans toute notre zone d'étude. La variable climatique résumant le mieux ces capacités d'alimentation (appelé indicateur simple) est retenue afin d'évaluer ces capacités sur une période plus représentative.

Résultats. La température maximale de l'air et la radiation solaire expliquent 90% de la variance de la température maximale à l'intérieur du nid. L'application du modèle montre que, durant la période 1992-1996, une zone défavorable à l'alimentation des chenilles séparait la zone favorable en deux parties : une partie au sud, historiquement colonisée, et une partie au nord (Région Parisienne) non infestée. Durant la deuxième période, les conditions sont devenues nettement plus favorables dans l'ensemble de la zone étudiée. L'amélioration des conditions d'alimentation a donc probablement permis à la chenille de progresser et d'atteindre le sud de la Région Parisienne. L'indicateur climatique simple (la moyenne des températures minimales journalières d'Octobre à Mars) montre que cette amélioration n'est

pas due à l'oscillation naturelle du climat mais bien à la tendance du réchauffement climatique depuis la fin des années 1980.

III. MODÈLE ÉTENDU À LA FRANCE

Méthodes. Une régression multiple permet de définir plus précisément un indicateur climatique, appelé ici indicateur climatique global. Nous utilisons cette régression pour estimer les capacités d'alimentation des chenilles à l'échelle spatiale de la France et à l'échelle temporelle du réchauffement climatique (période de 30 ans). Puis nous utilisons le krigeage pour donner la cartographie correspondante.

Résultats. La régression multiple sélectionne la moyenne des températures minimales journalières d'Octobre à Mars (°C) ainsi que la radiation solaire moyenne (W/m²) durant la même période pour expliquer le nombre de jours d'alimentation des chenilles ($R^2=0.81$, $P<0.001$). La projection spatiale des conditions d'alimentation ainsi estimées sur les périodes 2001-2030 montre une progression potentielle de la processionnaire vers le nord mais surtout vers l'est de la France. En revanche, la progression semble moins accentuée sur la période 2031-2060. Ces résultats montrent également que ce modèle, ajusté dans le Bassin-Parisien, n'est pas valable dans les zones montagneuses (notamment dans le Massif-Central et les Alpes).

CONCLUSION

Même si ce modèle ne détermine pas directement l'enveloppe bioclimatique de la processionnaire du pin, il permet d'obtenir une première approximation sur la potentialité d'expansion de la population. La processionnaire du pin aurait donc la possibilité de progresser encore, en particulier vers le nord et l'est de la France. Comme, a priori, la présence des pins ne limite pas cette progression, seules les perturbations dues à des événements climatiques extrêmes ou un moyen de lutte à grande échelle pourraient venir ralentir cette progression. Il est également indispensable de comprendre la dynamique même de l'expansion et sa vitesse en fonction de l'hétérogénéité du milieu et des capacités de dispersion pour affiner ces prévisions.

Contribution personnelle à ce travail

La modélisation des capacités d'alimentation des chenilles a été appliquée à la fois sur la zone d'expansion vers le nord (Bassin-Parisien) et les zones d'expansion en altitude (Alpes françaises et italiennes). J'ai pris en charge la modélisation dans le Bassin-Parisien tout en travaillant en collaboration avec l'équipe autrichienne qui coordonnait ce travail. Deux séjours à l'université BOKU de Vienne (Autriche) m'ont permis de démarrer ce travail. L'estimation de la température à l'intérieur du nid ainsi que le traitement des données issues des images satellite ont été réalisés par l'équipe autrichienne.

Running title: Effects of climate change on the feeding activity

**Modelling the effects of climate change on the potential feeding
activity of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.)
(Lep., Notodontidae) in France**

Christelle Robinet, Peter Baier, Josef Pennerstorfer, Axel Schopf and Alain Roques

C. Robinet (✉) · A. Roques

INRA Zoologie Forestière, Av. de la pomme de pin, BP 20619 Ardon, 45166 Olivet, France.

Tel. +33-2-38-41-78-61; Fax +33-2-38-41-78-79

e-mail: robinet@orleans.inra.fr

P. Baier · J. Pennerstorfer · A. Schopf

BOKU - Dept. of Forest and Soil Sciences. Institute of Forest Entomology, Forest Pathology

& Forest Protection, Hasenauerstr. 38, A-1190 Vienna, Austria

ABSTRACT

Aim As for many species, the range distribution of the pine processionary moth (PPM), *Thaumetopoea pityocampa* L., is currently expanding in higher latitudes and elevations. Since a recent study (Battisti *et al.* 2005) suggests that climate affects the PPM feeding activity, we intend to identify areas which are susceptible to PPM invasion according to the change of potential feeding activity.

Location The model was initially applied to a localized area covering central France up to the Paris Basin where the PPM is currently expanding, then it was extended to the whole France.

Methods The historical model which determined the potential distribution area (Huchon & Démolin 1970) fails with climate warming. So we applied the potential feeding model to climatic conditions recorded in the field and we compared the resulting feeding change to the PPM expansion. Then we extended this localized model to a larger temporal and spatial scale.

Results The PPM border coincided with a relatively unfavourable stripe in the Paris Basin during 1992-1996, and the PPM succeeded to cross this stripe when feeding conditions became more favourable in 2000-2004. The feeding indicator (minimum temperature from October to March) gives an evidence of a general trend started since the end of the 1980s. At a larger scale, this model forecasts ameliorated feeding conditions in the North-Western quarter of France in the next decades.

Main conclusions The PPM range distribution close to the Paris Basin is not limited by the feeding conditions. The pattern of expansion is now governed mainly by dispersal capacities and host plant distribution. At the country scale, this approach gives a roughly indication of the PPM distribution even if this model fails in mountainous regions.

Key words bioclimatic envelope, climate change, ecological modelling, feeding activity, forest defoliator, range expansion, spatial dynamics, *Thaumetopoea pityocampa*

INTRODUCTION

Climate has already encountered a significant warming of 0.6°C during the last century and this mean global temperature is projected to continue increasing by 1.4-5.8°C till 2100 (IPCC 2001). Europe has warmed more than the global average and winter temperature has increased more than summer temperature (European Environment Agency, 2004). The response of overall ecosystem remains difficult to predict. Many recent studies already highlighted the fingerprint of the global climate change on animal and vegetal species (Hughes 2000, Walther *et al.* 2002, Parmesan & Yohe 2003, Root *et al.* 2003). They showed a great variety of reactions and notably the displacement of the species range distribution. Thus, European species whose distribution is closely associated with winter temperatures are particularly susceptible to undergo a tremendous change in the next years. Birds (Thomas & Lennon 1999, Visser *et al.* 2003), vegetation (Theurillat & Guisan. 2001, Bakkenes *et al.* 2002) and insects, and more particularly butterflies (Parmesan *et al.* 1999, Thomas *et al.* 2001, Warren *et al.* 2001, Hill *et al.* 2002, Konvicka *et al.* 2003, Crozier 2004), are already affected by this change in Europe. Some non-migratory European butterflies have shifted from 35 to 240 km northward during the last century (Parmesan *et al.* 1999), while the climatic isotherms have shifted the equivalent of 120 km northward (Watson *et al.* 1998).

The spatial distribution of a given species is mainly governed by environmental constraints. Among them, climatic conditions that enable the species to survive and to grow define a bioclimatic envelope. Modelling this constraint generally provides an efficient way to approximate the disturbance of the species range distribution face to the climate change (Pearson & Dawson, 2003). Even if no systematic behaviour is presently observed, we expect that climate warming make such bioclimatic envelopes shift poleward: species living at low latitudes are likely to shift or expand poleward whereas the others would rather contract and eventually disappear.

Phytophagous insects generally provide convenient models to explore this disturbance due to their physiological dependence on climate (Karban & Strauss 2004) and, consequently their rapid response to climate change (Bale *et al.* 2002). In this paper, we investigate the impact of climate warming on the expansion of the pine processionary moth (PPM), *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffmüller) (Lepidoptera, Notodontidae) in order to identify areas susceptible to be invaded in future. Latitudinal and altitudinal expansion of the PPM outbreaks has been reported in the whole Europe (Hellrigl 1995, Benigni & Battisti 1999, Goussard *et al.* 1999, Hodar *et al.* 2003, Battisti *et al.*, *in press*). The northward expansion of the PPM was more particularly surveyed in the South of the Paris Basin (France). The front has shifted by 27.1 km/decade between 1972 and 2004 and has accelerated during the last ten years (55.6 km/decade) (Battisti *et al.*, *in press*). Phenology of this insect depends on the climatic region and this strategy allows the moth to emerge after the warmest temperatures in low latitudes and to avoid eventual heat waves (Démolin 1969a). To date, we have not enough information to determine the effect of global warming on southerly distributed PPM populations.

The study of climate impact on PPM phenology and distribution began far before the question of climate warming. A first model, proposed by Huchon & Démolin (1970), integrated two climatic variables: the annual sunshine duration and the mean of minimum temperature in January. According to their theory, two minimum thresholds are required to allow PPM survival: 1800 hours of annual sunshine duration and a minimum temperature of -4°C, then sunshine could balance cold temperatures. These conditions were projected on a map to define the theoretical exclusion area.

The distribution of the PPM is limited by direct temperature effects on its survival capacities. Battisti *et al.* (*in press*) showed that microclimatic conditions could constrain the

PPM distribution by governing the feeding activity of the larvae during the cold period. The understanding of this ecophysiological process was based on a combination of lab and field experiments.

In this paper, we firstly modified the historical model taking into account the climate warming. A discriminant analysis permits to characterize current favourable areas and to calculate projections for the next decades. Then we developed an original mechanistic model based on the microclimatic conditions for the feeding activity. We constructed a spatially and temporary localized model in the South of the Paris Basin. Thereafter, we made a generalization at the country scale and at the temporal scale of climate change in order to give a first approximation of the potential change magnitude of the PPM distribution.

METHODS

Study system

The pine processionary moth is one of the most important defoliators of forests in southern Europe. After a PPM outbreak, the growth of the defoliated pines decreases (Laurent-Hervouët 1986), resulting in a significant economic loss. Moreover, late instars larvae can release quite urticating hairs (Lamy 1990) which often causes severe allergies. As the PPM population has considerably spread in higher latitudes and elevations everywhere in France during the last decades (Fig. 1), a deeper understanding of this expansion is of a great interest for forestry and public health.

The gregarious larvae spin together a white silk nest and develop throughout winter on pine trees. When conditions are suitable, they leave the nest for feeding on needles during the night. The PPM is particularly sensitive to meteorological conditions. Larval survival is affected by the occurrence of extreme temperatures (the lower lethal temperature of larvae in the nest is -16°C , Démolin 1969a) and by temperature thresholds responsible for the feeding activity (Battisti *et al.*, *in press*). Since global warming could be basically responsible for its range expansion, modelling its effect on the PPM enables to forecast which areas are likely to be colonized in future.

As a PPM generation overlaps two consecutive years, commonly from the summer of the year $n-1$ to the summer of the year n , we will simply refer hereafter to the year n instead of the shifted year $(n-1) - (n)$.

Including climate warming in the historical model

According to Huchon & Démolin (1970), the PPM distribution is limited by the combination of two climatic variables: the mean of minimum temperature in January and the annual duration of sunshine. Duration of sunshine expressed in hours used in this model was replaced by annual mean of daily solar radiation (Whm^{-2}) provided by the climate scenario of Météo-France (details see “Extended model of feeding ability”). The coastline extractor from the National Geophysical Data Center, NOAA Satellite and Information Service (<http://www.ngdc.noaa.gov/ngdc.html>), supplied a convenient file to manage the geographical coordinates of the French border and to pick out the 211 points of the climatic scenario inside France. Each point was assigned by presence or absence of PPM according to the current front (surveyed by the National Institute of Agronomic Research “INRA” and the French Forest Health Department “DSF”, Fig. 1). Then, a linear discriminant analysis with the mean minimum air temperature in January and the annual mean of daily solar radiation as discriminating variables was done with the *lda* routine of the statistical language R using data from the climate scenario during 1971-2000. Projections of PPM occurrence were then calculated for 2001-2030 and 2031-2060.

Modelling nest temperatures and feeding ability

Feeding activity was estimated using the feeding model previously defined by Battisti *et al.* (in press). Two conditions have to be satisfied to enable the PPM larvae to feed: the temperature inside the nest during the day has to reach more than 9°C (activation temperature) and the air temperature during the following night must be above 0°C (potential feeding temperature). If one of these conditions is not fulfilled, starvation occurs.

The relationship between surrounding air temperature, solar radiation and nest temperature was investigated under semi-field conditions in the garden at the Institute of Forest Entomology in Vienna, Austria. Air temperature and nest temperatures at the front and back side of six PPM nests (origin: Venosta Valley, northern Italy) were hourly recorded with Tinytalk data loggers from 22 January 2004 until 30 March 2004 (n=70 days). Solar radiation was measured using a pyranometer (Starpyranometer 8101, Schenk, Vienna, Austria). For data analysis, the hourly mean values of nest temperatures measured at the back and front side of the observed six nests were calculated. The relation between minimum/maximum nest temperature, air temperature and solar radiation were analysed by linear regression using the statistical software package SPSS 12.0.1 (SPSS Inc 1990).

To apply this model in the field and to calculate the duration of feeding periods during the night, continuous hourly recordings of temperatures are needed. Since only daily minimum and maximum temperatures are commonly supplied by meteorological services, we assumed that the PPM effectively feeds if the daily maximum temperature of the nest is above 9°C and the daily minimum air temperature of the following day is above 0°C. Thus we calculate only the occurrence of a feeding event and not actually its duration. For each winter half (October – March) and for any location, the feeding activity of the larvae was estimated by the number of feeding days and the longest period of starvation returned by this model. Although feeding ability is particularly important during the cold period defined by Battisti *et al.* (in press) (i.e. the period during which the weekly mean of the daily minimum air temperature is below 0°C), here we took a larger period from October to March which coincides with the PPM larval development in most of French area. Hereafter, this period is also called cold period. Then the mean of each feeding variable was calculated on different periods and it was spatially interpolated using krigging (R software and Surfer Version 7.00, Copyright ©1993-1999, Golden Software, Inc.).

Localized model of feeding ability

We considered the area in central France where the PPM is presently expanding northward up to the Paris Basin. This study area includes the core area which was historically colonized (hereafter our reference is Tours); the expansion area which has been mostly colonized since 1992 (our reference is Orléans); and far beyond the current front up to the Paris Basin (our reference of this not colonized area is Melun).

Two unconnected periods were chosen: 1992-1996 and 2001-2004 in order to detect eventual changes of feeding ability and to compare the results with the observed range expansion. Indeed, the front position is reported from literature (in 1972 reconstructed from Abgrall 2001, in 1992 and 1996, Goussard *et al.* 1999 and in 2004, Battisti *et al.*, in press).

Meteorological stations (n=11) were selected uniformly distributed over the core area, the expansion area and outside the PPM distribution. Meteorological conditions associated with the PPM feeding capacity were used in this model: daily minimum and maximum temperatures (°C) and daily solar radiation (Whm⁻²) (data source: Météo-France; European Climate Assessment, Tank *et al.* 2002). Missing values of solar radiation were estimated via MeteoSat images. For the estimation of the global solar radiation, the mean of digital pixel- (grey-) values ($p(x_k)$) of the infrared- and water vapour-channel from synoptic two hours-interval Meteosat7 images (08:00 – 16:00) with a resolution of ~25x25 km were used. The

ground albedo was calculated as the mean of lower pixel values over a given time, provided that these pixels were cloudless. The digital values were calculated as for the infrared-channel at the location (x_k) and time (i):

$$IR(x_k)_i = \frac{1}{p(x_k)_i - p_{ground\ albedo}}$$

and for the water-vapour-band:

$$WV(x_k)_i = p(x_k)_i$$

The daily horizontal global solar radiation $SRad$ (Whm^{-2}) was then estimated using daily multiple regression analysis.

$$SRad(x_k)_i = a_i + b_i \times IR(x_k)_i + c_i \times WV(x_k)_i + d_i \times Lat(x_k)$$

$IR(x_k)_i$: infrared value of the recording station x_k at day i

$WV(x_k)_i$: water vapour value of the recording station x_k at day i

$Lat(x_k)$: latitude of the recording station x_k

Finally, the estimates of $SRad(x)_i$ calculated from the daily regressions are limited using the ESR-clear sky model ($SRad_{clearsky}(x)_i$) for quality control (Geiger *et al.* 2002). Estimates of solar radiation under clear sky conditions were downloaded from <http://www.helioclim.net> for a location, representative for the region Paris Basin (latitude: 48.8233°; longitude: 2.3367°; elevation; 75m asl.). Minimum and maximum of the daily estimates of solar radiation ($SRad(x)_i$) are then defined as:

$$0.03 * SRad_{clearsky}(x)_i \leq SRad(x)_i \leq 1.1 * SRad_{clearsky}(x)_i$$

During the second period (2001-2004), field observations from eight sites were included in the analysis. Temperatures were recorded in the field in 2003 and 2004, and missing data were estimated by a regression based on the nearest meteorological stations.

Indicator of feeding ability

Natural oscillations of the climate may influence the model results during the relatively short periods examined in the localized model. For the reconstruction and the investigation of an eventual trend in feeding ability for longer time periods, we searched for a general climatic indicator suitable for estimating the annual number of feeding days and the longest period of starvation. Correlation analysis, based on the data from 11 meteorological stations during the 9 cold periods, was conducted to find the most explaining and summarizing variable (called simple indicator) among the variables used in the historical model and the feeding models. Multiple regressions were used to select the best combination of predictors (combination called global indicator). In these analyses, we considered the absolute minimum air temperature, the mean of daily minimum air temperature in January, the annual sum of solar radiation expressed in hours and the mean of minimum air temperature from October to March.

A linear regression was used to detect an eventual trend in the simple indicator from 1972 to 2004. A two sample t-test was applied to compare the simple indicator and the other climatic variables before and after 1988 (middle of the period) along the transect Tours (historically colonized) – Orléans (colonized in 1992) – Melun (not yet colonized).

Extended model of feeding ability

In order to have an overview on the potential disturbance of the PPM range at a larger scale, we used the global indicator of the feeding ability to simplify and extend the feeding model to France for the next decades. A projection for whole France is proposed using the regionalized climate scenario of Météo-France “ARPEGE-Climat” (Gibelin & Dequé 2001, Cloppet 2002). This regionalized climatic simulation is based on the scenario B2 which assumes a moderate increase of greenhouse gas (the CO_2 concentration is supposed to only double between 1970 and 2100). For the whole France and boundary areas, the climate scenario supplies 360 data

points separated by around 50 km from 1960 to 2100. In this analysis, we considered 30-years periods (1971-2000, 2001-2030, and 2031-2060) in order to eliminate the natural oscillation of the climate and to keep representative conditions of the warming trend. The first period is mostly used as a reference that permits to evaluate the future disturbance and this scenario does not pretend to model exactly the climate in the past decades.

RESULTS

Including climate warming in the historical model

The linear discriminant analysis generates around 12% of errors: it predicts incorrectly the presence of the PPM in 4.7% of the cases (mostly in central France near the Massif Central and in western France in Bretagne) and it predicts incorrectly absence for 7.6% of the points (mostly in the range expansion in the South of the Paris-Basin) (Fig.2). The projection of this model taking account of the climate warming does not result in considerable changes of PPM distribution. Just one point (not shown) in 2001-2030 and only nine points in 2031-2060 get favourable for PPM occurrence (Fig.2). These points are mainly located in the South of the Paris-Basin and in Bretagne.

Modelling nest temperatures and solar radiation

Data analysis of the observed nest temperatures revealed that the daily minimum of the nest temperature (TN_{nest} , °C) significantly correlates ($R^2=0.995$; $P<0.001$) with daily minimum of the air temperature (TN_{air} , °C).

$$TN_{nest} = -0.313 + 1.007 \times TN_{air}$$

The mean difference between nest and air minimum temperature ($TN_{diff_{nest-air}} = -0.313^\circ\text{C}$) was significant ($P<0.001$) but very small. Therefore, the daily minimum of the nest temperature can be set equal to air temperature minimum.

Daily maximum nest temperature (TX_{nest} , °C) can be estimated by the following regression on the daily maximum air temperature (TX_{air} , °C) and daily sum of solar radiation ($SRad$, Whm^{-2}).

$$TX_{nest} = 0.552 + 0.902 \times TX_{air} + 0.003 \times SRad$$

The coefficients for TX_{air} and $SRad$ are highly significant ($P<0.001$); the constant term is not significant. 90.4% of the variance is explained by these predictors.

Estimates of daily solar radiation using multiple daily regressions show a highly significant model fit (observed *versus* estimated values: $R^2=0.9697$, $P<0.001$) with a mean absolute error of 130.42 Whm^{-2} . These estimates were used to replace missing solar radiation data for stations of Meteo France and for the field sites of the local scale model at Paris Basin.

Localized model of feeding ability

TN_{air} and TX_{nest} were used to estimate the number of feeding days and the longest starvation period for each winter half. Results are represented by the maps on figure 3. The mean of feeding days (Fig. 3a) and the longest starvation period (Fig. 3b) show globally the same pattern. The maps clearly indicate an increase of favourable feeding conditions on the whole area. A relatively unfavourable region appears in the first period, splitting the potential feeding area into two parts: the first one comprises the core area around Tours (where the PPM was historically present) and another one located in the Paris Basin, where the PPM was absent. On the contrary, climatic conditions for feeding are far better nearly everywhere in the whole region during the second period (except for a small area in the South-East of the Paris Basin). Field conditions were integrated in this analysis to get a higher spatial resolution of the feeding ability. However, it seems that temperatures recorded in the field are lower than temperatures recorded by Météo-France. The pattern of the front in 2004 is particularly

interesting, because the front has apparently shifted more quickly where the unfavourable area was thinner and the front is still late near the most unfavourable areas (especially north-eastern of Orléans).

Climatic indicators of the feeding ability

The best predictors of the number of feeding days are: the mean of minimum air temperature from October to March ($R^2=0.77$, $P<0.001$), the mean of maximum air temperature from October to March ($R^2=0.55$, $P<0.001$), the mean of minimum temperature in January ($R^2=0.06$, $P=0.011$). The longest period of starvation is also explained by these variables but the relations are not as strong as for the number of feeding days ($R^2=0.29$, $P<0.001$, $R^2=0.23$, $P<0.001$, and $R^2=0.09$, $P=0.003$, respectively). So, the mean of minimum air temperature from October to March (T_{min}) can be used as a “simple indicator” for the estimation of both, the number of feeding days and the longest starvation period.

Multiple regression analysis shows that the minimum temperature from October to March (T_{min}) and annual mean of solar radiation ($SRad$) account for 81% of the variance of the number of feeding days. The coefficients of this multiple regression are highly significant ($P<0.001$):

$$feeding = 47.25 + 14.43 \times T_{min} + 0.016 \times SRad$$

This combination defines the “global indicator”.

The longest period of starvation is badly estimated by multiple regression ($R^2<0.33$). Therefore, we choose to evaluate the feeding ability only by the number of feeding days during the cold period.

We used T_{min} to evaluate the long term fluctuation of the feeding ability. Fig. 4 clearly indicates an increase of this temperature in Orléans during the last decades. A linear regression based on annual data shows that this temperature – as well as the maximum temperature – has globally increased by $0.04^\circ\text{Cyear}^{-1}$ ($P<0.01$) during the whole period of 33 years (1972-2004). Nevertheless, the major warming seems to appear at the end of the 1980s (Fig.4). A significant change of temperature is characterized by a mean of $2.46^\circ\text{C} \pm 0.86^\circ\text{C}$ before 1988 and a mean of $3.55^\circ\text{C} \pm 0.68$ after (Table 1) (t-test, $t=3.95$, $d.f.=28.482$, $P<0.001$). The same pattern appears at the end of the 1980s in Tours (located in the core area), and also in Melun, located a little northerly to the current PPM front (Fig.4). The mean of minimum temperatures during the winter half is significantly higher in Tours than in Orléans and Melun during both periods. For the period 1989-2004, this temperature is not significantly different in Orléans and Melun from the temperature in Tours during 1972-1987 (Table 1, Fig.4). The minimum temperature in Melun has become as favourable as in Orléans during the last few years.

The mean of minimum temperatures in January also increased between both periods but differences are not significant between the locations neither during 1972-1987 nor 1989-2004. Sunshine duration only shows a significant deficiency in Melun during the first period. The absolute minimum temperature is statistically similar in each location for both periods (Table 1).

Extended model of feeding ability

The projected feeding ability, resulting of the climate scenario and the regression on T_{min} and $SRad$, is presented in figure 5. The maps show the evidence of a future change in the PPM feeding capacity. In 1971-2000, Orléans is located between the isolines 120 and 140 feeding days and this level moves further east very quickly in 2001-2030 and quite less after. Eastern France and mountainous regions remain as relatively unfavourable areas.

DISCUSSION

Including climate warming in the historical model

The historical map (according to the model of Huchon & Démolin, 1970) has provided an accurate bioclimatic envelope of the PPM distribution in France in the past. Since the errors of predicted PPM occurrence are mainly located in northward and altitudinal expansion areas, the modified historical model is relatively coherent with the historical PPM distribution. However, the expansion of the PPM distribution is not correctly explained by the corresponding change of this envelope. According to the historic model, the northern limit of PPM in France is solely limited by the annual sunshine duration and not by temperature. The main reason for the failure of the historical model seems to be the correlative approach by simply comparing meteorological variables with the observed PPM range. This reveals the importance of understanding the physiologically based processes for modelling and mapping of the range and expansion of PPM under instable climatic conditions. Therefore, the estimation of the feeding ability of PPM during the winter period as a physiologically based process model could substantially improve our insight into relevant mechanisms of recent and future PPM range expansion.

Localized model of feeding ability

The microclimate of the nest is a crucial factor for survival of the winter-active PPM larvae. Observed minimum temperatures of the nest correspond well with air temperature minima; nest maximum temperature can be predicted by air temperature maximum and daily sum of solar irradiation. These results are confirmed by previous reports (Breuer *et al.* 1989; Breuer & Devkota, 1990). Modelling of the feeding ability for the region Paris Basin revealed that the climatic conditions are favourable in the whole area for winter survival of PPM. Compared with data from the PPM range edge in the Italian Alps, the feeding ability is much higher and the cold period with weekly mean of minimum air temperature $< -5^{\circ}\text{C}$ is much shorter at Paris Basin (Battisti *et al.*, *in press*). The maps (Fig. 3) show an especially favourable area near Paris. More generally, figure 4 shows that the air temperature close to Paris is much higher than the temperature everywhere in the south of the Paris Basin. This mild climate could be associated with the urban agglomeration and concentrated anthropogenic activity in the Paris Basin, which contribute to the greenhouse effect (Menut *et al.* 2000). The Paris Basin might be particularly favourable for the PPM due to its local climate. Therefore, an accelerated range expansion into this area can be expected in future.

The results of the localized model of feeding ability depend to some extent on the choice of the meteorological stations. Since the selected recording stations of Météo-France are located within or nearby large cities, the usage of meteorological data from these stations could contribute to an overestimation of the climatic conditions compared with field data measured in the forest (Fig. 3). But, the uniform spatial distribution of selected stations and the rather uniform climate in the area of Paris Basin decreases the risk of errors due to the location of a particular station.

The model proposed in this study enables to reconstruct indirectly the feeding abilities during the past few years. Even if the feeding ability exhibits a considerable change between both periods, these periods are too short to detect the impact of a warming trend.

Indicator of feeding ability

The correlation analysis suggests that the mean of minimum temperature during the winter half is the best predictor of the feeding ability. The global trend of climate warming is more precisely evidenced by the long-term fluctuation of this “simple indicator” for PPM feeding ability. No suitable indicator was found for the longest period of starvation. The number of

feeding days relies much more on mean climatic conditions. Contrary to this, the longest period of starvation depends on short term, stochastic events of extremely bad conditions. Therefore, it seems to be quite coherent to incorporate only the first variable into a model for long-term reconstruction of the feeding ability. The sudden increase of the indicator variable in Orléans took place just a few years before the PPM colonization in 1992. During the last few years, the indicator in Melun has approximately reached the level recorded in Orléans when it was colonized. So, this phenomenon is probably the sign of an imminent colonization.

This rapid warming during the last twenty years is a global event (National Assessment Synthesis Team of the U.S. Global Change Research Program, 2000). Half of the last century temperature rise has occurred since the late 1970s and seventeen of the eighteen warmest years in the 20th century occurred since 1980. Furthermore, the 1990s were the warmest decade in the observational record (European Environment Agency, 2004).

The simple indicator T_{min} may explain a particularly huge part of the PPM establishment in the region Paris Basin, whereas the absolute minimum temperature, the mean of minimum temperature in January, and the duration of sunshine do not statistically differ between the stations.

Generally, feeding failures were due to a lack of induction (i.e. the maximum temperature inside the nest does not reach the required threshold) according to the field experiment in the Paris-Basin (Battisti *et al.*, *in press*). This lack could be attributed either to low maximum air temperature, low solar radiation or both. Winter sun can warm the nests to several degrees above ambient. Solar energy plays a central role on the metabolism and development of PPM larvae, especially in climatic regions and for weather conditions, where the ambient temperature maximum is frequently too low for feeding activation and digestion of already ingested food (Démolin, 1969b; Breuer, 1997; Netherer *et al.* 2005). Indeed, the sunshine barrier, defined as the annual sum of 1800 hours sunshine, would limit specifically the northward PPM distribution in France (Huchon & Démolin 1970). The hitherto evolution of sunshine (table 1) and the climate scenario suggest that solar radiation does not encounter tremendous change. The sunshine barrier defined by Huchon and Démolin (1970) might be of minor importance in northern France if the increase of maximum temperatures succeeds to compensate this relatively low amount of sunshine. Analogue with the minimum temperature, maximum temperature during the cold period also increased by $0.04^{\circ}\text{Cyear}^{-1}$ in Orléans over the period 1972-2004.

Extension of the feeding ability model to the whole France

The multiple regression analysis finally integrates both, the mean winter minimum temperature, and solar radiation, for estimation of the feeding ability at the country scale. Even if the historical map does not predict great possibilities of expansion, the extended feeding model predicts better conditions in the North-western quarter of France with an eastward climatic gradient. Caution is particularly needed to interpret the results in mountainous areas because the model was initially built for the flat region near the Paris-Basin. Observation of the PPM front shift between the years 1969-1980 and 2005 (Fig. 1) shows clearly a northward expansion but also an expansion in the Massif-Central (a mountainous area in the central south part of France), and in the French Alps. Topography strongly interferes with climatic conditions and with the PPM presence. Hence, a specific topoclimatic model is necessary in order to detect favourable areas for the PPM in complex, mountainous terrain.

Trophic interactions involved in range expansion

The PPM expansion seems to be associated with the increase of temperature since the mid 1980's. But, the analysis and prediction of responses to climate change may be misleading

without considering trophic interactions. The results of modelling the potential feeding activity in France at local and regional scale as well as the reconstruction of the feeding ability indicate that the survival of PPM could also have been possible outside of the former range in the past. The high number of potential feeding days (even during the relatively cold period of the mid 1980's), the short periods of starvation and the low frequency of extreme frost events suggest that the past PPM range in France was not in equilibrium with the climatic conditions. Notably, the effects of host plant availability, physical, and behavioural barriers to dispersal on PPM range may have induced that the realized distribution in the past was not equal to the potential climatic range of PPM in France.

The French forest area has greatly increased since the middle of the XIXth century. It was approximately 8.9 to 9.5 millions hectares in 1830. It is now 14.9 millions hectares (source: French National Forest Inventory, <http://www.ifn.fr/>). The main host plants of the PPM, *Pinus spp.*, cover a large part of France, especially in the core area of PPM, but also beyond the present PPM distribution. A great trophic plasticity enables the PPM to attack also new, even exotic conifer host (Roques *et al.* 2002). French forest area is still very fragmented, especially in the North West and in central France. In such a fractal forest landscape, the PPM expansion strongly depends on the adults (especially the females) dispersal behaviour. The dispersion capacity probably can not exceed 2 km (Démolin 1969a). But, the increased availability of suitable host plants, the decreased forest fragmentation, and ameliorated climatic conditions by rising winter temperatures may have contributed coincidental to increased population densities in the core area (as the source of migration), increased survival of initial founder populations in the expansion area, and increased mobility of the insect, thus, leading to the observed range expansion.

As the current PPM distribution is apparently no longer restricted by host availability, dispersion capacity and climatic conditions appear to be the main driven factors for range expansion. Consequences of climate change and PPM range shift on the antagonistic complex of PPM and their functioning for control of PPM are still unknown.

Other consequences of climate warming

The increase of temperature is likely to improve the PPM survival, especially the survival rate of founder populations in the expansion areas (Battisti *et al.* 2005) and to enhance the flying activity, and consequently the dispersion (Battisti *et al.* 2004; Stastny *et al.* 2005). But, increased temperatures can also induce negative feedbacks. An exceptional heat wave during the summer 2003 killed a large part of the PPM eggs and young larvae in the Paris Basin (DSF Nord-Ouest 2004). In this area, the PPM phenological cycle does not enable the population to avoid extreme hot periods during the summer like in southern (mediterranean) regions (Démolin 1969a). Due to the phenological plasticity of PPM, phenological adaptation of the life cycle of PPM can be expected with ongoing climate warming (Benigni & Battisti, 1999).

Besides, changes of precipitation may affect indirectly the PPM expansion. While southern Europe is likely to encounter a severe decrease of precipitations, northern Europe would rather face up to an increase (European Environment Agency 2004). Thus, sunshine, relevant for PPM nest temperature, would be reduced precisely in those regions, where it affects significantly the PPM survival. However, the deficit in solar radiation in northern regions could be balanced by the temperature rise in future.

CONCLUSIONS

The PPM seems to be a further example of species which is already answering to climate change. Modelling of the feeding activity revealed that the past range of PPM in central France could have been not in equilibrium with the climatic conditions. Extensive afforestation with pine and climate change contribute in concert to the range expansion. As the warming trend is likely to continue and worsen, the expansion of the PPM would be no longer limited by climatic constraints in the Paris Basin. An isolated PPM colony recently discovered (Nov. 2003, Raimbault and Robinet, *personal observation*) in eastern Paris – probably accidentally brought – demonstrates that the PPM is able to survive far beyond its present area of colonisation. The climate over a large north-eastern quarter of France may become favourable to the PPM in the next decades. Even if the pines distribution does not limit the PPM colonization, it affects its way of expansion. Therefore, it is concluded that the effective shift of the PPM range will depend on the dispersal capacity and the environmental heterogeneity. Another challenge is to understand how the entire ecosystem associated with the PPM will respond to the climate warming.

ACKNOWLEDGEMENTS

We acknowledge financial support from EU project Promoth QLK-CT-2002-00852 and the Région Centre “programme de recherche inter-organismes et interdisciplinaires 2003 de la Région Centre”. The climate scenario was kindly provided by Météo-France: Alain Braun and Emmanuel Cloppet. The map of the current PPM range distribution is based on observations from the French Forest Health Department and INRA. We thank Jacques Garcia, Francis Goussard, Patrick Pineau, Jean-Paul Raimbault, Jérôme Rousselet, Daniel Sauvard for assistance and discussion.

REFERENCES

- Abgrall, J.F. (2001) Le réseau surveillance Processionnaire du Pin en France 1969-1989. Conception-Historique-Résultats. Cemagref.
- Bakkenes, M., Alkemade, J.R.M., Ihle, F., Leemans, R. & Latour J.B. (2002) Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*, **8**, 390-407.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J.C., Farrar, J., Good, J.E.G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T.H., Lindroth, R.L., Press, M.C., Symrnioudis, I., Watt, A.D., Whittaker, J.B. (2002) Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, **8**, 1-16.
- Battisti, A., Aimi, A., Barito, F., Bernardinelli, I., Buffo, E., Cappucci, M., Petrucco Toffolo, E., Stergulc, F. (2004) Range expansion of the pine processionary moth: the effects of the high temperature of the summer 2003. The effects of the drought of summer 2003 on forests, IUFRO Meeting, Freiburg, Germany, 17th-19th November 2004.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A., Larsson, S. (in press) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, in press.
- Benigni, M. & Battisti, A. (1999) Climatic change and the adaptation of the pine processionary moth. *Italia Forestale Montana*, **54**, 76-86.
- Breuer, M. (1997) Influence of solar energy on the development of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, **11**, 705-708.
- Breuer, M. & Devkota, B. (1990) Studies on the importance of nest temperature of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae). *Journal of Applied Entomology*, **109**, 331-335.
- Breuer, M., Devkota, B., Douma, P.E., Koutsaftikis, A., Schmidt, G.H. (1989) Studies on the exposition and temperature of nests of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae) in Greece. *Journal of Applied Entomology*, **107**, 370-375.
- Cloppet, E. (2002) Impact d'un scénario climatique régionalisé 1960-2100 sur la phénologie et la production primaire de quelques espèces forestières françaises. Rapport de stage de fin d'étude n°808.
- Crozier, L. (2004) Warmer winters drive butterfly range expansion by increasing survivorship. *Ecology*, **85**, 231-241.
- CTGREF-INRA (1980) La chenille processionnaire du pin. Organisation de la surveillance en forêt à partir de 1980. Note *Ministère de l'Agriculture*, CTGREF - Division de la Protection de la Nature – Saint Martin d'Hères, INRA – Station de Zoologie Forestière – Avignon, 45p.
- Démolin, G. (1969a) Comportement des adultes de *Thaumetopoea Pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance écologique. *Annales Scientifiques Forestières*, **1**, 81-102.
- Démolin, G. (1969b) Bioecologia de la procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidencia de los factores climaticos. *Boletin del Servicio de Plagas Forestales*, **12**, 9-24.
- DSF Nord-Ouest (2004) Santé de la forêt en Ile de France et Centre en 2003: quel diagnostic? Fleury-les-Aubrais, 4 pp.
- European Environment Agency. (2004) Impacts of Europe's changing climate. European Environment Agency Report (<http://www.eea.eu.int>).
- Geiger, M., Diabate, L., Menard, L. & Wald, L. (2002) A web service for controlling the quality of measurements of global solar irradiation. *Solar Energy*, **73**, 475–480.

- Gibelin, A.-L. & Dequé, M. (2001) Un scénario à l'échelle de l'Europe pour le climat de la fin du XXI^{ème} siècle. Groupe de Météorologie de Grande Echelle et Climat. Note de centre N°79.
- Goussard, F., Saintonge, F.-X., Geri, C., Auger-Rozenberg, M.-A., Pasquier-Barre, F., Rousselet, J. (1999) - Accroissement des risques de dégâts de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiff. en région Centre, dû au réchauffement climatique (Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, **35**, 341-343.
- Hellrigl, K. (1995). Der Kiefernprozessionsspinner (*Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiff.) in Südtirol. Schriftenreihe für Wissenschaftliche Studien n. 1, Landesabteilung Forstwirtschaft der Aut. Prov. Bozen/Südtirol, 75 pp.
- Hill, J.K., Thomas, C.D., Fox, R., Telfer, M.G., Willis, S.G., Asher, J. & Huntley, B. (2002) Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proceedings of the Royal Society B*, **269**, 2163-2171.
- Hodar, J.A., Castro, J., Zamora, R. (2003) Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conservation*, **110**, 123-129.
- Huchon, H., Démolin, G. (1970) La bioécologie de la processionnaire du pin. Dispersion potentielle – Dispersion actuelle. *Revue Forestière Française*, N° spécial « La lutte biologique en forêt », 220-234.
- Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 56-61.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2001) In: Houghton J. T., Ding, Y., Griggs, D. J., Noguer, M., van der Linden, P. J., Dai, X., Maskell, K. & Johnson, C. A. (eds.), *Climate Change 2001: The Scientific Basis: Contributions of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.
- Karban, R. & Strauss, S.Y. (2004). Physiological tolerance, climate change, and a northward range shift in the spittlebug, *Philaenus spumarius*. *Ecological Entomology* **29**:251-254.
- Konvicka, M., Maradova, M., Benes, J., Fric, Z., Kepka, P. (2003) Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: effects of changing climate detected on a regional scale. *Global Ecology & Biogeography*, **12**, 403–410.
- Lamy, M. (1990) Contact dermatitis (erucism) produced by processionary caterpillars (*genus Thaumetopoea*). *Journal of Applied Entomology*, **110**, 425-437.
- Laurent-Hervouet, N. (1986) Measurement of radial growth losses in some *Pinus* species caused by two forest defoliators. Part 1: The pine processionary caterpillar in the Mediterranean region. *Annales Sciences Forestières*, **43**, 239-262.
- Menut, L. and Coauthors (2000) Measurements and modelling of atmospheric pollution over the Paris area: an overview of the ESQUIF Project. *Annales Geophysicae*, **18**, 1467-1481.
- National Assessment Synthesis Team of the U.S. Global Change Research Program (2000) *Climate Change Impacts on the United States: the Potential Consequences of Climate Variability and Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Netherer, S., Baier, P., Pennerstorfer, J., Hoch, G., Schafellner, C., Kritsch, P., Schopf, A. (2005) Cold tolerance in *Thaumetopoea pityocampa* – significance of the threshold activating winter feeding. Final meeting of the European project PROMOTH, Belgodère, France, 23-27 September 2005.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Thomas, J.A. & Warren, M. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, **399**, 579-583.

- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*, **12**, 361-371.
- R Development Core Team (2004) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., Pounds, J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57-60.
- Roques, A., Boivin, S. and Auger-Rozenberg, M.-A. (2002) Douglas-fir vs. Lodgepole pine in Europe: colonization of exotic conifer species by native phytophagous insects depends on taxonomic isolation. Pacific Temperature Conifers International Symposium, IUFRO Working Parties S2.02.05 and S2.01.06, Orléans, France, May 27-30 2002.
- Stastny, M., Battisti, A., Buffo, E. and Larsson, S. (2005) Range expansion of the pine processionary moth in southern Alps: the role of the record warm summer of 2003. Final meeting of the European project PROMOTH, Belgodère, France, 23-27 September 2005.
- Tank, A.M.G.K. and Coauthors (2002) Daily dataset of 20th-century surface air temperature and precipitation series for the European Climate Assessment. *International Journal of Climatology*, **22**, 1441-1453. Data and metadata available at <http://eca.knmi.nl>
- Theurillat, J.P., Guisan, A. (2001) Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic Change*, **50**, 77-109.
- Thomas, C.D. & Lennon, J.J. (1999) Birds extend their ranges northwards. *Nature*, **399**, 213.
- Thomas, C.D., Bodsworth, E.J., Wilson, R.J., Simmons, A.D., Davies, Z.G., Musche, M. & Conradt, L. (2001) Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature*, **411**, 577-581.
- SPSS Inc. (1990) SPSS/PC + Manuals for the IBM PC/XT/AT and PS/2. SPSS Inc., Chicago, Illinois.
- Visser, M.E., Adriaensen, F., Van Balen, J.H., Blondel, J., Dhondt, A.A., Van Dongen, S., Du Feu, C., Ivankina, E.V., Kerimov, A.B., De Laet, J., Matthysen, E., McCleery, R., Orell, M., Thomson, D.L. (2003) Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. *Proceedings of the Royal Society B*, **270**, 367-372.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Barlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.
- Warren, M.S., Hill, J.K., Thomas, J.A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D.B., Telfer, M.G., Jeffcoate, S., Harding, P., Jeffcoate, G., Willis, S.G., Greatorex-Davies, J.N., Moss, D. & Thomas, C.D. (2001) Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, **414**, 65-69.
- Watson, R.T., Zinyowera, M., Moss, R.H. (1998) The regional impacts of climate change, an assessment of vulnerability. A special report of IPCC working group 2. Cambridge Univ. Press.

BIOSKETCH

Christelle Robinet is a PhD student in mathematics at INRA (Orléans, France) interested in modelling expansion and invasion of organisms but also temporal dynamics of foliage defoliator insects.

Peter Baier is a research assistant at BOKU (Vienna, Austria) interested in host tree-insect interaction, bioclimatic modelling and risk assessment.

Josef Pennerstorfer holds a Master's degree in Geographic Information Systems from the Manchester Metropolitan University (UK) and is currently doing his PhD in Land and Water Management and Engineering at BOKU, (Vienna, Austria).

Axel Schopf is head of the Institute of Forest Entomology, Forest Pathology and Forest Protection (BOKU, Vienna, Austria) with research focus on physiological ecology and host-parasitoid interactions.

Alain Roques is the head of the Forest Zoology Unit (INRA, Orléans, France). He studies the biology and the population dynamics of forest insect pests (defoliators, bark beetles, cone and seed insects) and investigates the effect of environmental changes.

Table 1. Mean and standard deviation (SD) of 4 climatic parameters: the mean of minimum air temperature from October to March (°C), the absolute minimum air temperature (°C), the mean of minimum daily air temperature in January (°C), and the annual duration of sunshine (h). Their value is given for 3 locations along a gradient of PPM presence during two periods. Values of each climatic variable followed by different letters are significantly different (two sample t-test, $p < 0.05$).

Location	Tmin Oct-Mar (°C)		Abs. Tmin (°C)		Tmin Jan. (°C)		Sunshine (h)	
	1972-1987	1989-2004	1972-1987	1989-2004	1972-1987	1989-2004	1972-1987	1989-2004
Tours (core area)	3.36 b (0.89)	4.16 a (0.72)	-7.10 a (4.44)	-7.13 a (2.52)	1.29 ab (2.58)	2.32 a (1.49)	1838 a (153)	1857 a (179)
Orléans (colonized in 1992)	2.46 c (0.86)	3.55 b (0.68)	-9.31 a (3.82)	-8.53 a (2.54)	0.17 b (2.71)	1.69 ab (1.50)	1791 a (150)	1790 a (210)
Melun (not colonized)	2.44 c (0.85)	3.37 b (0.70)	-9.36 a (4.01)	-8.28 a (2.68)	0.19 b (2.92)	1.45 ab (1.50)	1667 b (161)	1795 a (182)

Fig. 1. Expanding range of the PPM at the France scale. On the left: the PPM was observed below the black line between 1969 and 1980 (from CTGREF-INRA 1980), on the right: the PPM front was geo-referenced with a GPS in 2005 (INRA Orléans and DSF). Dotted lines mean that the real position of the front is not exactly determined. Names in *italic* refer to mountains.

Fig. 2. Map of the PPM range distribution resulting from the discriminant analysis (using points defined by the climate scenario) and comparison with the current distribution.

Fig. 3. Spatial distribution of (a) the mean number of feeding days and (b) the mean of the longest starvation period of PPM larvae in the Paris Basin region during 1992-1996 on the left and during 2001-2004 on the right according to the feeding model. For the second period, two maps have been plotted. The upper one additionally incorporates also temperatures recorded in the field. The PPM front position at different years is also indicated.

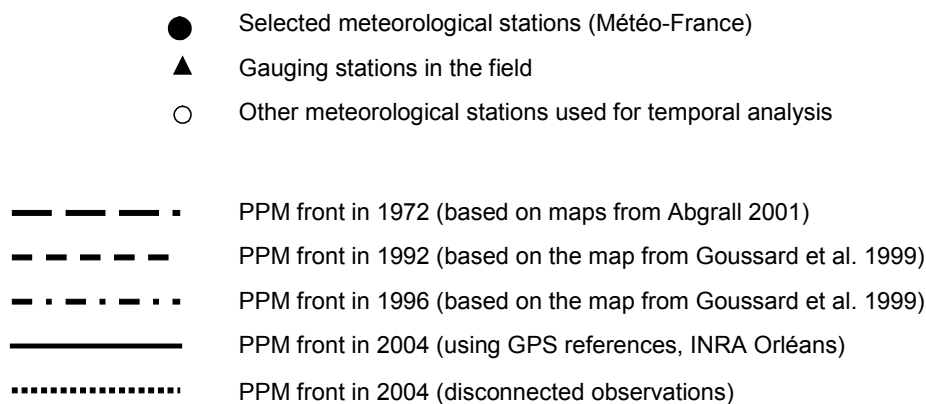


Fig. 4. Moving 5 years-mean of minimum temperatures from October to March in Tours, Orléans, Melun, Paris and their geographic location compared to the PPM expansion. An arbitrary reference line at 3.3°C is drawn in order to visualize more precisely the warming.

Fig. 5. Feeding activity generalized to France using the climate scenario of Météo-France during 3 periods: (a) 1971-2000, (b) 2001-2030 and (c) 2031-2060.

Fig. 1

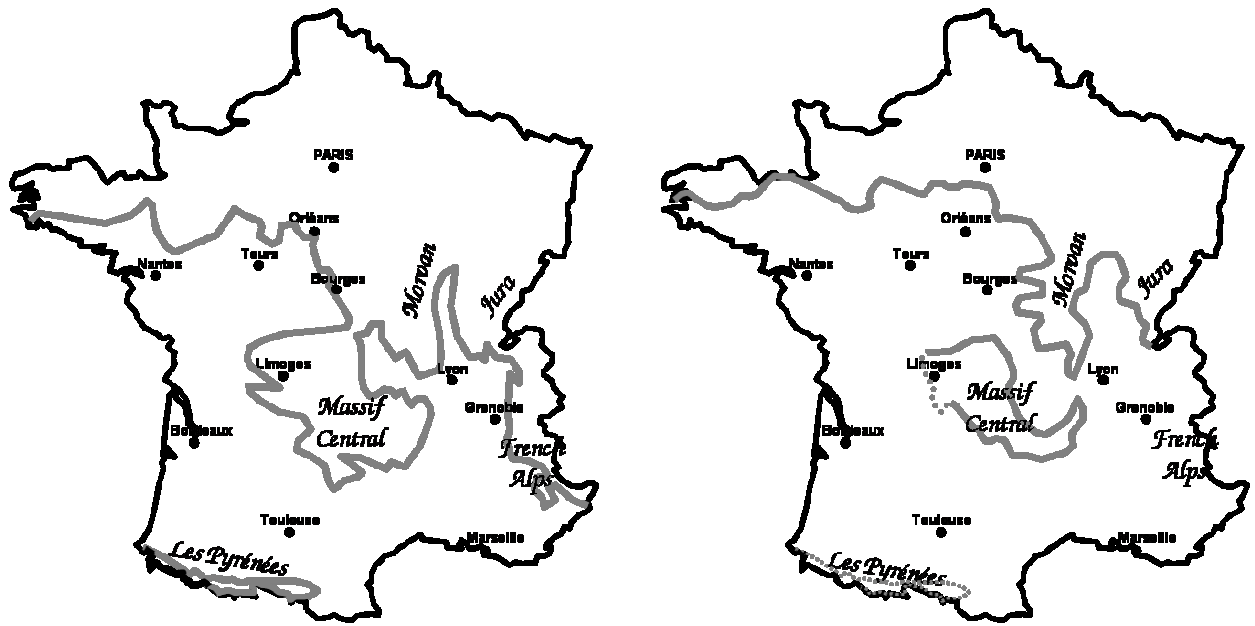
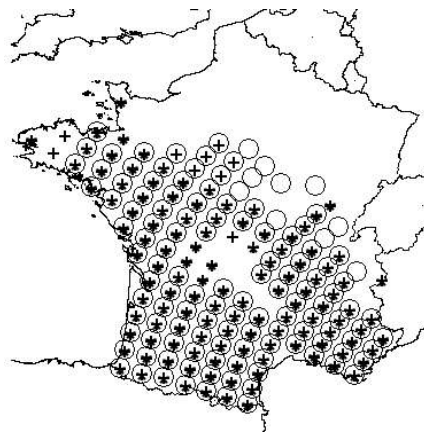
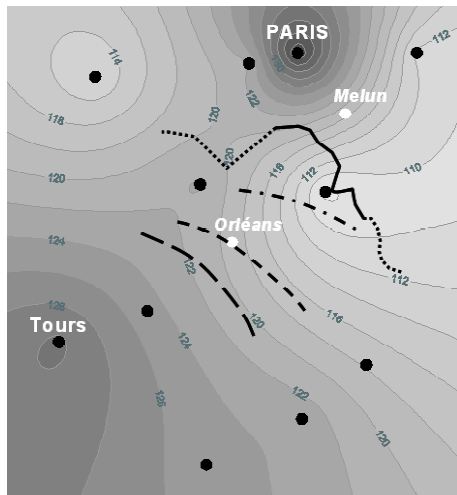


Fig. 2

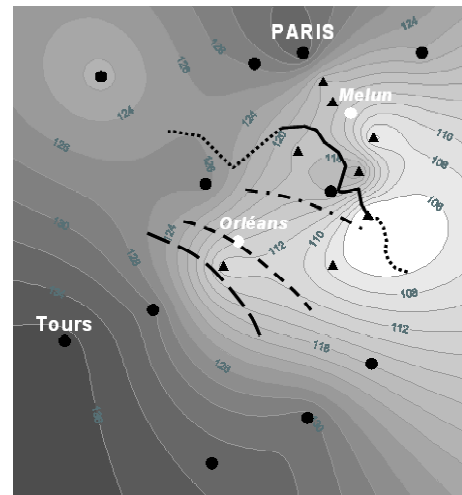
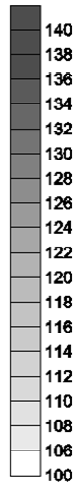


- Presence of the PPM (from current front)
- * Presence of the PPM estimated by the discrimination analysis during 1970-2000
- + Presence of the PPM estimated by the discrimination analysis during 2030-2060

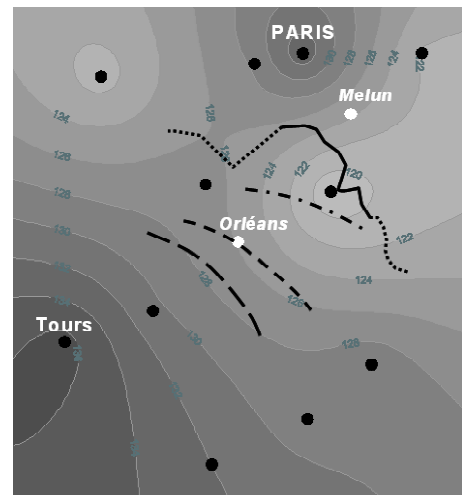
Fig. 3 (a)



1992-1996

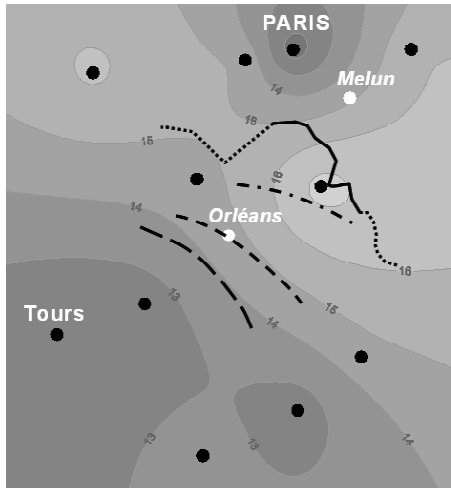


Including field observations

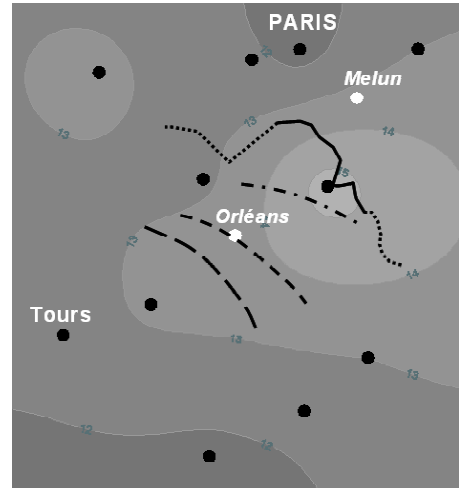
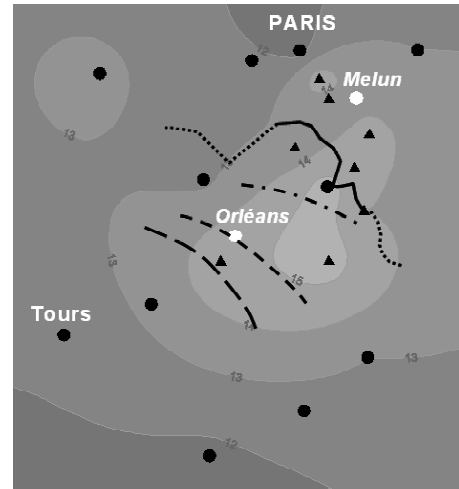


2001-2004

Fig. 3 (b)



1992-1996



2001-2004

Including field observations

Fig. 4

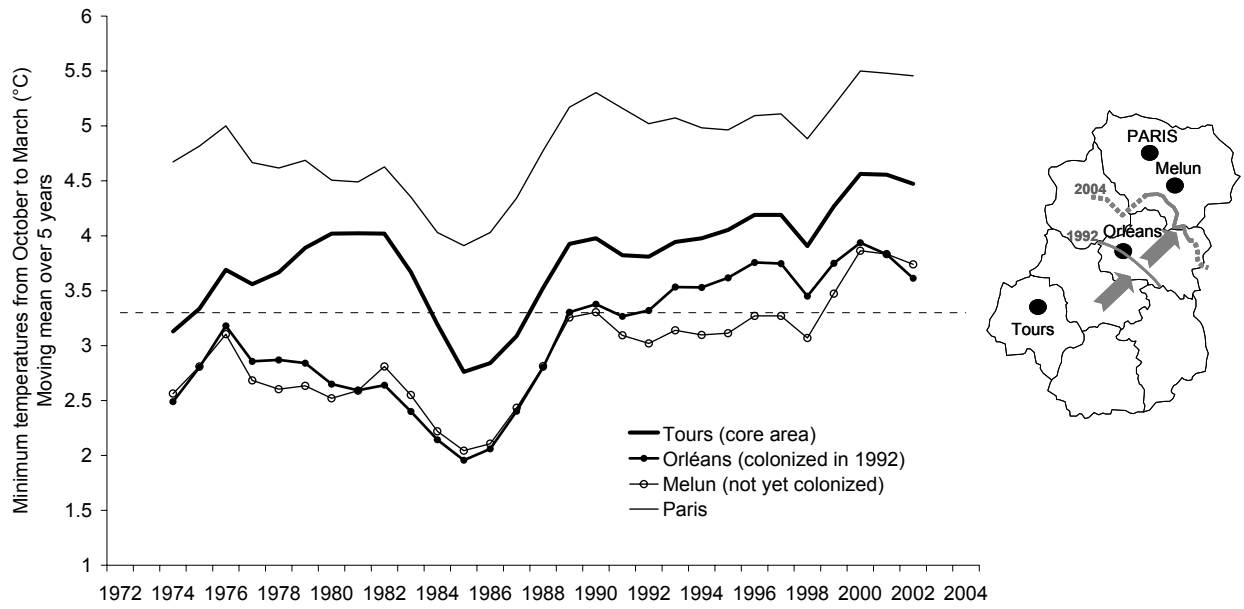
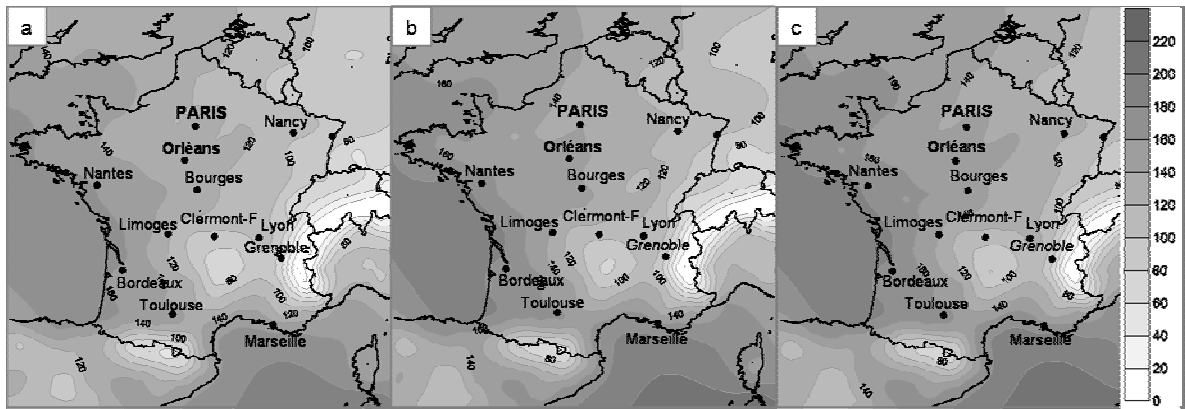


Fig. 5



Chapitre 4

A northward expansion driven by climate warming and diffusion

Une expansion vers le nord expliquée par le réchauffement climatique et la diffusion

Christelle Robinet* & Alain Roques*

*Station de Zoologie Forestière, INRA, Ardon Olivet, France

Sommaire

Présentation de la publication

Introduction	p.139
I. Analyse numérique du modèle	p.139
II. Application à l'expansion dans le Bassin Parisien	p.139
Conclusion	p.140

Publication

Introduction	p.142
Materials & methods	p.143
Results	p.148
Discussion & conclusion	p.150

Publication en préparation

INTRODUCTION

Le travail présenté dans ce chapitre consiste à assembler les modèles développés précédemment et à ajouter une composante de diffusion afin de décrire la dynamique d'expansion. Le modèle de croissance de Ricker avec retard est appliqué à la réalité du terrain en prenant en compte la densité des pins. Une fonction de survie liée aux conditions d'alimentation des chenilles est ensuite intégrée en utilisant le résultat du krigeage sur l'ensemble de la zone d'étude de la moyenne des températures minimales d'octobre à mars (W). Cette fonction s'écrit de la même manière que dans le premier chapitre :

$$S(W) = \frac{1}{1 + \exp[s \times (W_c - W)]}$$

Un processus de diapause prolongée peut éventuellement intervenir à travers une proportion non nulle d'émergence retardée à l'année suivante. Un modèle de diffusion permet ensuite de décrire la dispersion de ces individus émergents et l'expansion de la population. Une première partie de ce travail consiste à analyser le comportement de ce modèle global. Dans une seconde partie, nous appliquons ce modèle à l'expansion de la population dans le Bassin Parisien.

I. ANALYSE NUMÉRIQUE DU MODELE

Méthodes. Nous testons l'effet de la diffusion sur la périodicité du cycle de pullulation en calculant la fonction d'auto-corrélation (ACF) ainsi que le périodogramme (analyse spectrale) en prenant différentes valeurs de la capacité de dispersion rd (entre 0.05 et 10 km). Nous étudions également l'impact d'une diapause prolongée sur la vitesse d'expansion et sur la périodicité du cycle en fixant une capacité de dispersion rd à 3km et en faisant varier le taux de diapause prolongée de 0 à 1. Dans le premier cas, nous calculons la distance parcourue par le front (défini par un nid pour 100 pins ou un nid pour 10 pins) au bout de la 10^{ème} itération. Dans le deuxième cas, nous utilisons l'ACF et l'analyse spectrale pour déterminer la périodicité du cycle.

Résultats. Lorsque le coefficient de diffusion est proche de 0, nous retrouvons bien une périodicité du cycle de pullulation de 6 ans. Par contre, la périodicité s'abaisse à 4 ou 5 ans lorsque la diffusion augmente puis elle revient à 6 ans. La diapause prolongée ralentit l'expansion de la population de manière linéaire. Elle accélère le rythme des pullulations (période de 4 ans), mais à partir d'un certain seuil (~20%), son effet est constant. Sans dispersion possible, la diapause prolongée fait baisser la période de 6 à 5 ans et pour un taux d'environ 70%, plus aucune périodicité n'est détectée.

II. APPLICATION À L'EXPANSION DANS LE BASSIN PARISIEN

Méthodes. On estime les coefficients liés aux conditions de survie des chenilles (sensibilité s et température seuil W_c) en utilisant la méthode des moindres carrés non linéaires (nls) et les données biologiques et climatiques enregistrées sur le terrain en 2002-2003. Le taux de diapause prolongée est directement mesuré sur le terrain (dans la zone coeur et la zone de front) durant l'été 2005. Étant donné la difficulté à estimer le coefficient de diffusion, nous donnons une estimation a posteriori en choisissant le coefficient qui minimise l'erreur du modèle. Pour cela, nous prenons la population initiale observée en 1992 et nous calculons l'erreur commise en 1996 et 2004. La population initiale est toujours supposée en équilibre (le niveau de population est égal à la capacité biotique K). Afin de valider et ajuster

ces résultats, nous faisons tourner ensuite le modèle en prenant comme population initiale la population de 1972. À l'aide du scénario climatique de Météo-France, nous pouvons ainsi prévoir l'évolution de l'expansion.

Résultats. La fonction de survie explique 98% de la variance du taux de survie sur le terrain avec une sensibilité $s=24.30$ ($P>0.05$) et une température seuil $Wc=2.78^{\circ}\text{C}$. Le taux de diapause prolongée est négligeable (0% sur le front et 5% dans la zone cœur). Nous considérerons donc par la suite qu'il n'y a pas de diapause prolongée, même si en pratique ce taux peut varier d'année en année. Si l'on définit le front de la zone d'expansion comme les points les plus éloignés où la processionnaire a été observée jusqu'à l'année considérée (au moins un nid pour 100 pins), alors la capacité de dispersion engendrant un minimum d'erreurs est $rd=2.8$ km avec 35.6% d'erreurs. Par contre cette définition ne permet pas au front de reculer. Si l'on définit le front comme les points les plus éloignés où la processionnaire est observée uniquement pendant l'année considérée, on obtient $rd=4.0$ km avec 13.4% d'erreurs. Mais quelque soit la capacité de dispersion, en prenant la population initiale en 1972, le modèle prévoit l'extinction de la population. Comme l'estimation de la sensibilité s n'est pas significative, nous fixons $rd=4$ km et $Wc=2.78^{\circ}\text{C}$ et nous cherchons la valeur de s engendrant le minimum d'erreur. De cette manière, nous obtenons $s=3.5$ et le modèle décrit parfaitement l'expansion de la population tant en terme de diffusion que de limitation climatique. Nous entrons alors ces estimations dans le modèle pour prévoir l'évolution prochaine de l'expansion. Le modèle montre que la processionnaire du pin pourrait ainsi atteindre Paris d'ici 2018.

CONCLUSION

La modélisation de la dynamique spatio-temporelle de la population de la chenille processionnaire du pin permet de quantifier la dispersion et la limitation climatique pour la première fois. Elle permet également de déterminer quels sont les principaux paramètres et mécanismes. Des études expérimentales pourront être menées par la suite pour affiner et valider ces résultats. Même s'ils sont plus ou moins bien estimés pour l'instant, ces paramètres permettent de décrire le mécanisme d'expansion de manière très satisfaisante. Le bénéfice dû au réchauffement climatique doit néanmoins être nuancé par l'augmentation de phénomènes climatiques extrêmes pouvant être fatales à la population mais encore trop rares pour être modélisés de manière fiable (comme l'effet de la canicule de l'été 2003).

A northward expansion driven by climate warming and diffusion

Christelle Robinet and Alain Roques

Abstract

This paper intends to describe the first mathematical modelling of the pine processionary moth expansion. This model combines a discrete growth model, a continuous diffusion model and the effect of climatic conditions on the population survival. We firstly analyse the behaviour of the global model: the effect of diffusion on the propagation of outbreaks generated by the growth model and the impact of a prolonged diapause. We use results of experimental studies to estimate two parameters of the survival function and the rate of prolonged diapause. Then we apply this model to the recent population expansion towards the Paris Basin in order to find a posteriori the best diffusion coefficient. The resulting modelling (with no prolonged diapause and a diffusion coefficient equal to $5.09\text{km}^2/\text{year}$) fits very well the fronts observed in 1996 and 2004. A climate scenario enables to forecast that the population is likely to reach Paris in the 2010s.

Key words

Delayed Ricker model, forest defoliator insect, geographical range distribution, reaction-diffusion model, spatio-temporal dynamics, survival function, *Thaumetopoea pityocampa*

Introduction

More and more studies conducted in ecology confirm that climate change actually affects animals and plants species (Hughes 2000). Not only effects on phenology but also effects on the species distribution have already been detected. The current challenge is to understand how the species already answer to this change and how they will adapt in the future.

Yet bioclimatic envelope models have been mainly developed to study the species response to this change (Pearson *et al.* 2002, Beaumont and Hughes 2002). Indeed each species requires certain climatic thresholds in order to develop and survive. Such thresholds spatially define an envelope in which the conditions are potentially suitable for the species establishment. This model allows to forecaste the range shift of the specific envelopes according to the future climatic conditions.

Such modelling requires a preliminary analysis to identify the climatic variables responsible of direct or indirect mortality. In the case of the Pine Processionary Moth (PPM), *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., Battisti *et al.* (2005) showed that its feeding activity is governed by climatic constraints and thus climate could be indirectly linked to starvation and mortality. Despite the impact of other direct effects, this mechanism could account for the PPM distribution and its current expansion northward up to the Paris-Basin (France, Fig. 1) and in higher elevation in the Italian Alps. Thus a bioclimatic model was constructed in the Paris Basin (Robinet *et al.*, in preparation) and in the Alps (Baier *et al.*, in preparation).

Such models can give a first approximation of the species potential range shift but their efficiency is debated because many other factors like dispersal capacity but also biotic interactions and evolutionary changes are not included in this model and might also be altered by climate change (Davis 1998, Pearson & Dawson 2003). Sharov *et al.* (1999) effectively showed that the rate of the gypsy moth spread was mostly explained by forest suitability whereas minimum January temperature had no significant effect on the spread. A spatially explicit mechanistic model also allowed Hill *et al.* (2001) to conclude that habitat fragmentation drives the expansion of the wood butterfly *Pararge aegeria*. Beyond such environmental considerations, the time lag reaction of the species is also a key element in the dynamics. Indeed species are not able to react instantaneously. If a bioclimatic envelope forecasts a total displacement of the species, then two conditions have to be satisfied to confirm this prediction: individual dispersal capacity allows the population to shift with the envelope displacement, and the habitat has to be suitable along the displacement and in the new climatic envelope. So, it appears that a complete prediction of the future disturbance cannot bypass the mechanistic processes of the temporal dynamics of expansion.

The originality of this paper is actually to couple the specified climatic constraint and a reaction-diffusion model in order to take into account the dispersal capacity and the environment heterogeneity and to supply an accurate prediction of the Pine Processionary Moth (PPM) range expansion. After a presentation of the ecological problem and mathematical framework, we analyse numerically the behaviour of the study model. Then we apply this model to the PPM dynamics (we estimate each specific parameter), taking into account the field reality (heterogeneity of the pines distribution) and the climatic constraints derived from the bioclimatic model (Robinet *et al.*, in preparation).

Materials and methods

A. Biology of the Pine Processionary Moth

The biological cycle of the Pine Processionary Moth (PPM), *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller) (Lepidoptera, Notodontidae), strongly depends on climate but is always accomplished within one year or, in case of a prolonged diapause, within several years. As larvae make their development throughout winter on pines, they are particularly sensitive to cold temperatures. Temperature and sunshine actually constrain directly the PPM distribution (Huchon & Démolin 1971). Recent studies (Battisti *et al* 2005, Robinet *et al.* in preparation) showed also that climate could control the feeding activity and be responsible of long periods of starvation. This overall winter survival characterizes the establishment capacity.

As soon as larval development is achieved, larvae go pupating in the soil close to their native pine and a period of diapause occurs. The duration of this period depends on the geographic area and allows the cycle to last exactly one year. In least favourable areas (at the distribution border and at relatively high elevation), larval development is so long that a period of diapause could not compensate this delay. So a prolonged diapause takes place and pupae could stay in this state one more year or even up to 6 more years (Démolin 1969) waiting favourable climatic conditions. Then adult emergence is immediately followed by mating, dispersing and egg laying. Even if this period is individually quite short, this step is mainly responsible of the dispersal and expansion.

The great economic loss inherent to the growth decrease of pines (Laurent-Hervouët 1986) after a PPM outbreak and the risk for public health due to allergic reactions (Lamy 1990) make the understanding of the PPM expansion process an important challenge.

B. Mathematical framework

Reaction-diffusion models

Reaction-diffusion models are effectively quite powerful to explain the patterns of extremely different cases of diffusion. This model, based on the random walk theory, was introduced in 1937 by Fisher in the case of spatial spreading of genetic features and then it was applied to other domains. Skellam used it in 1951 for the first time to study biological invasions.

Up to date this model was mainly considered in a homogeneous media. However this way is unrealistic in view of the natural heterogeneity of the environment. This heterogeneity is even essential to understand the patterns of invasion. Shigesada *et al.* showed in 1986 that periodical environment area is capable of generating travelling periodic waves. Since then the theoretical framework has been more and more generalized from 1 spatial dimension to 2 dimensions, from simple periodical stripes (Kinesaki *et al.* 2003) to periodical patches. The recent works of Berestycki *et al.* (2005ab) and Roques (2004) state the latest knowledge. Fragmentation is considerably unfavourable to the species survival. Moreover the species survival is more probable and the speed of invasion is higher when the amplitude of heterogeneity is high.

So the challenge in this paper consists in modelling the PPM expansion in a complete realistic heterogeneous environment in order to give more accurate forecasts than the bioclimatic model.

Study model

Dynamics of the PPM individuals and the whole biological events were transposed to the nests dynamics because monitoring is mainly based on the observation of these conspicuous nests. Moreover dispersal of the population is fundamentally explained by the females dispersal or equivalently by the nests dispersal. Similarly, we assume that the population growth is directly linked to the change in nests density.

The global algorithm is presented on figure 2. In the PPM biological cycle, we can clearly split the growth part (births and deaths) from the dispersal period: the moths reproduce once a year, then disperse and mortality factors – notably climatic conditions – appear mainly during the larval period. So we propose to apply alternately a diffusion model and a time discrete growth model to describe faithfully the biological cycle, and not the reaction-diffusion model commonly used. The moth dispersal is effectively modelled by the following diffusion model:

$$\frac{\partial E}{\partial \tau}(X, \tau) = D \cdot \left(\frac{\partial^2 E}{\partial x^2}(X, \tau) + \frac{\partial^2 E}{\partial y^2}(X, \tau) \right)$$

where $X = (x, y)$ is the geographic coordinates, τ the time between 0 and 1 referring to the flight period, E the moths population level, and D the diffusion coefficient. This coefficient, expressed as a $[\text{length}]^2 \times [\text{time}]^{-1}$, characterizes the dispersal capacity from high to low population density. Even if the distance and the time can be expressed in any units in this theoretical analysis, we will refer to km and year respectively. Regarding the difficulty to estimate the diffusion coefficient (see part C, estimation of parameters), we applied the formula given by Shigesada & Kawasaki (1997):

$$D = \langle rd \rangle^2 / \pi \cdot \tau$$

where $\langle rd \rangle$ is the mean displacement by an individual's random walk during time τ (the straight-line distance between the starting point and the arrival point). More precisely, we considered the dispersal of nests which is closely associated with the female flying capacity. So, basically, the dispersal parameter is the female flying capacity and not directly the diffusion coefficient. This parameter is set to a constant but can eventually depend on the environment heterogeneity. We assume a Neumann boundary condition: the flow is null at the border of the domain. The initial condition $E(X, \tau=0)$ is the population level of the emerging moths which is the population level of the larvae taking into account the winter mortality and eventually a prolonged diapause (Fig.2). The effect of winter climatic conditions on the PPM survival was modelled by the following survival function:

$$Sw(t) = \frac{1}{1 + \exp[s \times (W_c - W_t)]}$$

where W is an appropriate climatic variable, W_c is the threshold value defined as the value which induces 50% of mortality and s is the sensibility to this climatic variable.

Growth dynamics of the PPM population has been carefully analysed (Robinet *et al.*, in preparation) and a discrete model based on a delayed Ricker model seems to explain most of the dynamics and particularly the 6-year periodicity. In this paper, the growth parameter was fixed to 1 (periodical condition). Self-limitation is described by the carrying capacity, expressed as a number of nests per 100 pines. Hereafter we take this parameter equals to 100 nests per 100 pines (approximated estimation in the French administrative department 45 where the PPM front is presently expanding). In order to integrate this growth model into this global expansion model, we had to take into account the effective pines distribution. Spatial

density of pines (source: National Forest Inventory, <http://www.ifn.fr>) and the previous estimation of the carrying capacity were used to express the carrying capacity on the field, $K(X)$, as a density of nests per km². To compare the model to the observations, we return at the end of this algorithm the population level into a number of nests per pine by dividing the number of nests per km² by the number of pines per km². We define the front by at least one nest per 100 pines.

Model behaviour in a theoretical framework

Reaction-diffusion models are very well documented and have been studied in detail, but the current model is slightly different and requires additional analysis. The first step is to analyse the behaviour of this global model in a general framework in 2 spatial dimensions. Tests were conducted to determine the effect of diffusion on the 6-year population periodicity basically generated by the growth model and the effect of a prolonged diapause on the expansion. As the study model combines alternatively a discrete time model to the diffusion model, we have only studied its behaviour numerically.

a- Impact of the coupled growth-diffusion model on the outbreak cycle

No prolonged diapause and no climate limitation were introduced in this part. The pines density was set to 100 pines per hectare, uniformly distributed. Let us define a regular matrix of cells $[0,80] \times [0,80]$ with an initial population located in the central area, in $[35,45] \times [35,45]$. The model was run with different values of dispersal capacity from $rd=0.05$ to 10 km by 0.05. The final 50 generations in 100 iterations in the area $[30,50] \times [30,50]$ (covering cells initially colonized and cells newly colonized) were analysed using the autocorrelation function *acf* (Box & Jenkins 1976) on the statistical language R in order to evaluate the basic effect of diffusion on the population cycle. We used Barlett's criterion to determine the significance threshold. Indeed a cycle has a significant period T if the correlation is higher than $2/\sqrt{n}$ at lag T , n being the length of the time series, or lower than $-2/\sqrt{n}$ at the lag nearest $T/2$. Since $n=50$ in our case, $2/\sqrt{n}=0.28$. We also used the spectral analysis to determine precisely the periodicity of these time series (Lomb 1976).

b- Impact of a prolonged diapause

Let us consider an expanding population on the same regular matrix of cells $[0,80] \times [0,80]$ from an initial source $[35,45] \times [35,45]$. Pines are supposed to be homogeneously distributed with a density of 100 pines per hectare. We include the possibility of a prolonged diapause of one year and we investigate the response of the model (for $rd=3$, $r=1$, $K=100$).

Disturbance of the expansion speed. Regarding the symmetry of this problem, we analysed the behaviour of the model in one spatial dimension and in one direction, using the central linear array $[40,80] \times \{40\}$. We defined the front of the population distribution by the more distant point on the right hand side of the central cell $\{40\} \times \{40\}$ for which the population reaches 1 nest per 10 pines or 1 nest per 100 pines. Our reference to compare the speed of expansion with an increasing rate of prolonged diapause is the x-coordinate of this front at the 10th iteration.

Disturbance of the periodicity of the outbreak cycle. Periodicity of the outbreak cycle was analysed for a dispersal capacity set to 3 km and a rate of prolonged diapause varying

from 0 to 1 by 0.1. We used the same conditions than in the section a- : the final 50 generations in 100 iteration simulations on the cells $[30,50] \times [30,50]$ were analysed using the autocorrelation function acf and the spectral analysis. We compared this to a simple process without diffusion and spatial dimension, keeping also the final 50 iterations.

C. Application to the PPM expansion

Study area and data sets

Let us focus on the northward expansion toward the Paris-Basin. The front has shifted by 86.7 km between 1972 and 2004 and showed an accelerating speed during the last ten years (Fig 1). We considered the area entirely surveyed in the past years, where the front position was defined in 1972 (Abgrall 2001), in 1992 and 1996 (Goussard *et al.* 1999) and in 2004 (Battisti *et al.* 2005). This area goes from 01.50070°E to 03.08070°E from west to east and from 47.50330°N to 48.94330°N from south to north (expressed in decimal degrees) and covers notably Orléans – colonized in 1992 – and Paris. Initial population could be the front in 1972 which is the historical limit or in 1992 when the front began to shift very quickly. We assume that the initial population is in its steady state, i.e. the population level is equal to the carrying capacity.

Forestry data were required to represent the environment heterogeneity. Pines density was supplied by the French national forest inventory (IFN) under a GIS format. Then this map was converted into raster which defines our grid points – each cell is a square of $0.02^\circ \times 0.02^\circ$ – and imported in *R* software.

Climatic constraint is based on the climatic variable explaining mostly the potential feeding: the mean of minimum temperature from October to March (Robinet *et al.* in preparation). The climatic scenario of Météo-France, ARPEGE (Gibelin & Dequé 2001, Cloppet 2002), provides climatic data for 21 points homogeneously distributed in the study area and separated by around 50 km. This regionalized climatic simulation is based on the scenario B2 which assumes a moderate increase of greenhouse gas (the CO_2 concentration is supposed to only double between 1970 and 2100). This scenario is not only used to predict future climate but also to relate the past climate in order to avoid disruption between eventual meteorological observations and climate modelling. This approach allows to detect the effect of the warming trend on the PPM expansion. In order to take into account the real oscillation of climate and to evaluate more precisely the real fitted success the model during the past years, we needed to have more realistic climatic data and observed climatic anomalies. So, deviation was calculated between the climatic model and observations in Orléans, and under the assumption of a spatially homogeneous deviation, we corrected the whole data.

Estimation of parameters

Parameters of the survival function. Estimation of the sensibility parameter s and the temperature threshold Wc is based on experimental data. PPM nests were translocated on 8 sites along two latitudinal gradients in the Paris Basin during the winter 2002-2003 in order to study the effect of climate on feeding and survival (see Battisti *et al.* 2005). We used the corresponding data of mortality and temperature (the mean of minimum temperature from October to March, governing the feeding activity) to estimate parameters of the survival function. As mortality rate includes not only the mortality caused by climatic conditions but also mortality caused by experimental conditions, we considered that the lower rate of mortality was exactly equal to the experimental mortality. Then we deduced the mortality or

more precisely the survival rate related only to climatic conditions according to the following relationship:

$P[\textit{survival}] = P[\textit{experimental survival}] \times P[\textit{climatic survival}]$, where P is the probability.

These data are summarized in table 1. Nonlinear least squares estimates were calculated by the Gauss-Newton algorithm using the *nls* routine of the statistical language R.

Prolonged diapause. A prolonged diapause can effectively appear when larval development is too long to enable the biological cycle to be achieved within one year (Démolin 1969). As this parameter is likely to disturb the expansion process, we conducted an experiment on the field in the Paris Basin in order to measure its level on the PPM front (near Fontainebleau) and in the core area (near Orléans) and to test an eventual geographical difference. On both areas, a hundred nests were collected and gathered on the same pine (in early April 2005). This pine was encircled in order to force the larvae to pupate at its base. As we observed that larvae facing a geographical (and thus climatic) change - even at the end of their development - encounter a great change in their rate of prolonged diapause, we preferred to let the larvae pupating in their native area. So, pupae (n=216 at Orléans, n=61 at Fontainebleau) were collected just before the usual emergence period (in the middle of May 2005) and brought back to control the moths emergence outdoor in our institute in Orléans.

Caution is needed because the rate of prolonged diapause depends on the climatic conditions and can differ from year to year. This experiment was conducted to evaluate if the rate of prolonged diapause was globally negligible and to detect an eventual change between a core area and a front area.

Diffusion coefficient. The diffusion coefficient measures the size of the area colonized by natural dispersion within one unit of time. Estimation of this parameter is usually based on the observation of population expansion (Shigesada & Kawasaki 1997). However the observed PPM population expansion is restricted by climatic conditions, so the expansion is the result of a combination between natural dispersion modelled by the diffusion process and the constraints of a bioclimatic envelop which is currently shifting. In this circumstance, we can not directly estimate the diffusion coefficient through the observed expansion. Nevertheless the fastest front shift is a relatively reliable indication of females flying capacity. Battisti *et al.* (2005) reported that the front had an accelerating shift of 55 km during the last decade. Even if this estimation is based on a large-scale nests census, this means that females probably succeeded to fly an average of 5.5 km per year.

The PPM was supposed to be a very bad flyer, but recently, experimental studies (tests on a flight mill, captures in pheromone traps, and genetic structuration) permitted to determine the flying capacity of males: they are able to fly over 25-50 km (unpublished results). However diffusion of the population is more precisely due to the displacement of female moths which disperse their eggs in the surrounding area. PPM females were known to have even lower flying capacities than males. Their flying capacity is particularly difficult to evaluate but a few experiments are reported. Démolin (1969) placed 100 pupae in a non-colonized area in 1961 and egg masses were collected up to 2 km from the release source even though most of them were found on closest surrounding isolated pines. Similarly, females of an ecotype species, *Thaumetopoea wilkinsoni* Tams, mainly located in Asiatic countries, are able to fly 3-4 km (Halperin 1990). Based on these results, we propose to estimate a posteriori the diffusion.

As the female dispersal capacity is not accurately determined, we applied the global dispersal model presented in the mathematical framework to the PPM population with the previous estimations. We tested values from 2 km (reported by literature) up to 6 km (approximation of the maximum front speed) by step of 0.1 km. We consider that the PPM is present when at

least 1 nest per 100 pines is observed. Then the geographic distribution can be defined either by the area where the PPM is present (definition 1) either by the area where the PPM has been present at least once (definition 2). The second definition enables to identify areas where the PPM is very low during a particular winter but considered colonized. On the other hand, this definition is not convenient for oscillating fronts, so it was not used to analyse the population dynamics before the 1990s. For each definition, we calculate the mean percentage of errors between the area colonized by the PPM according to the observation and the simulation in 1996 and 2004, with an initial population taken in 1992.

Validation and adjustment. We propose to run this model since 1972 in order to validate this in a long term and to adjust the parameters.

Expansion scenario for the future

We used a database of recorded temperatures to evaluate the performance of the model compared to the effective PPM expansion. As we need a climatic scenario to forecast the future expansion, we have to join the two databases without disruption. So we calculate the mean difference between the observed temperature W in Orléans and the simulated temperature at the nearest cell during 1972-2004. Then we adjust the climatic scenario and the model can be run for the next years.

Results

A. Mathematical framework

a- Impact of the coupled model growth-diffusion on the cycle of population level

When dispersal is close to 0, the population dynamics exhibits a cycle of 6-year periodicity. Indeed, figure 3 (a) shows that for very low and very high dispersal capacities, the lag 6 is the most auto-correlated lag but lag 5 (and even lag 4 for dispersal capacity comprised between 1 and 2 km) also appears for other values of dispersal capacity. Lag 3 does not keep the strongest negative auto-correlation for the whole cases: lag 2 becomes stronger for a dispersal capacity comprised between around 1 and 4 km. Spectral analysis confirms these results (Fig. 3b): the periodicity is initially 6 years, then it decreases down to 4.5-5 years for flying capacity of 1 to 2 km, and after it increases up to 6 years.

b- Impact of a prolonged diapause

Disturbance of the expansion speed. Figure 4 summarizes the findings: the increase of the proportion of population entering in a prolonged diapause makes the front speed decrease and delays the colonization. The distance covered by the front decreases linearly with the rate of prolonged diapause ($R^2=0.997$, $P<0.001$). The two definitions of the front give roughly the same results.

Disturbance of the periodicity of the outbreak cycle. Figure 5a-b illustrates the result: for a dispersal capacity of 3 km, the population has basically a period of 5 years (as shown by figures 3a-b) but it decreases quite rapidly with an increasing rate of prolonged diapause down to a stable period of 4 years. Spectral analysis also corroborates the result of the

autocorrelation function. So, a prolonged diapause can slightly accelerate the occurrence of outbreaks. Rate of diapause from 0 to 20-30% drives the periodicity, but once at such rate, more individuals entering in a prolonged diapause do not affect strongly the periodicity. By comparison, the periodicity of a process without diffusion is equal to 6 for a low rate of prolonged diapause, then it decreases (Fig. 5c). When the rate of prolonged diapause is too high ($a > 0.7$), then oscillations are damped and the periodogram does not detect periodicity anymore.

B. Application to the PPM expansion

Estimation of parameters

Parameters of the survival function. We decide to exclude an outlier point (TR22, table 1) in our analysis. By fitting the survival function to the 7 remaining points, we find that $s=24.30$ ($P=0.07$) and $Wc=2.78$ ($P<0.001$). The correlation coefficient between predicted values and observations is equal to $R^2=0.98$ and $P<0.001$.

Prolonged diapause. In the core area, 100 pupae were dead, 110 moths emerged, 6 individuals entered a prolonged diapause. By comparison, in the front area, the whole 61 individuals emerged. The rate of prolonged diapause is not significantly different between both areas ($\chi^2=3.27$, d.f.=1, $P=0.07$).

Diffusion coefficient. We include the preceding estimations into the model. We take into account the pines density as shown in figure 6. When we calculate the mean percentage of errors, the minimum error is obtained for a dispersal capacity of 2.8 km according the first definition of the PPM distribution (35.6% of errors) and 4.0 km according to the second definition (13.4% of errors). By equivalence, the corresponding diffusion coefficient is equal respectively to 2.49 km²/year and 5.09 km²/year. However figure 7 shows that these values are determined with a large part of uncertainty. When we enter these three parameters ($s=24.30$, $Wc=2.78^\circ\text{C}$ and $rd=4.0$ km) into the model, we obtain appreciatively the real front 1996 and 2004 (Fig. 8). For $rd=2.8$ the expansion is not so rapid and the model does not return a good estimation of the front.

Validation and adjustment. When we simulate the expansion since 1972, the model returns the extinction of the population as soon as 1973, whatever values we choose for the diffusion coefficient. Field experiment may not provide enough observations or enough representative climatic conditions to estimate precisely the parameters of the survival function. As the sensibility s is not significant ($P>0.05$), we decide to fix the diffusion coefficient rd to 4 km and the temperature threshold Wc to 2.78°C and to test the sensibility. The lowest mean of minimum errors when estimating the front in 1992, 1996 and 2004 is reached for $s=3.5$ (using the first definition of the distribution, 25.07% of errors). This combination of three values describes very faithfully the PPM expansion (Fig. 9) in terms of diffusion and climatic threshold.

Expansion scenario for the future

The mean difference between the observed and the simulated temperature W is equal to -1.35°C (standard deviation=1.26, minimum=-4.33, maximum=0.64). We correct the simulated temperature for the future in the following way: $W = W_{\text{simulated climate}} - 1.35$ (Fig. 10).

We integrate these climatic data in our model and we can predict the future range expansion of the PPM. Indeed, the model forecasts that the front will probably reach Paris at the end of the 2010s if no major climatic incident occurs (Fig. 11).

Discussion & conclusion

Model behaviour

The analysis of the study model in a theoretical framework points out the complex way of interaction between the propagation of the periodic wave trains behind the moving front and the mobility capacity of the species.

Other models have already been used: Sherratt *et al.* (2000) considered a time-delayed discrete-time Ricker equation generating 4-year periodical cycles coupled with a constant migration rate of the population in the neighbouring cells. They showed that low rates of movement could account for large scale synchrony and such population oscillations are propagated whatever the periodical structure (delayed Ricker or Lotka-Volterra system). More generally waves are observed in the particular case of low dispersal otherwise the population level is rapidly homogenized.

Oscillation in a real diffusion model was studied by Webb and Sherratt (2004) in one spatial dimension through oscillatory reaction-diffusion equations. In this case, the reaction part is not dissociated from the dispersal process as in our model. They investigated the impact of a temporal variation in the kinetics parameters. Such variation make the wave train oscillate in time whereas it remains constant otherwise.

Ecological results

This study confirms that the process of prolonged diapause (considered constant in time in this paper) is not significantly involved in the periodicity of the PPM outbreaks: the periodicity even decreases down to a certain threshold (Fig.5c). However the dispersal behaviour of the population may affect this periodicity: the 6-year periodicity is only observed when the dispersal capacity is negligible. We can probably consider that the populations surveyed to analyse the temporal dynamics (Robinet & Roques 2005) are rather isolated and migration effects are very low.

This model which describes efficiently the recent expansion of the PPM, gives a first approximation of the diffusion coefficient ($D \sim 3-5 \text{ km}^2 / \text{year}$, corresponding to a spread rate of 3-4 km / year) and the larval survival related to winter climatic conditions. The second definition of the PPM distribution provides better results when we consider the fronts since 1992. However we cannot use this definition when the fronts oscillated during the 1980s. We need to validate numerically our estimations but we also have to confirm them by experimental studies. We can wonder if the spatial scale used in this model is convenient to study the process before the real expansion in the 1990s. A larger scale would perhaps permit to take into account favourable areas that allow the population to survive even during the coldest winters.

Dispersal capacity of other insects is consistent with our estimation (around 4 km/year), for instance the spread rate of gypsy moth is comprise between 2.82 to 20.78 km / year (Liebhold *et al.* 1992). In this case, human transportation accounts for the highest values of the expansion speed. In future, we have to test also models that enable the insect to disperse

also at long distance. A local population discovered far beyond the current front proves that the PPM can be transported by human activities and it is able to stay. We aim to study also the effect of motorways on the PPM expansion: plantation of isolated pines along the motorway is particularly favourable to the population expansion.

This first basic model forecasts that the PPM population will reach Paris in a few years. However we need to estimate more precisely our parameters and we will have to study very carefully the impact of extreme climatic episodes especially during summer like the heat wave recorded in 2003. Indeed such incidents may affect significantly and unexpectedly the population expansion.

REFERENCES

- Battisti A, Stastny M, Netherer S, Robinet C, Schopf A, Roques A, Larsson S (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol Appl* (in press).
- Beaumont L & Hughes L (2002) Potential changes in the distributions of latitudinally restricted Australian butterfly species in response to climate change. *Global Change Biology* 8: 954-971.
- Berestycki H, Hamel F and Roques L (2005a) Analysis of the periodically fragmented environment model: I. Influence of periodic heterogeneous environment on species persistence. *J. Math. Biol.*, 51(1):75-113.
- Berestycki H, Hamel F and Roques L (2005b) Analysis of the periodically fragmented environment model: II. Biological invasions and pulsating travelling fronts. *J. Math. Pures Appl.*, 84(8):1101-1146.
- Box GEP, Jenkins GM (1976) Time series analysis: forecast and control. Holden Day
- Davis A, Jenkinson L, Lawton J, Shorrocks B and Wood S (1998) Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 391:783-786
- Démolin G (1969) Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff.: dispersion spatiale, importance écologique. *Annales des Sciences Forestières* 26:81-102.
- Démolin G, Abgrall J-F & Bouhot-Delduc L (1996) Evolution de l'aire de la processionnaire du pin en France. *Les cahiers du DSF* 1-1996
- Fisher R A (1937) The advance of advantageous genes. *Ann. Eugenics* 7:335-369
- Halperin J (1990) Life history of *Thaumetopoea* spp. (Lep. Thaumetopoeidae) in Israel. *J Appl Ent* 110:1-6
- Hill J, Collingham Y, Thomas C, Blakeley D, Fox R, Moss D and Huntley B (2001) Impacts of landscape structure on butterfly range expansion. *Ecology Letters* 4: 313-321
- Huchon H & Démolin G (1971) La bioécologie de la processionnaire du pin. Dispersion potentielle. Dispersion actuelle. *Phytoma* 23 (225):11-20.
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 56-61
- Kinesaki N, Kawasaki K, Takasu F and Shigesada N (2003) Modeling biological invasions into periodically fragmented environments. *Theoretical Population Biology* 64:291-302
- Lamy M (1990) Contact dermatitis (erucism) produced by processionary caterpillars (genus *Thaumetopoea*). *J Appl Ent* 110:425-437.
- Laurent-Hervouët N (1986) Measurement of radial growth losses in some *Pinus* species caused by two forest defoliators. Part 1: The pine processionary caterpillar in the Mediterranean region. *Ann Sci For* 43:239-262.
- Liebhold AM, Halverson JA and Elmes GA (1992) Gypsy moth invasion in North America: a quantitative analysis. *Journal of Biogeography* 19:513-520
- Lomb NR (1976) Least-squares frequency-analysis of unequally spaced data. *Astrophysics and Space Science* 39:447-462
- Murray J D (2002) *Mathematical Biology I: An Introduction*. Springer-Verlag, New York
- Pearson R, Dawson T, Berry P, Harrison P (2002) SPECIES: A Spatial Evaluation of Climate Impact on the Envelope of Species. *Ecological Modelling* 154: 289-300
- Pearson R and Dawson T (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography* 12:361-371
- R Development Core Team (2004) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
<http://www.R-project.org>

- Robinet C & Roques A (2005) Mathematical evidence of an outbreak periodicity in populations of pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* L.) in France. Submitted in *Population Ecology*.
- Roques L (2004) Equations de reaction-diffusion non-linéaires et modélisation en écologie. Thèse. Université Paris 6.
- Sharov A, Pijanowski B, Liebhold A and Gage S (1999) What affects the rate of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) spread: winter temperature or forest susceptibility? *Agricultural and Forest Entomology* 1: 37-45
- Sherratt TN, Lambin X, Petty SJ, Mackinnon JL, Coles CF and Thomas CJ (2000) Use of coupled oscillator models to understand synchrony and travelling waves in populations of the field vole *Microtus agrestis* in northern England. *J Appl Ecol* 37:148-158
- Shigesada N, Kawasaki K and Teramoto E (1986) Traveling periodic waves in heterogeneous environments. *Theor. Population Biol.* 30:143-160
- Shigesada N. and Kawasaki K. (1997) Biological Invasions: Theory and Practice, in: Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford.
- Skellam J.G. (1951) Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38:196-218
- Turchin P (1998) Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA
- Webb SD and Sherratt JA (2004) Oscillatory reaction-diffusion equations with temporally varying parameters. *Mathematical and Computer Modelling* 39:45-60

Table 1. Relationship between survival and climatic conditions (*TN* being the mean of minimum temperature from October 2002 to March 2003)

site	<i>TN</i> (°C)	Total survival	Experimental survival	Climatic survival
tr11	2.78	0.14	0.28	0.50
tr12	2.68	0.03	0.28	0.10
tr13	2.43	0.02	0.28	0.08
tr14	2.19	0.04	0.28	0.13
tr21	1.62	0.27	0.28	0.97
tr22	1.08	0.00	0.28	0.00
tr23	2.92	0.28	0.28	1.00
tr24	1.53	0.04	0.28	0.13

Figure legends.

Figure 1. Expansion of the Pine Processionary Moth in the Paris Basin (France) between 1972 and 2004. Source: Battisti et al. 2005.

Figure 2. Flow chart: algorithm of the global expansion model. t refers to the generation born during the summer ($t-1$), $X=(x,y)$ the geographic coordinates, τ the continuous time during the flight period, N the level of the moth population once dispersed, r the growth parameter, K the carrying capacity, the level of population after the over-population mortality, S_w the winter survival function, the level of pupating population, D diffusion coefficient, E level of emerging population.

Figure 3. Periodicity of the population time series with an increasing dispersal capacity rd . (iterations 51 to 100, central cells in $[30,50] \times [30,50]$, $x_0=K$)

- (a) Autocorrelation function for each time lag of the simulated population time series
- (b) Periodicity returned by the spectral analysis.

Figure 4. Position of the front (defined by 1 nest per 10 pines or by 1 nest per 100 pines) after 10 iterations, with an increasing rate of prolonged diapause.

Figure 5. Effect of different rates of prolonged diapause the periodicity of the outbreak cycle according to (a) the autocorrelation function and (b) the spectral analysis, for a dispersal capacity rd set to 3 km, and (c) the spectral analysis in the case of no diffusion.

Figure 6. Spatial distribution of the pines density used in the model.

Figure 7. Errors of the global model with dispersal capacities varying from 2 to 6 km ($W_c=2.78^\circ\text{C}$, $s=24.30$, initial population in 1992).

Figure 8. PPM distribution in 1996 and 2004 returned by the model ($rd=4$ km, $W_c=2.78^\circ\text{C}$, $s=24.30$, initial population in 1992) and the observed front.

Figure 9. PPM distribution in 1992, 1996 and 2004 after the parameters adjustment ($rd=4$ km, $W_c=2.78^\circ\text{C}$, $s=3.5$, initial population in 1972) and the observed front.

Figure 10 Comparison of observed temperature in Orléans and the result of the climatic scenario (a), and the corrected temperature curve (b).

Figure 11 PPM distribution in 2014 returned by the model using directly the climate scenario with correction ($rd=4$ km, $W_c=2.78^\circ\text{C}$, $s=3.5$, initial population in 1972).

Figure 1

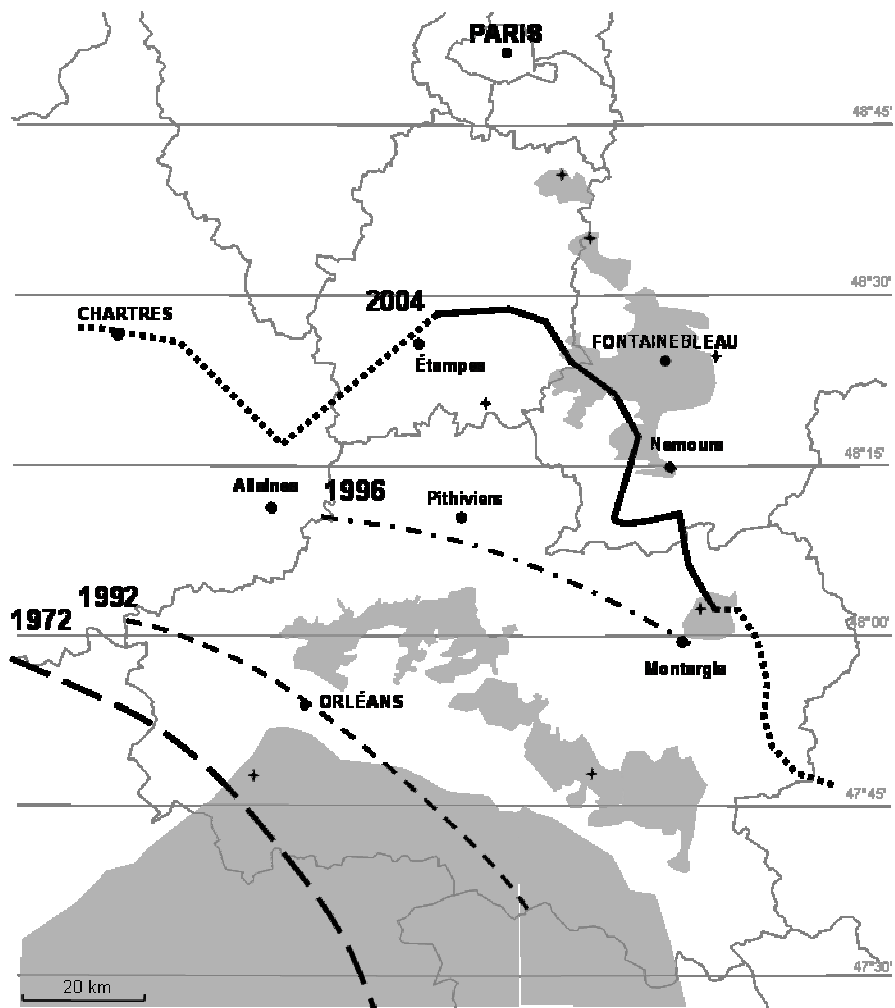


Figure 2.

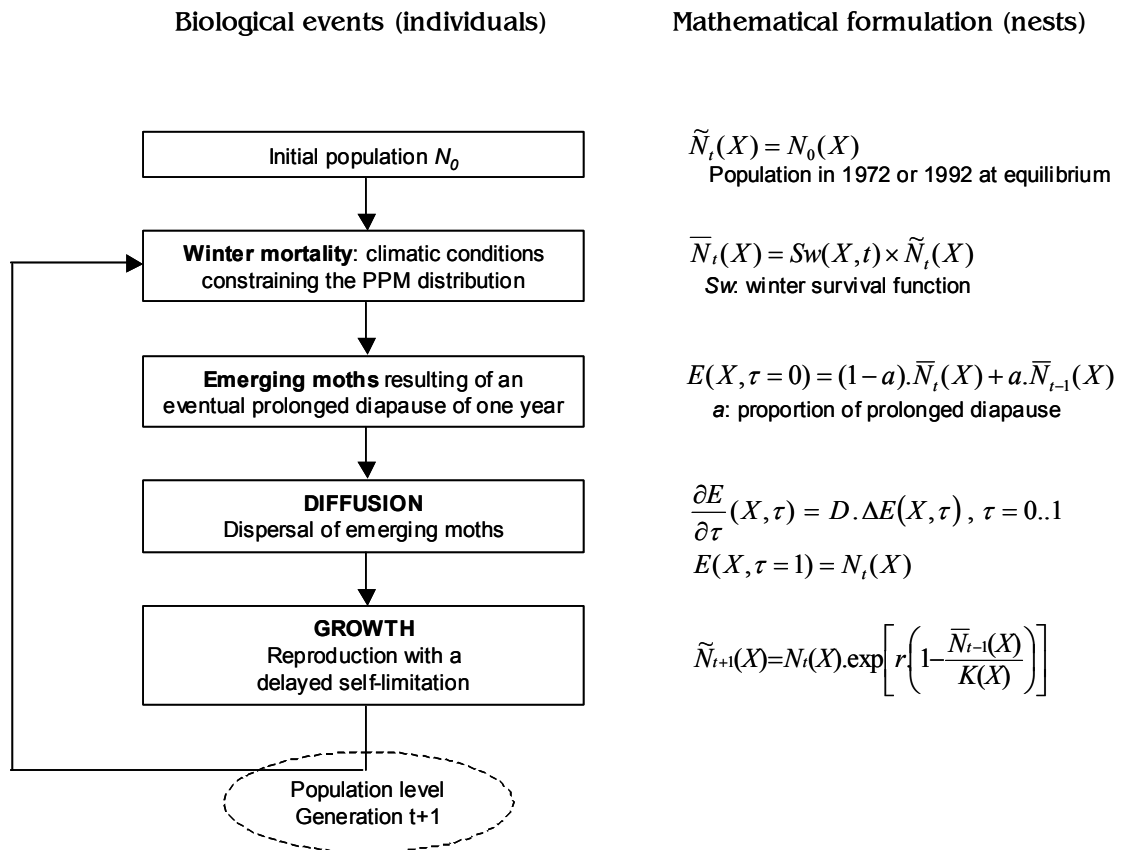


Figure 3 (a).

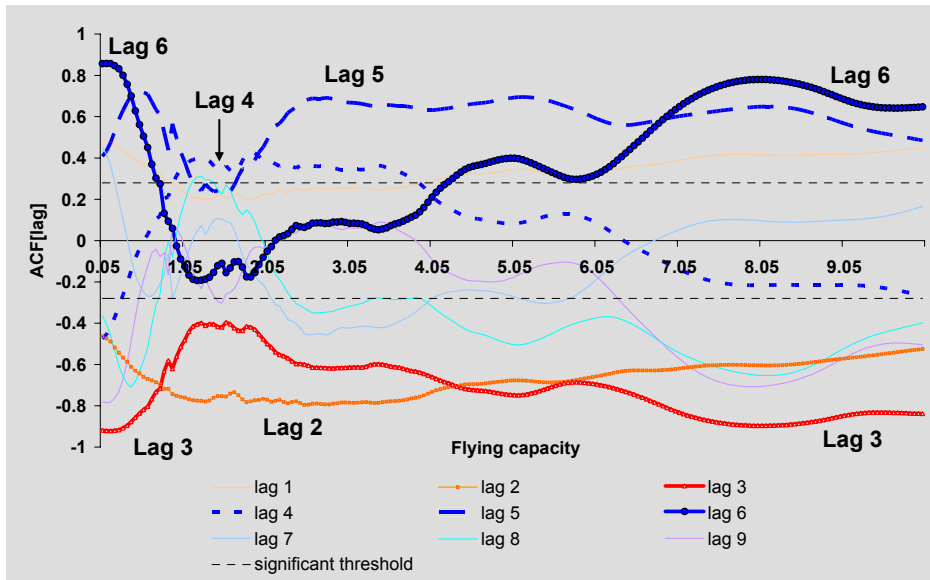


Figure 3 (b).

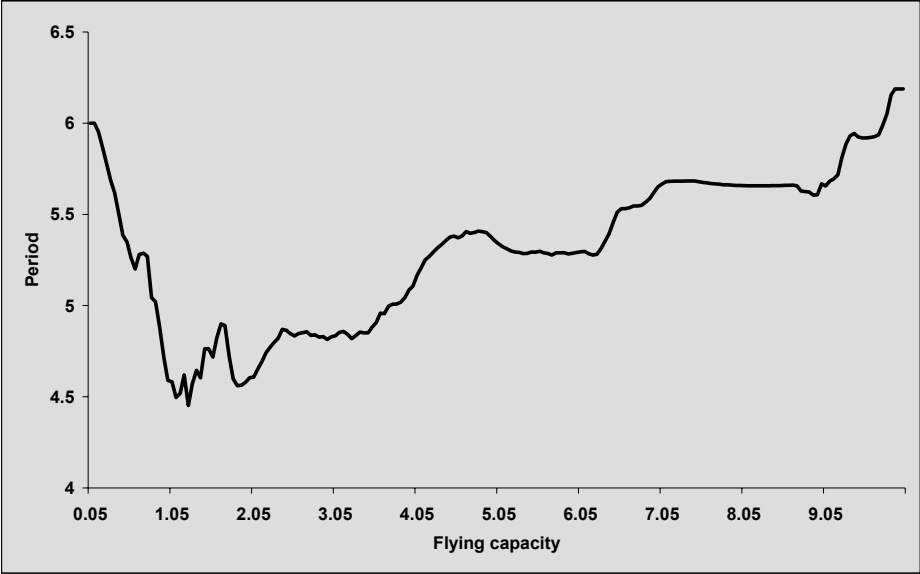


Figure 4.

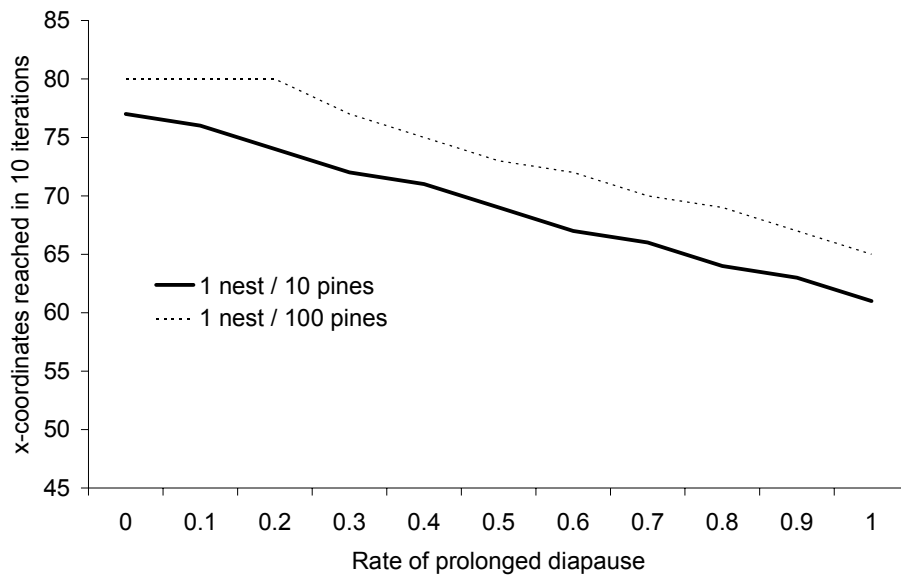


Figure 5 (a).

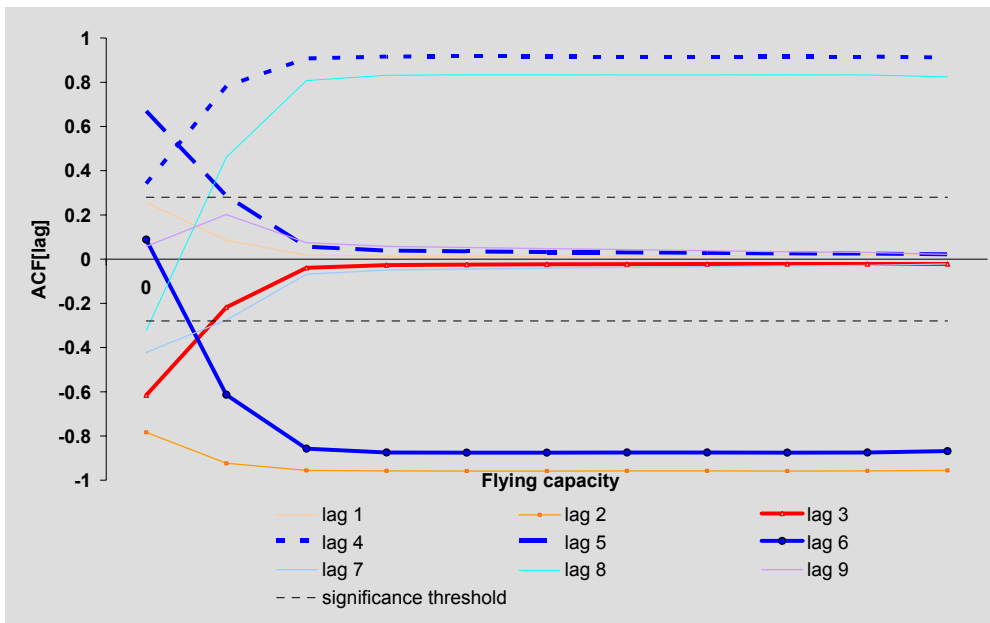


Figure 5 (b).

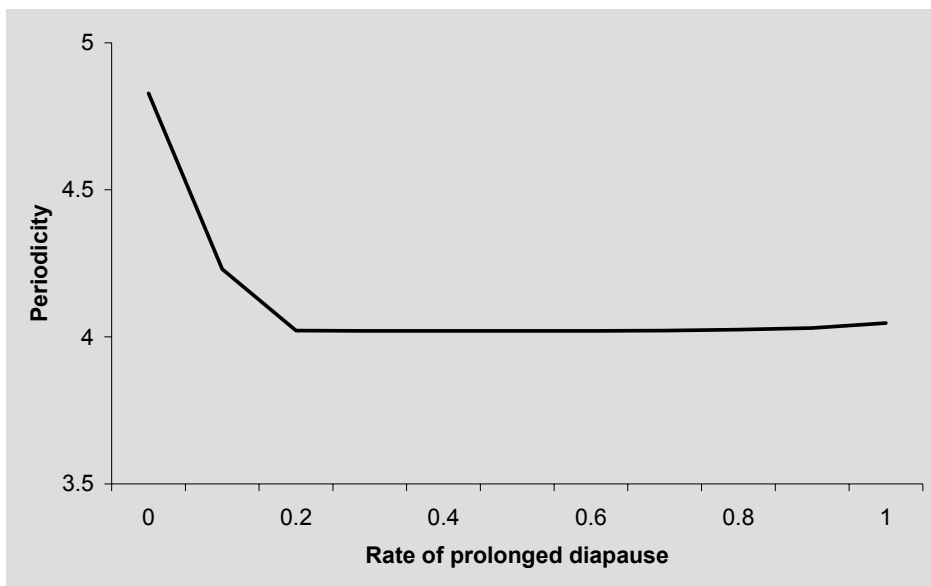


Figure 5 (c).

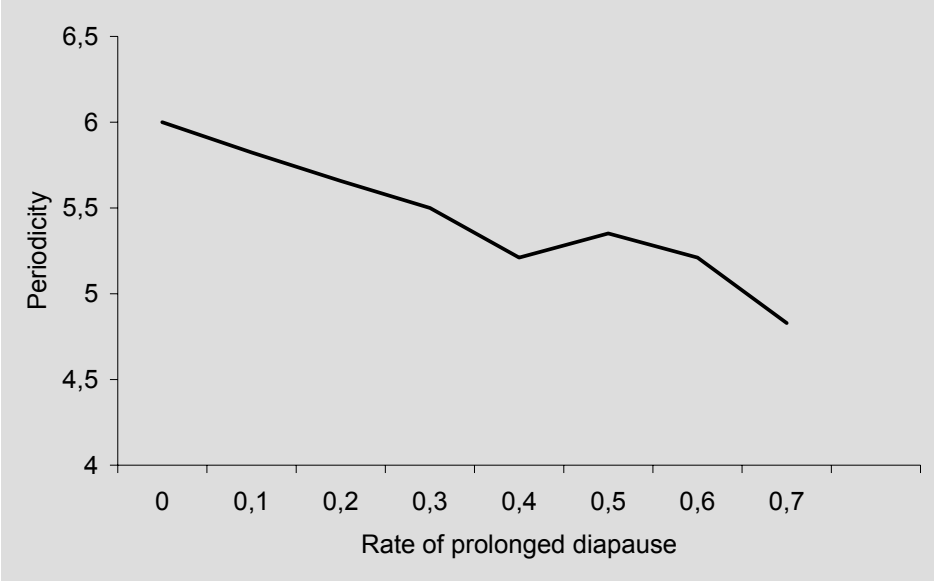


Figure 6.

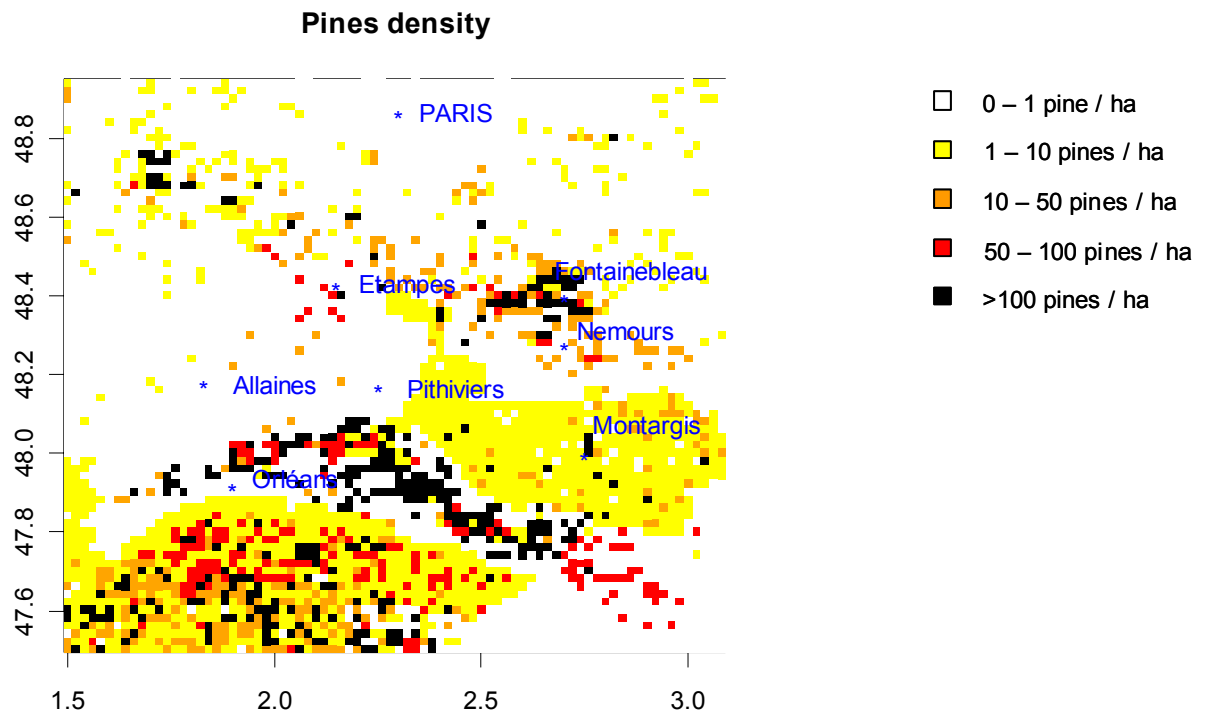


Figure 7

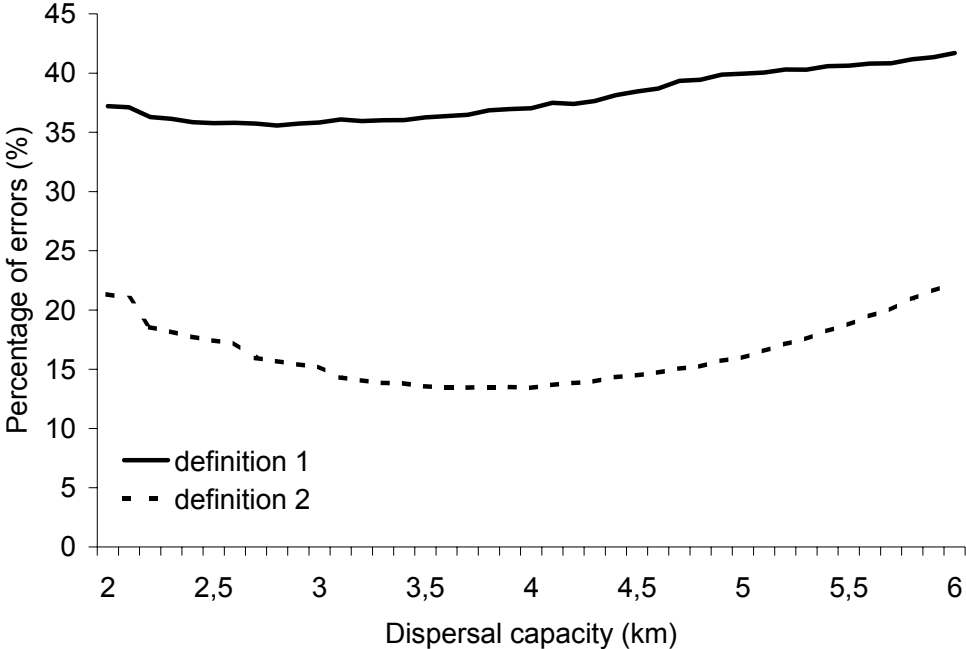


Figure 8.

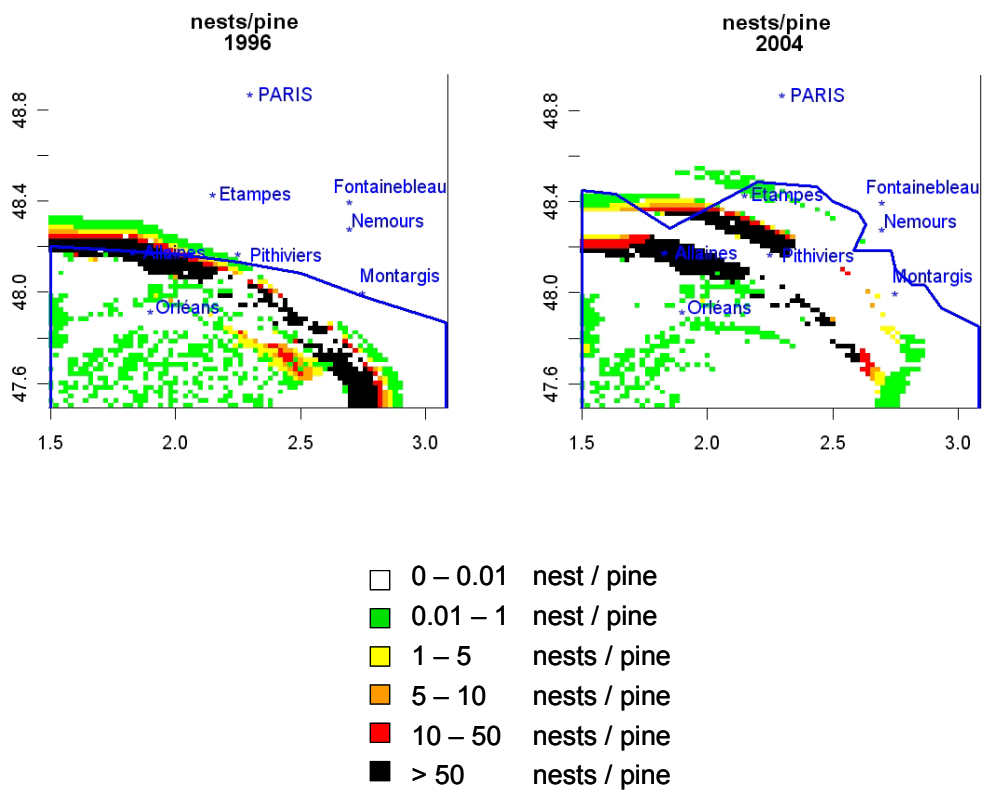


Figure 9.

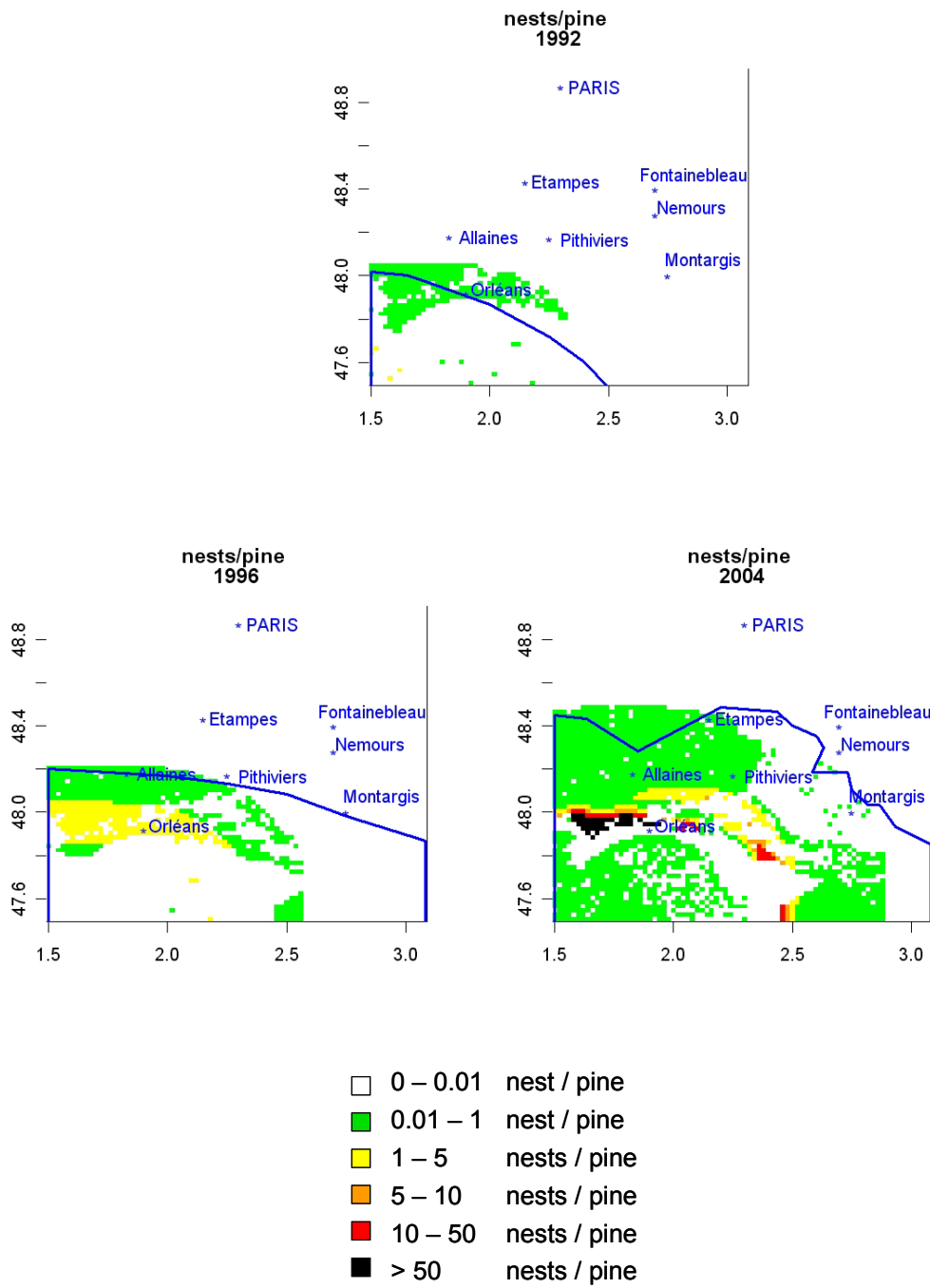


Figure 10a.

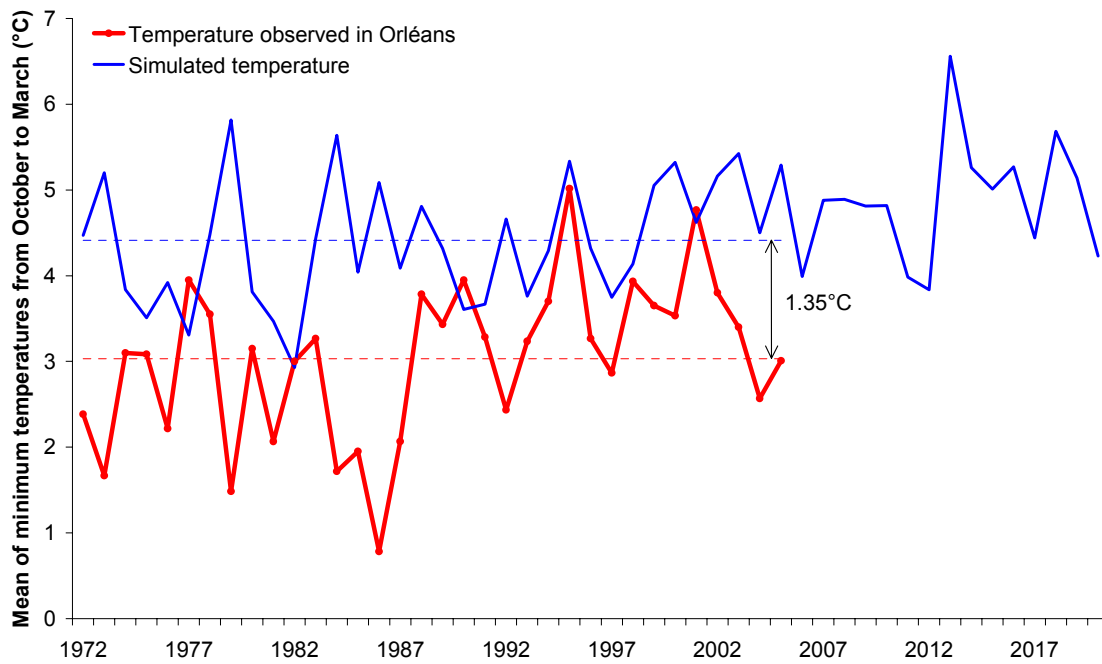


Figure 10b.

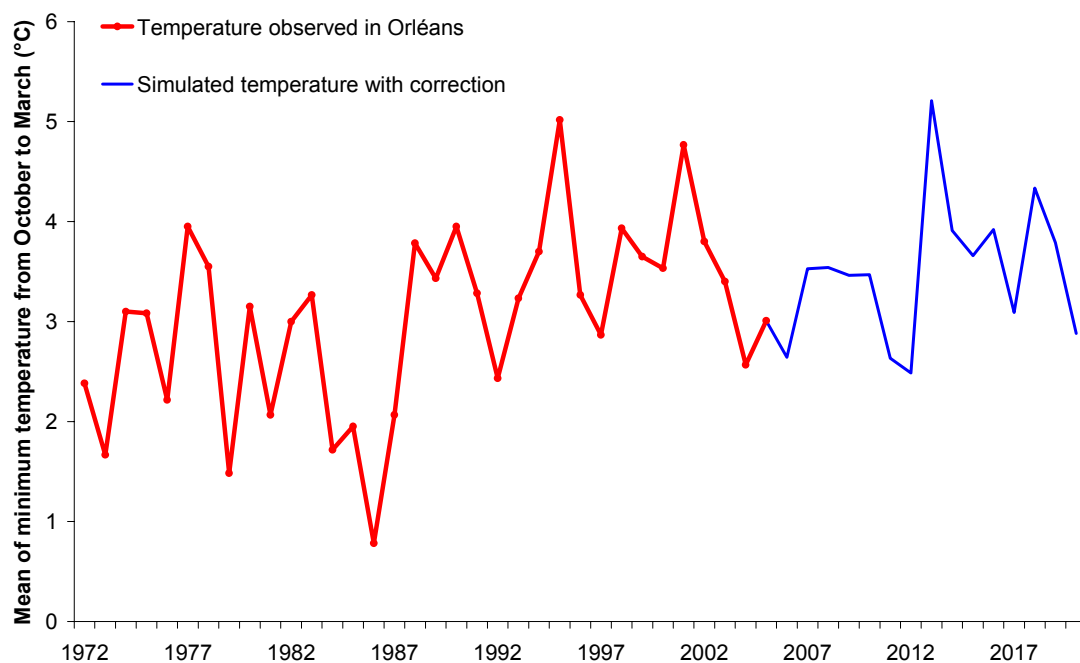
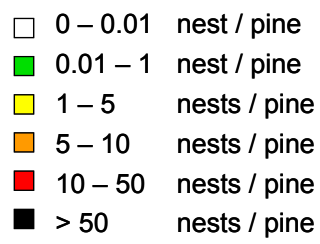
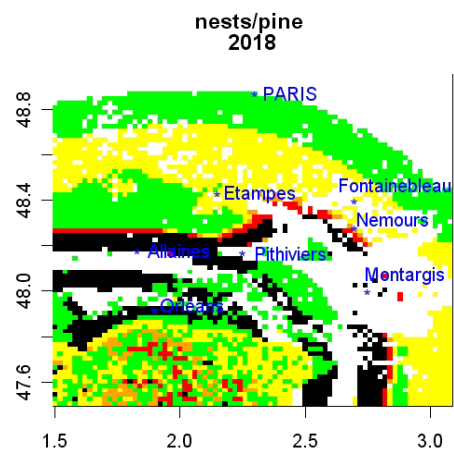


Figure 11.



Partie IV

Validation & interprétation du modèle à plus large échelle

Sommaire

1. Introduction	p.172
2. Application du modèle à grande échelle	p.173
3. Interprétation des résultats	p.179
4. Tests numériques	p.181
4.1 Température seuil de 3.3°C	p.181
4.2 Facteurs climatiques perturbant le cycle de pullulation	p.182
4.3 Importance de l'hétérogénéité du milieu	p.184
4.4 Effet de la densité des pins sur le coefficient de diffusion	p.185
5. Prévisions de l'expansion à l'aide d'un scénario climatique	p.186
5.1 Vitesse de progression	p.186
5.2 Prévision de l'expansion	p.187
5.3 Prise en compte de la population isolée à l'est de Paris	p.191
6. Perspectives	p.192

1. Introduction

Dans le chapitre 1 (partie III), nous avons caractérisé l'évolution temporelle du niveau de population de la processionnaire du pin et avons proposé un modèle de croissance qui a pu être adapté au terrain dans le chapitre 4, en tenant compte de la répartition spatiale de la densité des pins. L'impact des conditions climatiques sur la progression de la processionnaire a été analysé de manière très précise dans les chapitres 2 et 3. Le modèle de croissance et la contrainte climatique ont ensuite été intégrés à un modèle de diffusion afin de modéliser pour la première fois la dynamique spatio-temporelle de la population de la chenille processionnaire du pin (chapitre 4). Ce modèle complet, fondé sur une base mathématique solide, est calé à la fois sur des résultats expérimentaux et sur des observations de longue durée.

Dans cette dernière partie, nous allons tester ce modèle à plus grande échelle afin de le valider. Nous allons ensuite tester différentes hypothèses et ensuite prévoir l'évolution de la progression à cette échelle.

Pour cela, nous allons considérer la région couvrant la zone 46.5433°N - $48.9233^{\circ}\text{N} \times 0.4007^{\circ}\text{E}$ - 3.5007°E dans laquelle nous avons également acquis des données concernant la densité des pins (source : Inventaire Forestier National). Nous prendrons comme population initiale celle de 1980, ou plus précisément la zone dans laquelle la processionnaire du pin a été observée entre 1969 et 1980 (CTGREF-INRA 1980, Démolin *et al.* 1996) car le front de 1972 ne peut être retracé de manière satisfaisante à cette échelle. Nous calculerons l'expansion de la population entre 1980 et 2005 selon notre modèle et nous comparerons le résultat avec le front cartographié durant l'hiver 2004-2005 par l'INRA d'Orléans et le DSF. La figure suivante montre la répartition spatiale des pins dans cette zone élargie ainsi que les fronts de 1980 et 2005.

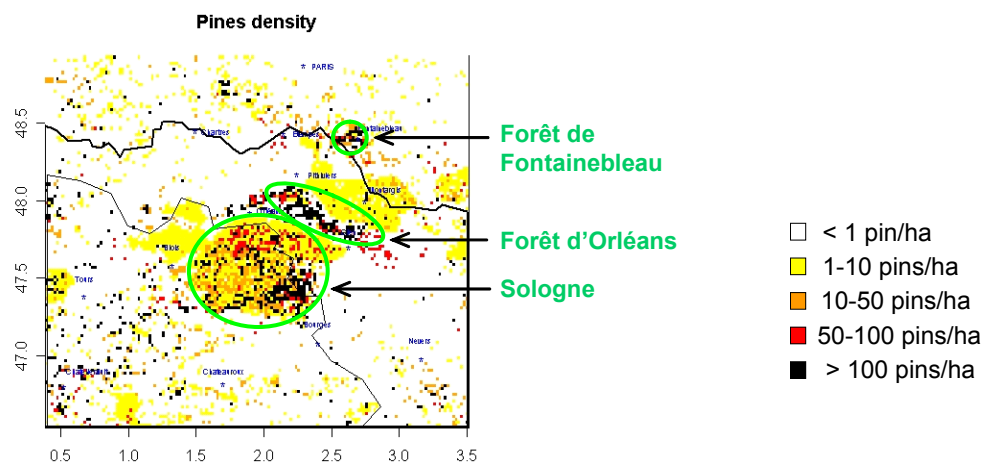


Fig.1 : Répartition spatiale de la densité des pins dans la zone d'étude à grande échelle, ainsi que le front de la population de processionnaire du pin en 1980 (en noir) et en 2005 (en noir et en gras).

2. Application du modèle à grande échelle

Reprenons exactement le modèle précédent (partir III, chapitre 4) avec les premières estimations trouvées pour chacun des paramètres ($rd=4$ km, $s=24.30$, $Wc=2.78^{\circ}\text{C}$) dans le cas d'une population initiale prise en 1992. L'application du modèle à grande échelle (avec la population initiale prise en 1980) montre la disparition rapide de la population. En faisant tourner le modèle année par année, on se rend compte que la population s'éteint dès 1984, année à partir de laquelle plusieurs hivers rigoureux ont été enregistrés. Ce résultat est donc similaire à celui que nous avons obtenu à plus petite échelle avec la population initiale prise en 1972. Ce résultat peut s'interpréter de différentes manières :

i) les estimations trouvées précédemment sont incorrectes. Il peut y avoir en effet différentes sources d'erreurs :

- l'insuffisance de données expérimentales sur le terrain pour expliquer la survie par les conditions climatiques,
- les fronts en 1996 et 2004 ne sont pas assez représentatifs de l'évolution de la progression pour permettre de déterminer avec certitude le coefficient de diffusion.

ii) un processus de diapause prolongée a pu s'enclencher durant cette période froide, permettant à une partie de la population de survivre et de re-coloniser le territoire par la suite. Lorsque nous prenons un taux de diapause prolongée non nul, la population peut en effet se maintenir. Toutefois, nous avons vu dans la partie précédente (partie III, chapitre 4) que la diapause prolongée ralentissait la vitesse de progression. La figure suivante montre que la progression jusqu'en 2005 n'est pas assez rapide, même pour un taux de diapause assez faible ($a=0.1$, c'est-à-dire 10% de la population reste un an de plus en arrêt de développement à l'état de chrysalide).

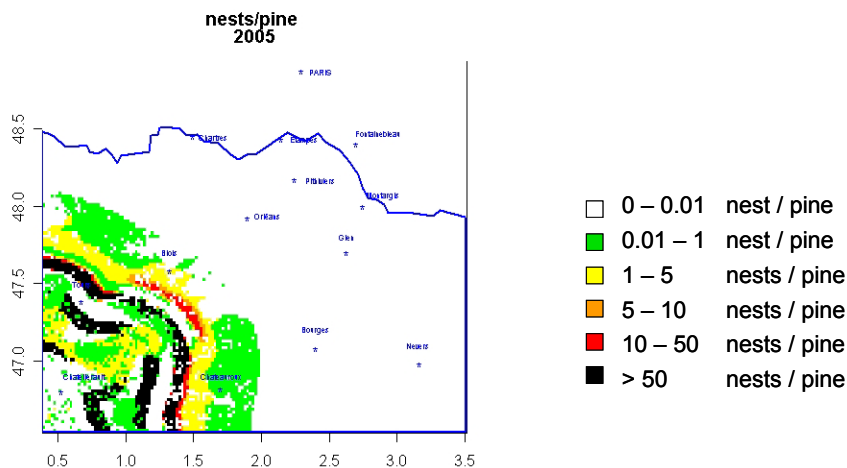


Fig.2 : Front observé en 2005 (ligne bleue) et niveau de population selon le modèle avec $rd=4\text{km}$, $s=24.30$, $Wc=2.78$, et un taux de diapause prolongée $a=0.1$.

Si l'on reprend les paramètres ajustés sur les fronts 1992, 1996 et 2004 (population initiale prise en 1972), à savoir $rd=4\text{km}$, $s=3.5$, $Wc=2.78^{\circ}\text{C}$, on obtient le résultat de la figure 3. Le front est légèrement en avance, mais lorsque l'on prend une capacité de vol de 3km (l'erreur globale commise étant sensiblement la même que pour une capacité de vol de 4km, partie III, chapitre 4), on obtient une meilleure approximation du front en 2005 (Fig. 4).

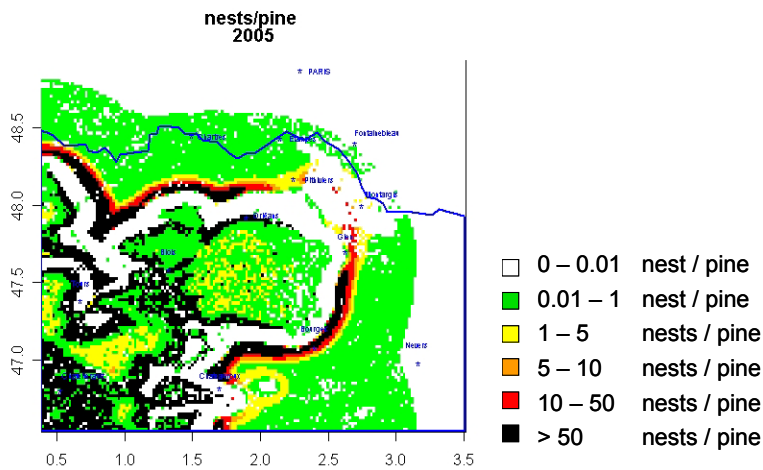


Fig. 3 : Population en 2005 selon le modèle avec les paramètres : $rd=4\text{km}$, $s=3.5$, $Wc=2.78$. La ligne bleue indique la position observée du front en 2005.

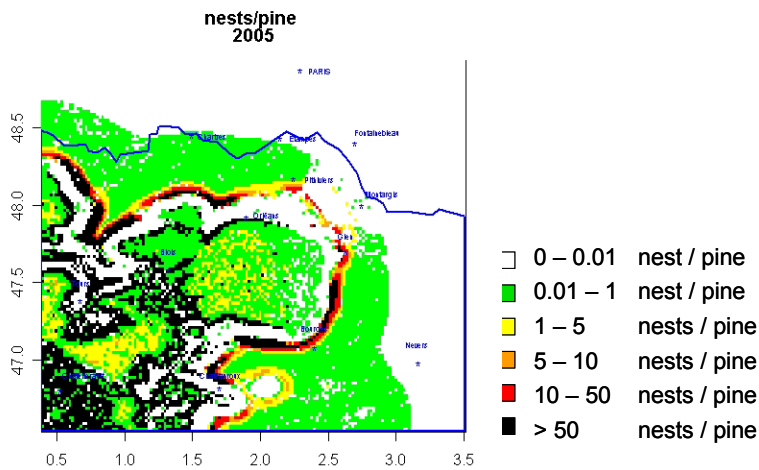


Fig. 4 : Population en 2005 selon le modèle avec les paramètres : $rd=3\text{km}$, $s=3.5$, $Wc=2.78$. La ligne bleue indique la position observée du front en 2005.

Ces résultats confirment donc que la tolérance des chenilles au froid est beaucoup plus grande que celle obtenue sur le terrain (où $s=24.30$). Cela montre également que les fronts de 1992 et 1996 ne sont pas suffisamment représentatifs et que la processionnaire du pin a probablement pu se maintenir pendant les hivers les plus froids sans enclencher forcément de diapause prolongée. Par ailleurs, le modèle donne une valeur approximative des capacités de vol des femelles de l'ordre de 3 à 4 km.

La figure suivante donne l'évolution de l'expansion année par année (selon les mêmes paramètres $rd=3\text{km}$, $s=3.5$, $Wc=2.78$).

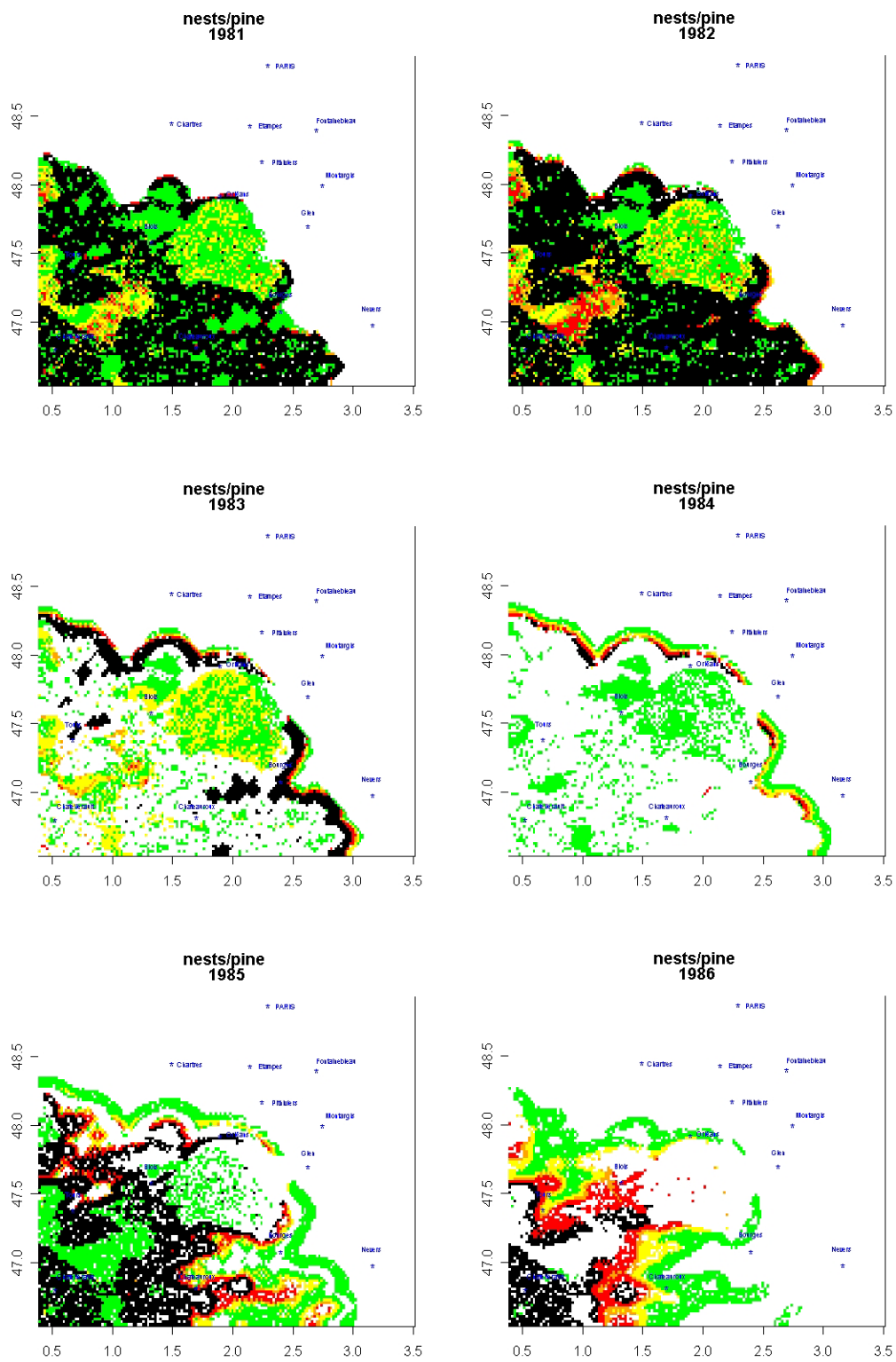


Fig. 5 : Évolution de l'expansion depuis 1980 selon le modèle ($rd=3\text{km}$, $s=3.5$, $Wc=2.78^\circ\text{C}$).

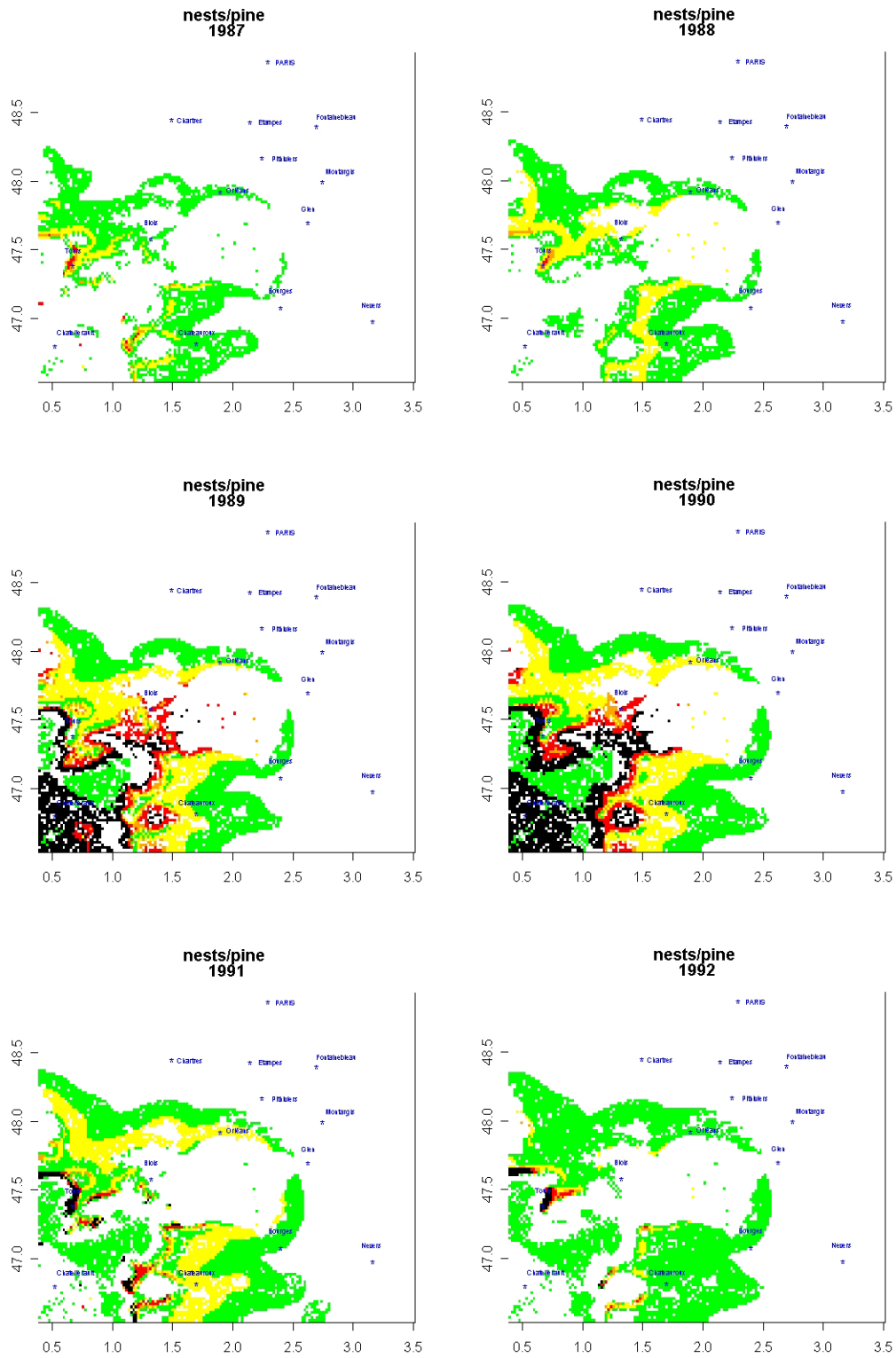


Fig. 5 – suite

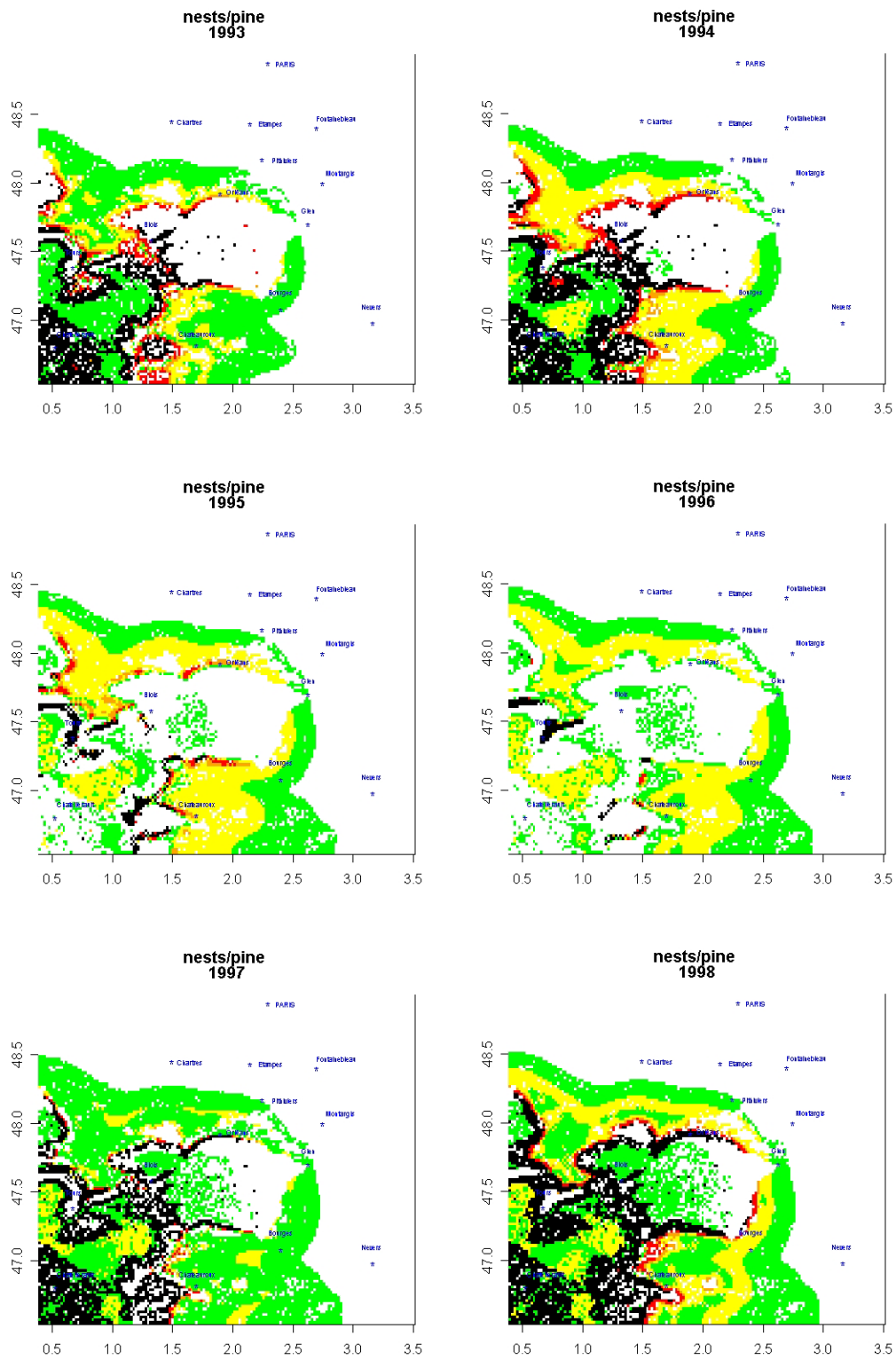


Fig. 5 – suite

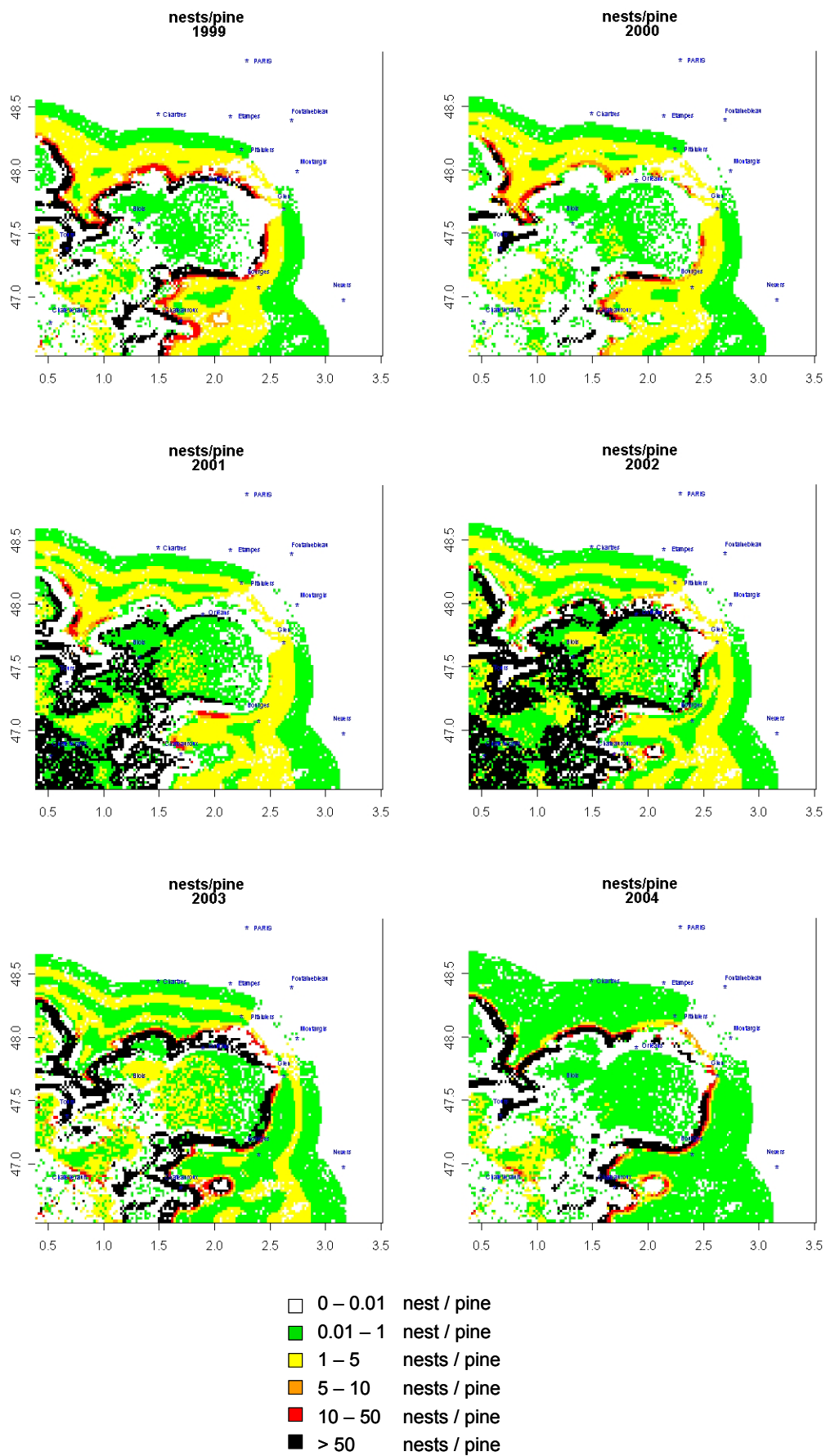


Fig. 5 : Évolution de l'expansion de 1981 à 2004 selon le modèle ($rd=3\text{km}$, $s=3.5$, $Wc=2.78^\circ\text{C}$).

3. Interprétation des résultats

D'après la figure précédente, le modèle prévoit une densité de population dépassant les 50 nids par pins. Ce niveau de population n'est pas aberrant car il a déjà observé dans cette région. Il semblerait toutefois que cette valeur soit surestimée. En réalité, les larves issues de plusieurs pontes différentes (sur le même arbre) ont tendance à se regrouper pour former leur nid d'hiver. Or, le modèle ne prend pas en compte ce comportement de regroupement. Comme nous l'avons déjà signalé, nous ne pouvons certifier que la densité de nids est représentative du niveau de population en terme d'individus. De plus, les caractéristiques du pin (en particulier l'âge et la taille) ne sont pas prises en compte alors qu'elles sont très déterminantes dans le comportement de dispersion et de regroupement de la processionnaire. Les informations quantitatives de ce modèle doivent donc être prises avec une certaine précaution.

Toutefois, ce modèle retrace remarquablement bien le phénomène de yo-yo observé dans les années 1980 et l'aspect qualitatif de la progression. En effet, lors des hivers particulièrement froids, la population se replie vers le sud-ouest et recolonise le territoire déserté lorsque les conditions climatiques redeviennent favorables. L'hiver le plus rigoureux (1986) fait ainsi reculer la processionnaire l'année suivante, puis la population recolonise progressivement le territoire perdu.

Le modèle permet également de valider définitivement l'hypothèse concernant l'impact du climat. Un simple processus de diffusion avec une capacité de vol de l'ordre de 3 ou 4 km aurait permis à la processionnaire de progresser beaucoup plus vite. En effet, sans la mortalité due au climat, le modèle prévoit une avancée beaucoup plus rapide (Fig.6). La population était donc limitée probablement par des contraintes climatiques. La rupture du climat constatée à la fin des années 1980 (partie III, chapitre 3) prouve que le réchauffement climatique est significatif durant cette période. Par ailleurs, on a montré qu'il agissait directement sur les capacités d'alimentation des chenilles et par conséquent sur leur survie (partie III, chapitre 2 et 3). La simulation du modèle présentée sur la figure 5 montre que l'expansion a réellement commencée au début des années 1990, juste après l'épisode froid à la fin des années 1980. Par ailleurs, les résultats du modèle suggèrent que la barrière climatique (ou plutôt la zone moins favorable à la processionnaire du pin) mise en évidence dans les années 1992-1996 (partie III, chapitre 3) se lève probablement juste après cette période car on observe alors une progression rapide vers le nord-est.

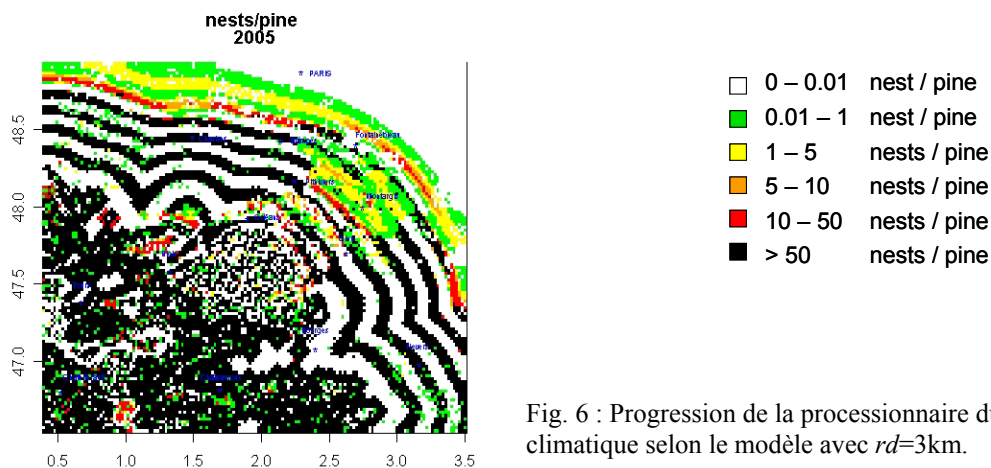


Fig. 6 : Progression de la processionnaire du pin sans limite climatique selon le modèle avec $rd=3$ km.

D'après la figure 5, on distingue très nettement les zones de fortes densités en pins. La Sologne et la forêt d'Orléans sont clairement moins attaquées. Cela s'explique par le fait que la densité de nids est diluée par la forte densité de pins. L'ouest de la Sologne semble nettement plus attaqué (par exemple en 1997 et 2001), surtout au début de l'expansion. Les pins font probablement écran à la dispersion des insectes et recueillent ainsi la population migrante. Inversement, ces fortes populations à la périphérie des forêts semblent également à l'origine de vagues de pullulation vers les zones moins denses en pins, surtout dans les dernières années.

L'évolution de cette expansion telle qu'elle est présentée par le modèle confirme les hypothèses formulées jusqu'à maintenant sur la forêt d'Orléans. En effet, elle a longtemps été considérée comme une barrière à l'expansion (Malphettes 2000). L'étude de la structuration génétique de la population a récemment montré que les populations sur le front nord et le front ouest étaient différentes, émettant ainsi l'hypothèse de deux axes de colonisation et le contournement de la forêt d'Orléans (Rousselet, com. pers.). La modélisation vient donc valider toutes ces hypothèses en montrant qu'il y a véritablement contournement de ce massif forestier.

D'autre part, la Beauce était considérée jusqu'à présent comme une barrière à la progression de l'insecte car elle est très pauvre en pins (aucun pin n'est répertorié par l'IFN en dehors du domaine privé). Nous avons cartographié très précisément les pins dans cette région (Fig. 7). Nous avons constaté qu'ils étaient répartis uniformément sur le territoire. La distance moyenne entre les pins est de l'ordre de 1km et 93% des pins ont un voisin dans un rayon de 3km. Les capacités de vol des femelles seraient donc largement suffisantes pour permettre la progression de la population dans cette zone. Le modèle – qui prend en compte une densité moyenne de pins – prouve définitivement que cette région ne fait obstacle en aucun cas à la progression de l'insecte. On peut également en conclure que la distribution spatiale de la densité des pins est un indicateur suffisant. Le modèle prévoit bien une avancée rapide dans cette région sans prendre en compte la position exacte de chaque pin.

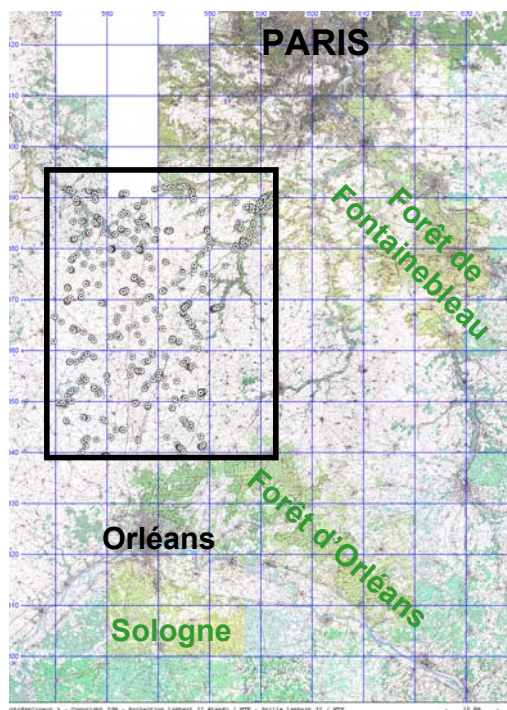


Fig. 7 : Cartographie des pins isolés en Beauce (dans le rectangle chaque point gris représente un pin).

La zone à l'est dans notre zone d'étude (aux alentours de Nevers) est actuellement colonisée par la processionnaire du pin, pourtant le modèle ne prévoit pas la colonisation de cette zone. Ce problème est sans doute dû au choix de l'échelle. En effet, c'est dans cette région que deux fronts se sont probablement rejoints. L'aire de distribution de la processionnaire, historiquement discontinue au nord du Massif-Central, s'est refermée récemment (Fig.1 partie III, Chapitre 3). La structuration génétique des individus dans cette région suggère que la population étudiée ici a contourné le Massif-Central et se retrouve très éloignée génétiquement de la population plus à l'est alors qu'elles occupent à présent le territoire en continu (Rousselet, com. pers.). Dans ce modèle, il aurait donc probablement fallu prendre en compte l'expansion de la population située à l'est de la zone pour obtenir un meilleur résultat. La modélisation permet néanmoins de montrer que la contribution de la population à l'est est non négligeable dans le processus d'expansion de la processionnaire du pin dans le Bassin Parisien.

La dynamique des populations est étroitement liée à la dynamique des femelles car elles sont directement responsables de la dispersion de la nouvelle génération. La littérature a longtemps considéré que les femelles se dispersaient seulement aux alentours des pins où elles avaient émergé, patrouillant uniquement pour trouver la silhouette de l'arbre hôte. Dans tous les cas, cette modélisation montre que la capacité de vol de la femelle est nettement supérieure à celle que l'on connaissait auparavant (c'est-à-dire moins de 2 km). Il serait donc intéressant de mesurer expérimentalement la capacité de vol des femelles et montrer qu'elle est de l'ordre de 3 à 4 km. Un manège de vol a permis de montrer en 2005 que les mâles pouvaient parcourir 30 km, voire même 50 km pour un individu. Il ne serait donc pas étonnant de prouver de cette manière que les femelles, elles aussi, ont une capacité de vol supérieure à celle que l'on pensait. Comme les mâles volent plus que les femelles, ils sont responsables du brassage génétique de la population et permettent la fécondation des femelles où qu'elles soient.

4. Tests numériques

4.1 Température seuil de 3.3°C

L'analyse de l'indicateur climatique (la moyenne des températures minimales d'octobre à mars) suggère une température seuil de 3.3°C (partie III, chapitre 3). En effet, c'est une fois que cette température a été atteinte que la région d'Orléans a été colonisée. La température à Melun est actuellement très proche de ce seuil et le front de la processionnaire n'est plus très loin. Dans ce paragraphe, nous allons donc prendre $Wc=3.3^{\circ}C$, $rd=3$ km et déterminer a posteriori la sensibilité s . Si l'on applique le modèle avec la valeur $s=3.5$ telle qu'elle avait été estimée précédemment, le front de la processionnaire est très en retard (Fig. 8). Cela montre qu'il faut diminuer la sensibilité. En testant des valeurs décroissantes de s , on arrive à retrouver la position du front en 2005 pour $s=1$ (Fig. 8).

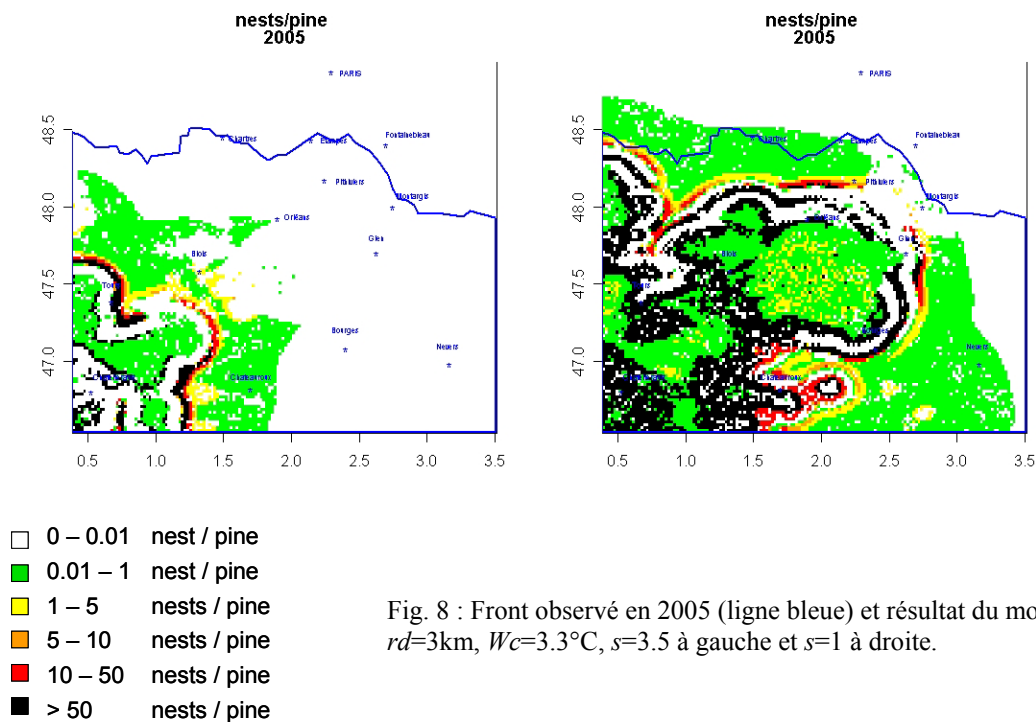


Fig. 8 : Front observé en 2005 (ligne bleue) et résultat du modèle avec $rd=3\text{km}$, $Wc=3.3^\circ\text{C}$, $s=3.5$ à gauche et $s=1$ à droite.

Le schéma d'expansion est similaire à celui du modèle précédent. L'avancée est légèrement plus rapide vers l'est mais ne compense pas l'erreur commise en négligeant la population à l'est de la zone d'étude.

4.2 Facteurs climatiques perturbant le cycle de pullulation

L'étude temporelle du cycle de pullulation (partie III, chapitre 1) montre que certaines variables climatiques peuvent perturber le cycle, notamment dans les zones nouvellement colonisées. Dans ce paragraphe nous testons leur effet sur l'expansion de la processionnaire. On intègre dans le modèle global de diffusion la moyenne des températures minimales de novembre ($Wc=2.53^\circ\text{C}$ et $s=2.20$ pour le Loiret) et la température minimale absolue ($Wc=-11.56^\circ\text{C}$ et $s=1.39$ pour le Loiret). Comme pour la variable climatique utilisée précédemment (la moyenne des températures minimale d'octobre à mars), nous calculons l'erreur commise par le scénario climatique dans la maille la plus proche d'Orléans année par année et nous corrigeons l'ensemble des valeurs en supposant que l'erreur commise est la même sur l'ensemble de la zone étudiée. Nous interpolons ensuite ces données par la méthode de krigeage. L'algorithme est alors modifié pour prendre en compte une mortalité immédiate due à la température du mois de novembre et un effet retardé de la température minimale absolue (fig.9).

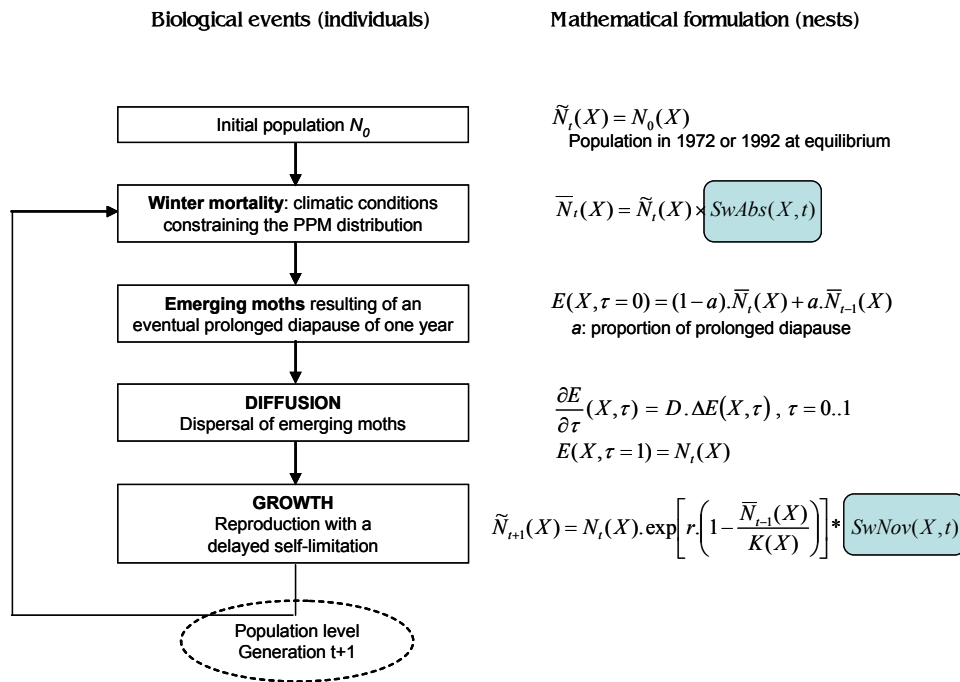


Fig. 9. Algorithme prenant en compte les variables climatiques perturbant le cycle de pullulation

Ce modèle semble décrire particulièrement bien la progression de la processionnaire du pin: le résultat du modèle en 2005 donne une très bonne indication sur le front réellement observé (Fig. 10). L'intérêt de ce modèle vient du fait que la mortalité due aux conditions climatiques est estimée de manière complètement indépendante du processus de progression. Les paramètres correspondants étant préalablement fixés, seul le coefficient de diffusion pourrait être ajusté. Toutefois, il ne semble pas nécessaire de le faire : l'estimation trouvée précédemment est relativement satisfaisante.

Cependant, en terme de prévision, il est préférable d'utiliser des variables climatiques moyennes par rapport aux variables ayant une trop grande variabilité (comme la température minimale absolue).

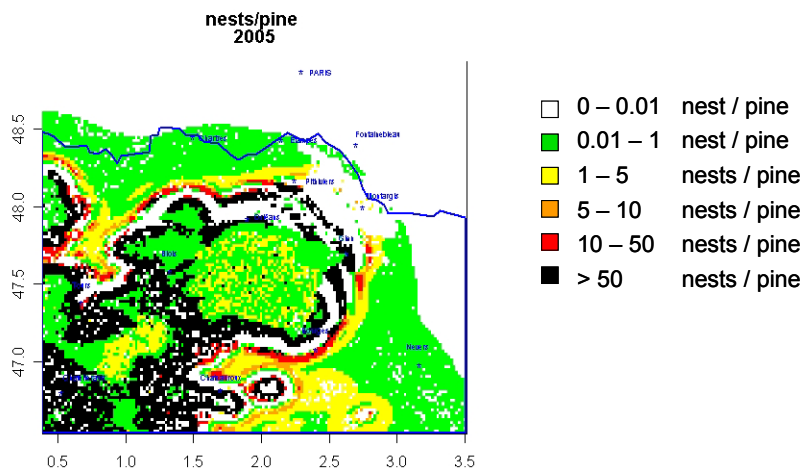
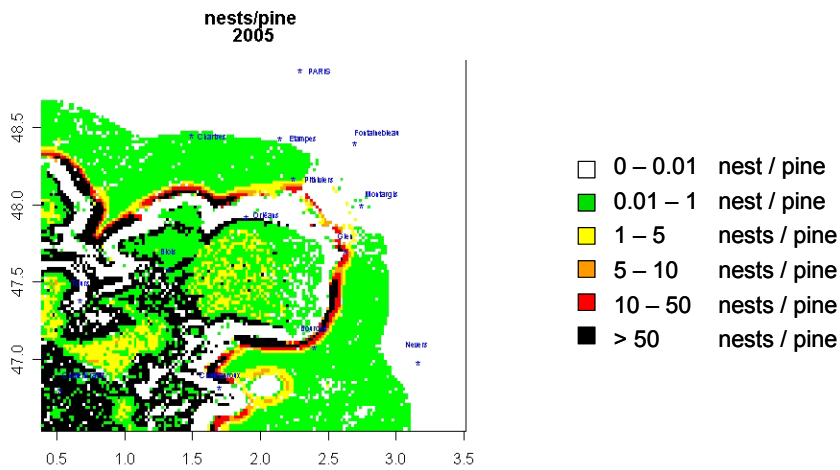


Fig. 10. Résultat du modèle ($rd=3$ km, $s_{Nov}=2.20$, $Wc_{Nov}=2.53^\circ\text{C}$, $s_{Abs}=1.39$, et $Wc_{Abs}=-11.56^\circ\text{C}$) et le front de la processionnaire du pin en 2005 (ligne bleue).



(e)

Fig. 11 : Rôle de l'hétérogénéité du milieu dans la vitesse d'expansion, (a) densité homogène, (b) 10 pins/ha contre 30 pins/ha, (c) 1 pin/ha contre 50 pins/ha, (d) 0.001 pin/ha contre 100 pins/ha, (e) 10^{-5} pins/ha contre 1000 pins/ha.

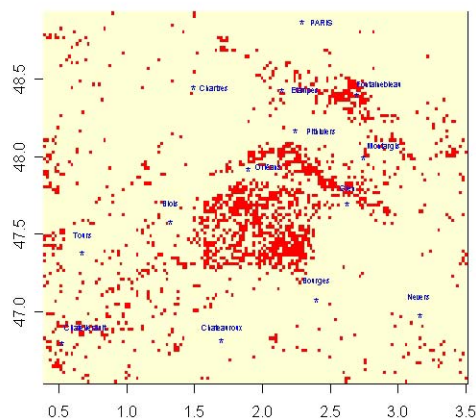


Fig. 12 : Répartition des zones de forte densité en pins (en rouge : la densité est supérieure à la moyenne).

4.4 Effet de la densité des pins sur le coefficient de diffusion

Testons à présent l'effet de la densité des pins sur le coefficient de diffusion. On suppose que le coefficient prend deux valeurs différentes selon que la densité de pins est inférieure ou supérieure à la moyenne sur la zone d'étude. Or, seulement 8% des mailles contiennent une forte densité de pins, principalement localisées en Sologne et forêt d'Orléans (Fig. 12). On peut donc supposer que le coefficient de diffusion dans les zones de forte densité en pins est égal au coefficient de diffusion trouvé dans le modèle à petite échelle, justement ciblé sur cette région. On prend donc $rdx=4\text{km}$. D'autre part, dans le modèle à grande échelle, on trouve une capacité de diffusion plutôt de l'ordre de 3km. Il est donc vraisemblable que le coefficient de diffusion soit plus faible dans les zones de faible densité. En supposant que la capacité de diffusion de 3 km est une moyenne pondérée des capacités de diffusion en faible et forte densité de pins ($3 = 0.08 \times rdx + 0.92 \times rdn$), alors on peut prendre

$rdn=2.8$ km. Dans ce cas, en reprenant les estimations précédentes pour Wc et s , le front de l'hiver 2004-2005 est légèrement en avance (Fig. 13).

Il est assez délicat de tester expérimentalement ce mécanisme, mais ce modèle ne semble pas améliorer l'estimation du front. Jusqu'à présent, la forêt avait plutôt tendance à ralentir la progression qu'à l'accélérer, mais nous avons vu dans le paragraphe 3 que ce phénomène apparaissait déjà sans jouer sur le paramètre de diffusion.

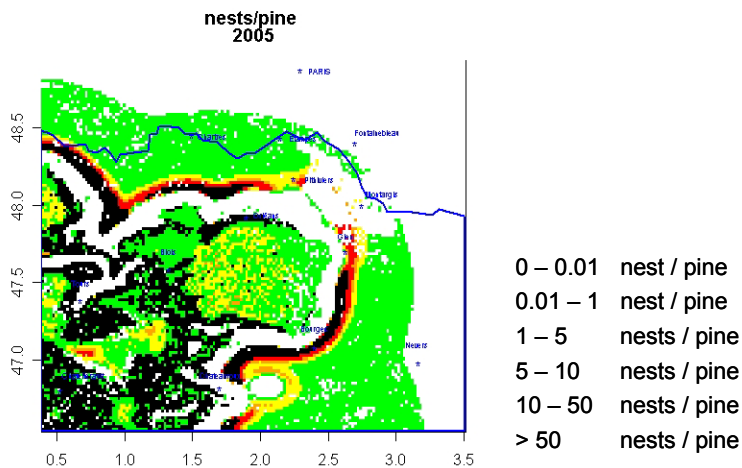


Fig. 13 : Front de la processionnaire du pin en 2005 et résultat du modèle avec $rdx=4$ km, $rdn=2.8$ km, $Wc=2.78^\circ\text{C}$ et $s=3.5$.

5. Prévisions de l'expansion à l'aide d'un scénario climatique

Nous utilisons le scénario climatique ARPEGE-Climat de Météo-France, construit à partir du scénario B2 du Groupe Intergouvernemental d'Experts sur le changement Climatique. Ce scénario suppose une hausse modérée des concentrations des gaz à effet de serre. Il ne prévoit qu'un doublement du taux de dioxyde de carbone (CO_2) dans l'atmosphère entre 1975 et 2100 et un réchauffement moyen de l'ordre de 2.3°C sur la France (IPCC 2000, Cloppet 2002).

Nous appliquons le modèle d'expansion en rectifiant la température comme dans le modèle à petite échelle (partie III, chapitre 4): $Wc = 2.78^\circ\text{C}$, $s=3.5$ et $rd=3\text{km}$.

5.1 Vitesse de progression

Afin d'évaluer la vitesse de progression dans les prochaines années et de la comparer à la vitesse de la progression passée, nous repérons année par année l'ordonnée du point le plus au nord pour lequel la densité de population dépasse un nid pour 100 pins selon notre modèle (définition du front donnée dans la partie III, chapitre 4). Comme les figures précédentes montrent que la direction principale de propagation du front est plutôt vers le nord-est, nous calculons également la vitesse sur cet axe. Sur la figure 14, nous voyons le recul du front nord dans les années 1986-1988 correspondant aux hivers les plus froids. La processionnaire du pin semble ensuite progresser vers le nord de manière continue et linéaire. D'après cette figure, la progression vers le nord a réellement commencé à la fin des années 1980, c'est-à-dire après la rupture du climat (rupture que nous avons mise en évidence dans la partie III, chapitre 3). Lorsque nous regardons la courbe représentant la progression sur un axe nord-est, nous

distinguons clairement une phase de blocage de la progression de 1983 à 1992 avant une progression quasi-linéaire similaire au front nord. Cette stabilisation correspond probablement à une barrière. La zone particulièrement défavorable à l'alimentation des chenilles, détectée par le modèle bioclimatique dans les années 1992-1996 et estompée dans les années 2000-2004 (partie III, chapitre 3), pourrait expliquer ce plateau. Même si la progression semble commencer dès 1992, il est fort probable que cette zone défavorable en 1992-1996 l'ait été encore plus dans le passé, limitant ainsi la progression de l'insecte.

Associée à cette contrainte climatique, la présence d'une forte densité de pins en Sologne et en forêt d'Orléans pourrait expliquer la progression difficile dans cette zone. Le modèle prévoit une progression plus linéaire dans les prochaines années, de l'ordre de 0.02°N par an ($R^2=0.99$), soit une progression d'environ 2 km par an. Ce résultat montre donc que la progression du front estimée à 55.6 km durant les 10 dernières années (partie III, chapitre 2) est sans doute sur-estimée.

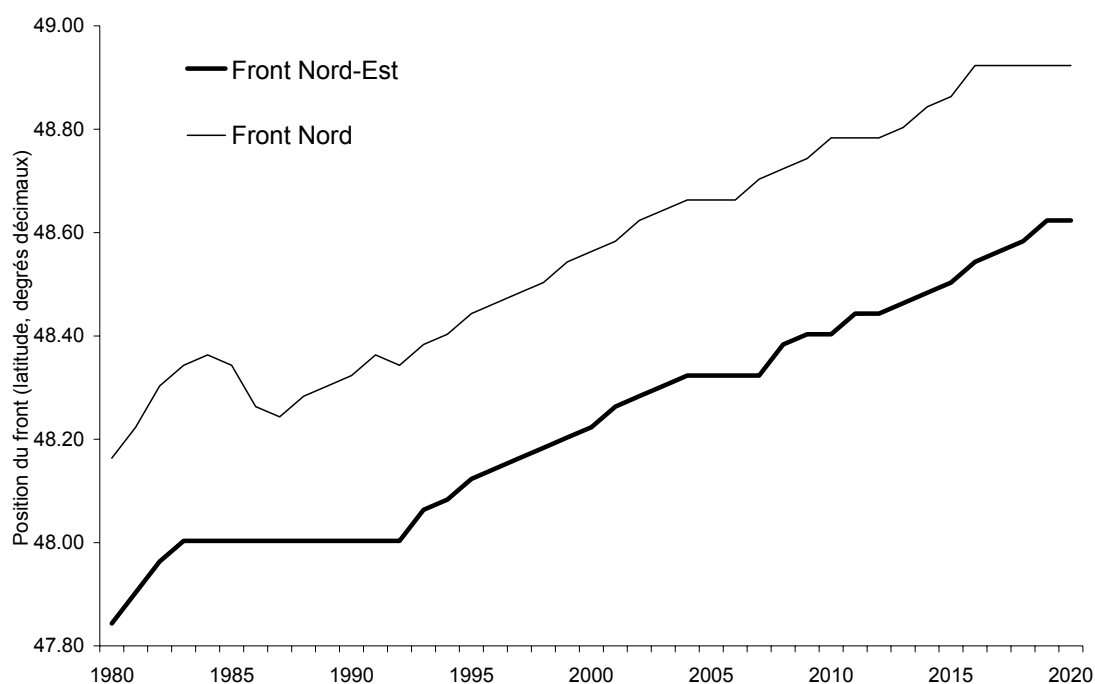


Fig. 14 : Progression du front vers le nord et vers le nord-est

5.2 Prévision de l'expansion

La figure 15 montre les prévisions du modèle : on peut s'attendre à l'arrivée de la processionnaire du pin à Paris dans les années 2020 si aucun moyen de lutte n'est déployé. D'autre part, il semblerait que le front avance plus rapidement à l'extrémité ouest de la zone d'étude.

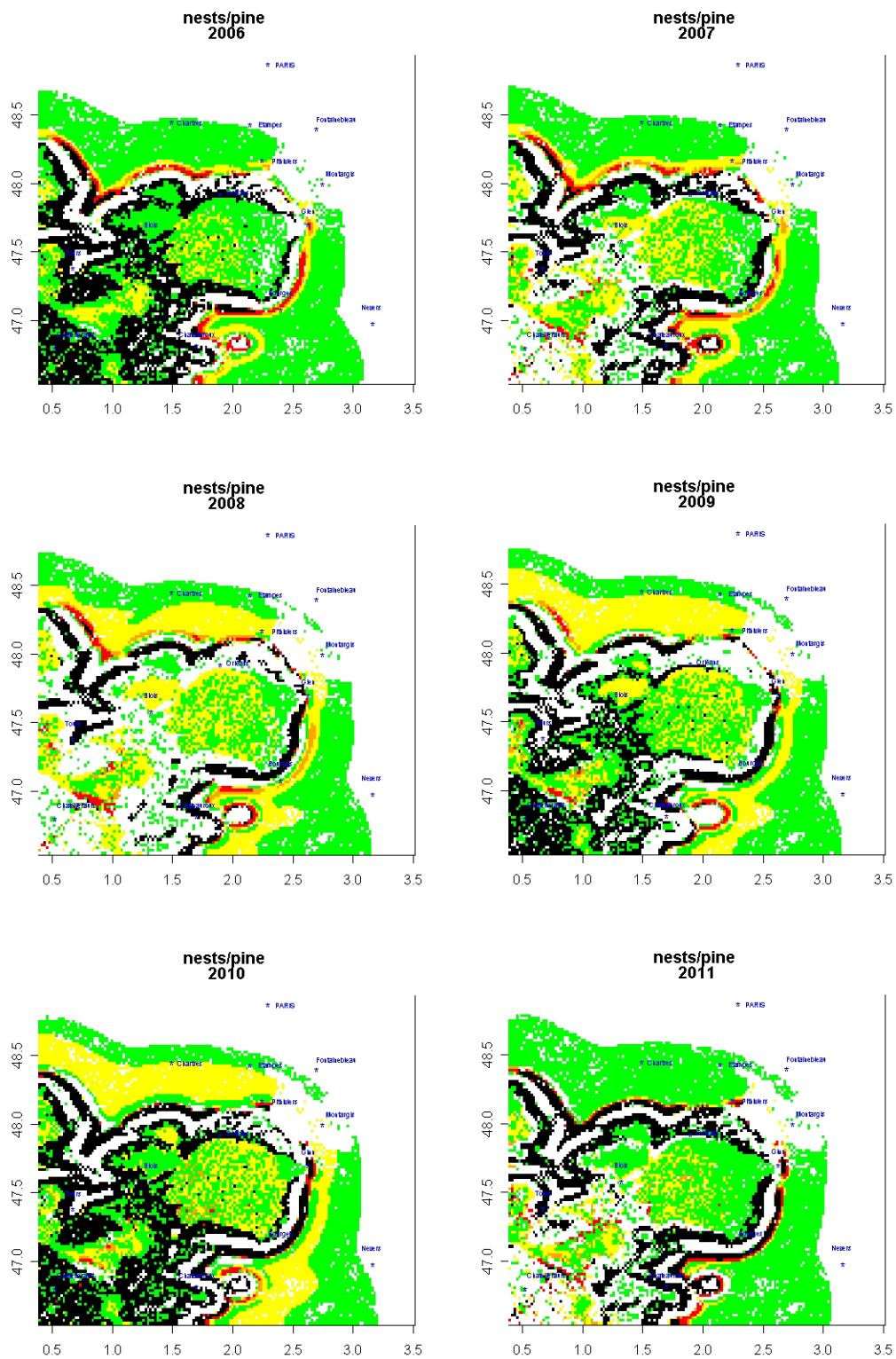


Fig. 15 : Prédiction de l'expansion selon le modèle avec $rd=3$ km, $Wc=2.78^{\circ}\text{C}$ et $s=3.5$.

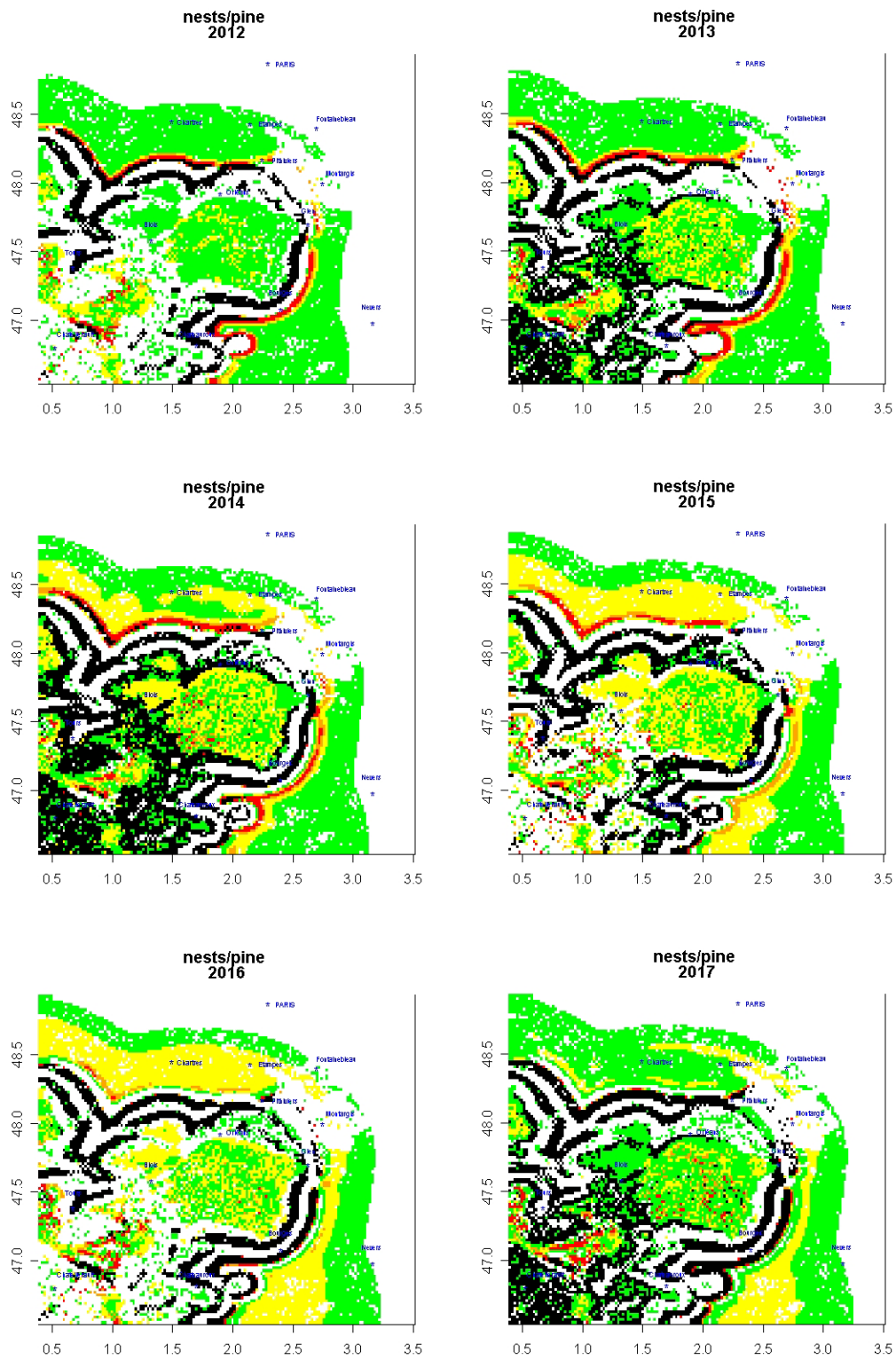


Fig. 15 : suite

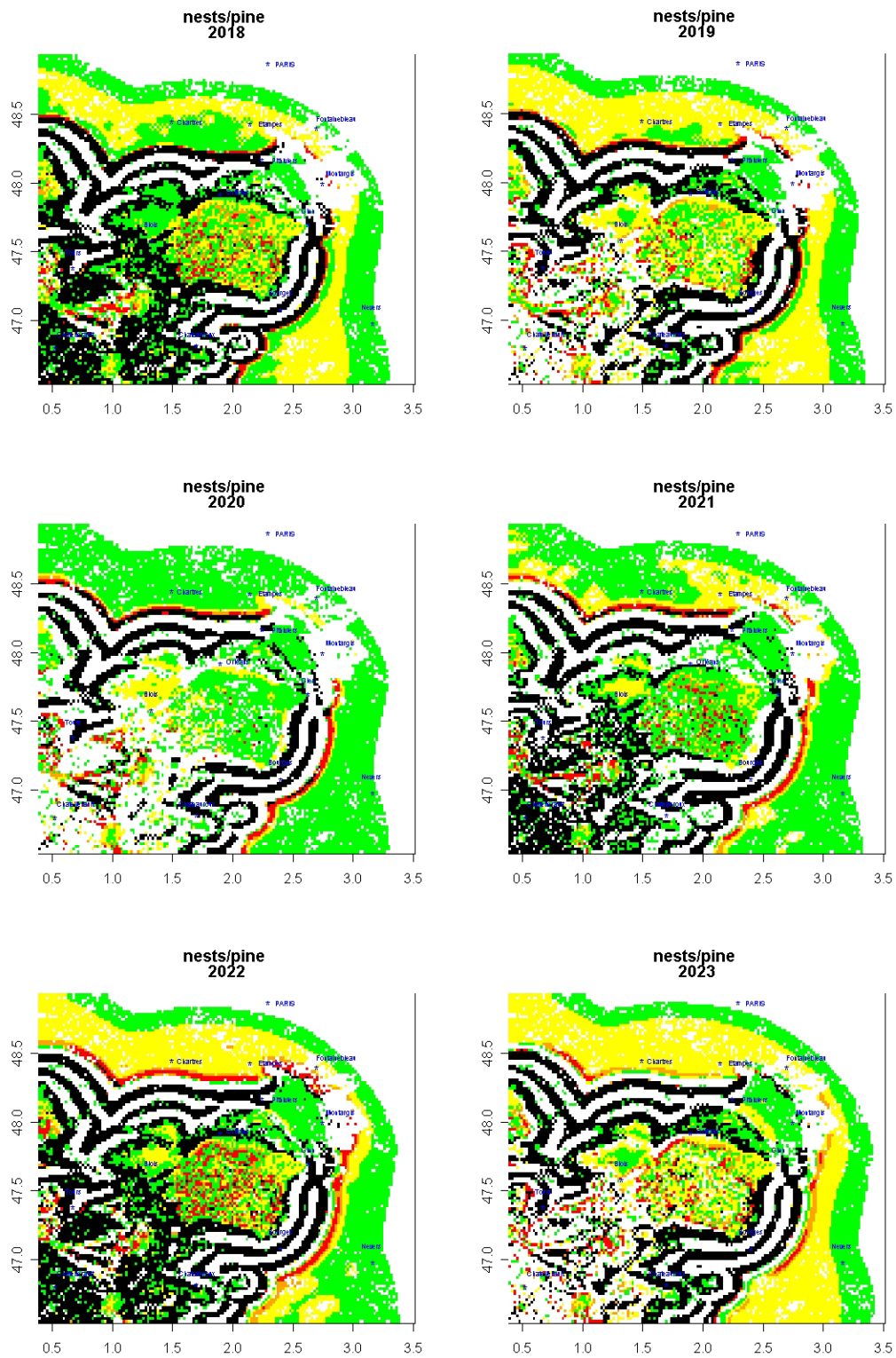


Fig. 15 : suite

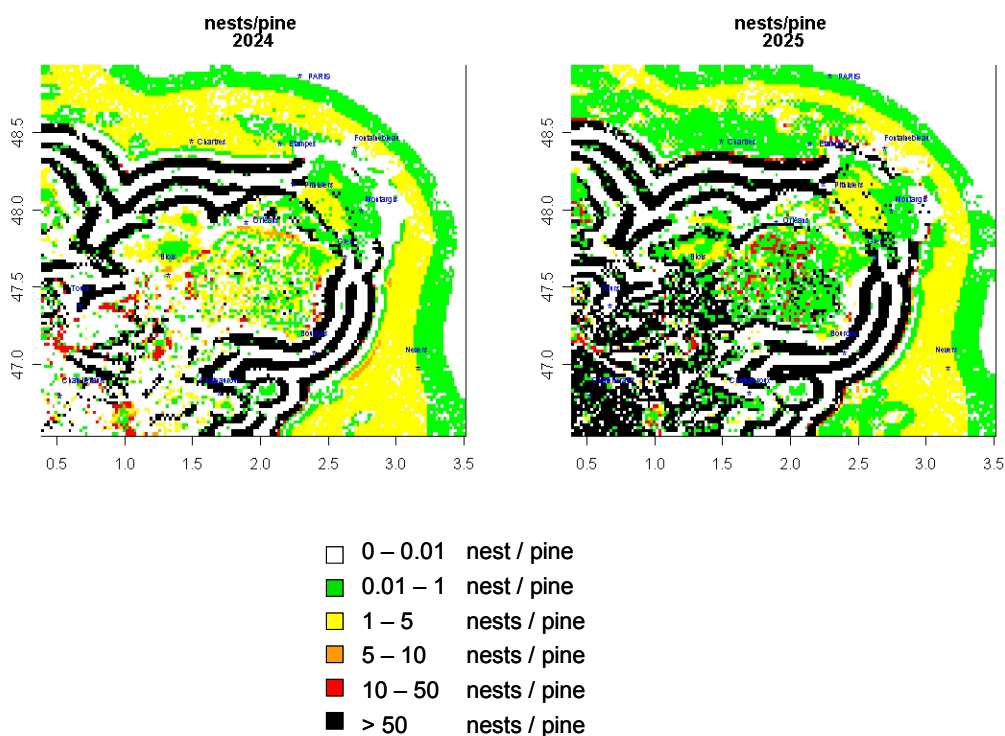


Fig. 15 : Prédiction de l'expansion selon le modèle avec $rd=3$ km, $Wc=2.78^{\circ}\text{C}$ et $s=3.5$.

Ces résultats sont à prendre avec précaution : les scénarii climatiques prévoient des conditions climatiques extrêmes plus fréquentes. Ces incidents climatiques sont actuellement trop rares pour que l'on puisse modéliser leur impact sur la population. La canicule de l'été 2003 s'est avérée fatale pour une grande partie de la population de processionnaires dans la Région Centre, les individus étant alors à l'état d'œuf ou de larve (DSF 2004a). Mais nous n'avons pas pu mettre en place de dispositif pour évaluer précisément la mortalité engendrée par cette vague de chaleur. Dans cette région, le cycle biologique de l'insecte ne permet pas d'éviter les fortes chaleurs comme dans le Sud de la France. Si de tels phénomènes apparaissaient régulièrement, on pourrait s'attendre à une émergence plus tardive. De plus, Battisti *et al.* (2005) ont montré expérimentalement que la chaleur augmentait l'activité de vol des femelles nouvellement émergées. L'expansion de la population pourrait donc être accélérée suite à des étés particulièrement chauds.

5.3 Prise en compte de la population isolée à l'est de Paris

Comme nous avons découvert une population isolée très localisée près de Marne-la-Vallée en novembre 2003, nous la faisons apparaître dans la simulation. Cette population n'est probablement pas une population de front : les individus colonisateurs ont sans doute été transportés de manière accidentelle car c'est le seul cas recensé à ce jour en France. Des larves ont été prélevées et leur analyse génétique est actuellement en cours afin de déterminer leur provenance.

Nous faisons l'hypothèse que la population en 2004 atteignait deux nids par pin dans la maille couvrant le point $48.852146^{\circ}\text{N}$ - 2.804636°W (Fig. 16). Dans ce cas, cette population pourrait se développer et accélérer la progression. Le modèle prévoit une jonction des deux populations d'ici 2019 (Fig. 16) et une colonisation de Paris dès 2021.

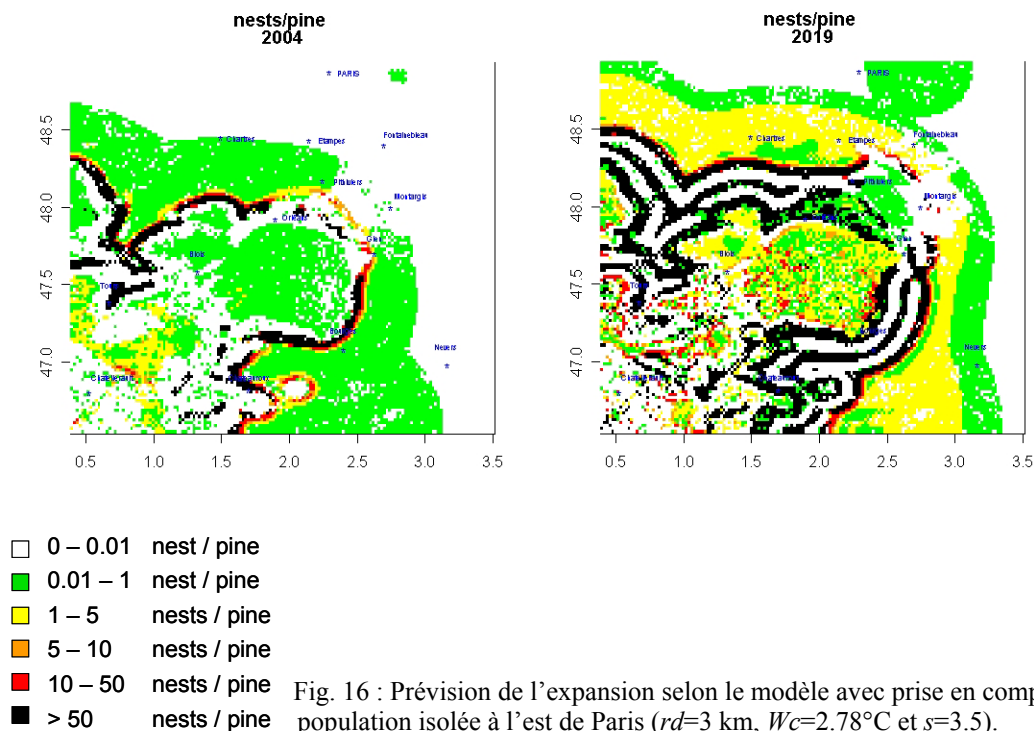


Fig. 16 : Prédiction de l'expansion selon le modèle avec prise en compte de la population isolée à l'est de Paris ($rd=3$ km, $Wc=2.78^{\circ}\text{C}$ et $s=3.5$).

Toutefois, le brassage génétique dans cette population isolée est très limité et les risques de consanguinité ajoutés à la stochasticité de l'environnement (notamment du climat) pourraient peut-être faire disparaître naturellement la processionnaire du pin de cette zone avant même la possibilité de jonction. Le modèle prévoit un phénomène de yo-yo de cette population isolée mais aussi sa persistance. Cette découverte est très intéressante d'un point de vue scientifique pour comprendre les mécanismes d'établissement et de progression. L'éradication de la processionnaire pourrait encore avoir lieu en prélevant les nids dès à présent ou bien en capturant les papillons mâles dans des pièges phéromones.

6. Perspectives

Il serait intéressant d'étendre ce modèle à l'échelle de la France. Cela nécessite alors d'avoir les données climatiques et les données forestières sur l'ensemble du territoire. De plus, nous devons prendre en compte d'autres paramètres pour modéliser l'expansion dans les régions montagneuses (notamment l'altitude, l'exposition, la pente) et utiliser un système d'information géographique (SIG). Une telle étude pourrait ensuite nous permettre de retracer la progression de la processionnaire depuis le sud de la France et le contournement du Massif-Central.

Les estimations des différents paramètres devront être validés expérimentalement. Nous devons en particulier tester les capacités de vol des papillons femelles. Dans le cas où on ne pourrait valider expérimentalement une capacité de vol de l'ordre de 3 km, il faudrait alors tester l'hypothèse d'une dispersion à longue distance et utiliser un modèle de diffusion stratifiée. La colonie isolée près de Marne-la-Vallée a été considérée jusqu'à présent comme un cas exceptionnel. Elle se situe à une distance d'environ 50 km du front à vol d'oiseau.

Mais la cartographie du front en 2005 a montré également que certaines colonies du front sont relativement isolées du reste de la population (notamment en Bretagne et près de Chartres, J. Garcia, com. pers.). À cette étude, il faudrait associer le rôle des infrastructures telles que les autoroutes dans l'expansion de la processionnaire. Les insectes ont plus de chances d'être transportés, de trouver leur arbre hôte et de s'implanter à proximité de ces infrastructures car on observe la plantation de pins isolés et particulièrement bien exposés le long des voies et sur les aires de repos.

Le front de la processionnaire du pin dans le passé n'a pas été tracé de manière aussi précise que le front actuel. En effet, même si l'observation des nids a toujours permis de détecter assez facilement la présence de la processionnaire, les GPS et les logiciels de cartographie ont contribué à augmenter le degré de précision des observations. Après une prospection préliminaire qui a été effectuée l'hiver dernier, nous allons cartographier le front nord de la processionnaire du pin à l'échelle de la France afin d'avoir une référence très précise et de pouvoir la comparer à l'évolution dans les prochaines années.

Si la présence des nids est un indicateur incontestable de la présence de la population, il reste toutefois à montrer que leur nombre est véritablement représentatif du niveau de population, et le cas échéant, utiliser une covariable (relative à la taille des nids par exemple) pour corriger cet indicateur car le nombre de larves présentes dans chaque nid est très variable.

Nous devons étudier plus précisément le processus de diapause prolongée afin de confirmer que son rôle est négligeable dans la dynamique temporelle et la dynamique d'expansion. Ce processus est très complexe car il dépendrait à la fois d'un caractère génétique et des conditions climatiques enregistrées tout au long de la vie des chenilles (Démolin & Martin 1990). Une telle étude nécessite un suivi sur de nombreuses années et la possibilité de tester différentes combinaisons de conditions climatiques.

D'après les données disponibles, les ennemis naturels ne semblent pas jouer une grande importance même si l'on observe un taux de parasitisme des œufs significativement plus faible dans les zones récemment colonisées que dans les zones de cœur (Roques *et al.* 2004). Il serait néanmoins important d'analyser plus de données pour déterminer avec certitude leur effet sur la dynamique de la processionnaire du pin, et de comprendre de manière plus générale l'interaction entre la processionnaire et ses ennemis naturels ainsi que les modifications que pourrait engendrer le changement climatique.

De même, l'interaction avec son arbre-hôte pourrait également subir des perturbations. Le projet CARBOFOR développé par l'INRA et l'IFN dans le cadre du programme Gestion et Impacts du Changement Climatique (GICC) a permis de mettre en évidence des changements profonds dans les aires de répartition des principales essences forestières au cours des 100 prochaines années. L'impact du changement climatique sur la répartition des pins ne peut donc pas être négligé si l'on souhaite étudier l'évolution de l'expansion de la processionnaire du pin à plus long terme.

Le travail de cette thèse s'inscrit dans l'optique plus générale d'une modélisation de l'expansion d'espèces invasives, notamment sous influence du changement climatique. Ce modèle montre la performance du modèle de diffusion dans le cas d'une progression de la population soumise à des exigences climatiques. Au-delà de l'invasion du territoire, ce modèle a la caractéristique de retranscrire également les fluctuations du niveau de population.

Partie V

Discussion générale

Sommaire

1. Robustesse de la variable « densité de nids »	p.196
2. Dynamique temporelle	p.196
3. Intérêt du modèle d'expansion	p.196
3.1 Modèles couplés : croissance et diffusion	p.196
3.2 Modèles couplés : diffusion et climat	p.197
4. Degré de confiance du modèle	p.197
5. Généralisation à d'autres zones d'expansion	p.198
5.1 Généralisation à l'expansion altitudinale	p.198
5.2 Généralisation aux pays du sud-est de l'Europe	p.198
5.3 Généralisation à l'Afrique du Nord	p.199
6. Synthèse comparative	p.199
Conclusion	p.201

1. Robustesse de la variable « densité de nids »

La dynamique d'une population est le résultat de processus intervenant au niveau des individus : naissance, mort et migration. Dans le cas de la processionnaire du pin, il est inconcevable d'obtenir une base de données à l'échelle de l'individu sur une grande échelle spatio-temporelle. Pourtant, il est nécessaire de se ramener au niveau de l'individu pour valider les résultats obtenus sur les colonies par l'intermédiaire de la densité des nids. Comme nous l'avons signalé à plusieurs reprises, la densité de nids pourrait être une variable biaisée. On se demande, en effet, si une population de nids de taille hétérogène est réductible (sans biais ou avec un biais constant) à une population de nids moyens, et plus précisément, si elle rend compte de l'effectif réel de larves. Il s'agit donc de savoir si ce biais agit sur le résultat de la modélisation mathématique de la dynamique de la population.

Pour répondre à cette question, des centaines de nids ont été collectés. Ils ont été photographiés afin d'estimer leur taille et les larves à l'intérieur ont été dénombrées. Ces données sont encore à l'état brut : nous envisageons de les exploiter prochainement.

2. Dynamique temporelle

Le modèle de Ricker avec retard, prenant éventuellement en compte l'impact des conditions climatiques, décrit relativement bien le cycle de gradation de la processionnaire du pin. Il montre que la population est soumise à des fluctuations numériques d'une période sous-jacente de 6 ans. Nous avons également suggéré une dynamique d'ordre 2 : la génération $G(t)$ est significativement et positivement corrélée à la génération $G(t+1)$ probablement à travers son paramètre de fécondité. Par contre, un niveau de population trop élevé de la génération $G(t-1)$ aurait tendance à diminuer le taux de fécondité de la génération $G(t)$. Nous pouvons nous demander si la réponse de l'arbre hôte ne serait pas à l'origine de ce processus de régulation. En effet, lorsque la densité de population est forte, les ressources peuvent devenir insuffisantes et les réserves accumulées par les insectes au stade de larve sont alors trop faibles pour permettre aux adultes de se développer dans des conditions optimales et d'avoir un taux de fécondité correct (Abgrall 2001). Ce mécanisme est commun à la plupart des insectes défoliateurs qui ne se nourrissent pas au stade adulte. Dans le cas de la processionnaire du pin, nous aurions toutefois besoin de données complémentaires concernant la défoliation de l'arbre hôte afin de valider cette hypothèse.

3. Intérêt du modèle d'expansion

3.1 Modèles couplés : croissance et diffusion

Le modèle présenté dans ce mémoire a la caractéristique de coupler le modèle de croissance développé pour décrire les cycles de pullulation de l'insecte et le modèle de diffusion pour tenir compte des phénomènes de dispersion. Même si très peu d'études montrent l'intégration de ces deux aspects, cette approche peut donner des résultats très intéressants. En effet, dans l'exemple typique de la tordeuse du Mélèze, les pullulations se propagent depuis le sud des Alpes françaises jusqu'aux Alpes autrichiennes. Au-delà de la simple observation, la modélisation a permis d'émettre des hypothèses sur le phénomène ainsi observé. En considérant un système à trois variables (l'insecte, ses parasitoïdes et son arbre

hôte) générant des cycles ainsi qu'un processus de dispersion sous forme d'un modèle gaussien, Johnson *et al.* (2004) ont ainsi démontré que les pullulations se propageaient entre les patches les plus rapprochés. Même si l'interaction avec les ennemis naturels permettait d'expliquer les fluctuations périodiques (voir partie II), le rôle de l'arbre hôte dans la progression de la vague de pullulation a été mis en évidence grâce à ce dernier modèle. Dans le cas de la processionnaire du pin, le modèle montre clairement la progression de pullulations (voir partie IV) depuis les zones de fortes densité en pins. Nous devons vérifier sur le terrain si ce mécanisme se confirme. La détection de fronts progressifs est relativement courante chez les populations développant une dynamique cyclique (Johnson *et al.* 2004). Il est possible de valider de manière complètement indépendante ce déplacement de la population en analysant génétiquement les individus (programme notamment développé à l'INRA d'Orléans).

3.2 Modèles couplés : diffusion et climat

La combinaison du modèle de diffusion et de la contrainte climatique explicative de la capacité d'alimentation des chenilles permet de rendre compte du blocage de la dispersion par une barrière climatique dans le passé. Elle permet également de montrer l'amélioration des conditions permettant une progression quasiment naturelle de la population depuis une dizaine d'années. De plus, le modèle de diffusion présenté dans ce mémoire apporte aussi la possibilité de modéliser la rétraction de la population (par exemple, au cours des hivers les plus froids) et de restreindre la progression. Cette modélisation apporte incontestablement une précision supplémentaire concernant la dynamique d'expansion par rapport aux enveloppes bioclimatiques couramment développées.

4. Degré de confiance du modèle

Même si ce modèle tente de décrire à la fois l'aspect quantitatif du niveau de population et l'aspect qualitatif du phénomène d'expansion, c'est surtout en terme de compréhension du mécanisme qu'il doit être vu.

La précision dans l'estimation des paramètres est naturellement primordiale dans la modélisation. L'erreur commise dans l'estimation de la capacité biotique joue un rôle uniquement à travers un facteur multiplicatif, mais le schéma global de l'expansion reste inchangé. Le paramètre de croissance r , quant à lui, est pris de telle sorte à vérifier la condition de périodicité de 6 ans dans une population sans migration. On peut donc admettre que ces deux paramètres sont fixés et qu'ils renvoient un résultat représentatif de la dynamique temporelle de la population.

Le paramètre de diffusion est très délicat à estimer. Toutefois, l'intervalle dans lequel il se trouve est relativement réduit. Une capacité de vol de moins de 3 km ne permet pas de décrire la rapidité de la progression durant la dernière dizaine d'années alors qu'une capacité de vol de plus de 4 km surestime la vitesse de progression réellement observée.

La plus grande incertitude demeure sur le seuil de tolérance aux conditions climatiques et la sensibilité de la population. Nous avons testé différentes fonctions de survie sans que cela n'ait un impact significativement différent sur le résultat, le point fondamental étant de considérer une contrainte climatique relativement raisonnable.

Nous n'avons pas insisté sur le phénomène de diapause prolongée car le mécanisme est encore mal connu. Mais ce paramètre pourrait être déterminant dans la persistance de la population lors de conditions climatiques défavorables, notamment chez les populations isolées.

Les scénarii climatiques ne reflètent qu'une tendance calculée à partir de diverses hypothèses. On ne pourrait décrire véritablement l'expansion future de la processionnaire du pin ou de tout autre organisme. Nous présentons une estimation moyenne de ce qu'il pourrait arriver dans les prochaines années si aucun autre mécanisme n'interfère. À ce titre, nous soulignons les effets initialement inattendus du réchauffement climatique : une fréquence accrue des canicules pourrait nuire aux populations de la processionnaire dans le cas où elles n'arriveraient pas à adapter leur phénologie suffisamment rapidement. La vague de chaleur qui a déferlé en 2003 sur une partie de la France et de l'Europe a provoqué la chute brutale de la population de la processionnaire du pin. Ces événements climatiques sont trop rares, à l'heure actuelle, pour pouvoir véritablement comprendre leur impact sur la dynamique des populations et les intégrer dans notre modèle. D'ailleurs, il est très délicat de prévoir les mécanismes à modéliser car la possibilité de décalage phénologique n'est pas à exclure. À ce sujet, nous signalons que certaines populations au Portugal ont récemment basculé leur phénologie d'un développement larvaire hivernal à un développement larvaire estival. L'analyse génétique a permis de démontrer qu'elles appartenaient bien à la même espèce et que ces populations d'été se sont différenciées à partir des populations d'hiver locales (Santos 2004).

5. Généralisation à d'autres zones d'expansion

5.1 Généralisation à l'expansion altitudinale

L'extension du modèle de type bioclimatique (partie III, chapitre 3) montre la faiblesse de cette approche pour rendre compte de l'expansion de la processionnaire du pin dans les zones montagneuses. La progression en altitude demande une étude à une échelle bien précise : celle de la vallée. Un modèle de type bioclimatique a été développé sur la base d'un modèle numérique de terrain afin de corriger les conditions climatiques en fonction de l'altitude, de l'exposition et de la pente du terrain (Pennerstorfer *et al.* 2005). Une correction supplémentaire a également été apportée pour prendre en compte l'effet des basses températures (peu fréquentes dans le Bassin Parisien). Pour mener la même approche que dans le cas de l'expansion vers le nord, le modèle de diffusion couplé à la contrainte bioclimatique ainsi corrigée devrait prendre en compte les trois composantes spatiales et éventuellement les vents dominants.

5.2 Généralisation aux pays du sud-est de l'Europe

Les pays d'Europe de l'Est sont loin d'être épargnés par la processionnaire du pin. Jusqu'à présent la population présente en Bulgarie était limitée à une zone de moyenne montagne dans le sud du pays. Le modèle développé dans les Alpes pourrait s'appliquer directement à cette zone pour étudier les capacités d'expansion et de passage de cette barrière. La processionnaire pourrait alors atteindre une plaine relativement vaste et favorable bordant le Danube et la Mer Noire. Il serait donc intéressant de pouvoir coupler le modèle d'expansion vers le nord au modèle d'expansion en altitude.

5.3 Généralisation à l’Afrique du Nord

L’Afrique du Nord couvre l’extrémité méridionale de l’aire de distribution de la processionnaire du pin. Nous avons actuellement très peu d’informations sur l’évolution de cette limite sud face au changement climatique. Deux cas peuvent se présenter : soit la processionnaire se maintient grâce à sa stratégie d’émergence après les périodes les plus chaudes, soit la rétraction de son aire de distribution des zones les plus menacées par le réchauffement climatique. L’adaptation de ce modèle pourrait éventuellement nous aider à répondre à cette question. Le modèle bioclimatique ne serait alors plus basé sur les températures hivernales mais sur les températures estivales et leur impact direct sur la mortalité des individus.

Sur les 35 espèces de papillons européens étudiées par Parmesan *et al.* (1999), la plupart montrait une progression vers le nord de la limite septentrionale de leur aire de distribution. En revanche, la limite sud restait stable dans la plupart des cas. Le comportement de la limite méridionale de leur aire de distribution consécutivement au changement climatique reste donc une question à élucider. Les perspectives ouvertes chez la processionnaire du pin permettent d’envisager une contribution de portée plus large que le modèle étudié.

6. Synthèse comparative

Contrairement à de nombreux exemples d’application, les populations en expansion n’ont pas de point source ou point d’introduction à partir duquel nous pouvons calculer la vitesse radiale d’expansion.

Exemple historique des rats musqués (Skellam 1951) : progression linéaire

Les rats musqués introduits en Europe de l’Est en 1905 sont natifs d’Amérique du Nord. Leur vitesse moyenne de progression s’est avérée linéaire avec le temps même si leur progression montrait un lien étroit avec la topographie et les conditions environnementales (Shigesada et Kawasaki 1997). De même, nous avons vu dans la partie IV que la courbe de progression vers le nord ou le nord-est était devenue quasiment linéaire depuis l’amorce réellement observée de la progression au début des années 1990. La population semble alors libérée totalement de la contrainte climatique. Notre modèle permet donc de décrire parfaitement la transition entre une population en équilibre restreinte à son aire de répartition et une population en expansion sous l’effet d’un changement d’origine anthropique.

Lymantria dispar & diffusion stratifiée

Notons tout d’abord que l’ensemble des études faites au sujet de l’expansion du *Bombyx dispar* en Amérique du Nord repose sur des données de piégeage phéromone. La variable utilisée pour caractériser la densité de population est donc fortement biaisée car représentative uniquement des mâles. Un tel dispositif pour la processionnaire du pin conduirait à l’échec car nous savons que les mâles ont de très grandes capacités de vol (20 à 50 km, estimées grâce au piégeage phéromone, à l’analyse génétique et au manège de vol) alors que les femelles auraient des capacités de vol de l’ordre de 3-4 km d’après nos estimations.

La progression de *Lymantria dispar* suite à son introduction à Boston vers 1868-69 s'est déroulée en trois phases : une progression rapide de 9.45 km/an de 1900 à 1915, une progression faible de 2.82 km/an de 1916 à 1965, suivi d'une progression fulgurante de 20.78 km/an de 1966 à 1990 (Liebhold *et al.* 1992). Le ralentissement de la progression serait probablement dû à une campagne de lutte contre cet insecte abandonnée au début des années 1960. La rapidité de la progression durant la troisième phase pourrait être attribuée soit à la présence de forêts dans la zone d'expansion, soit à l'augmentation des transports accidentels par l'homme.

Sharov *et al.* (1999) ont montré que la population avait progressé en moyenne de 15.8 km/an dans le Michigan entre 1985 et 1994. Mais la vitesse de cette progression est significativement plus élevée lorsque le pourcentage de surface couverte par une forêt susceptible d'être attaquée est élevé. D'autre part, la vitesse de progression diminuerait lorsque les températures minimales du mois de janvier seraient basses. Néanmoins, seules les températures n'auraient aucune incidence sur le phénomène d'expansion.

Nous avons vu dans le cas de la processionnaire du pin, que la forêt n'était pourtant pas propice à une progression rapide de l'insecte. Au contraire l'amplitude de l'hétérogénéité favoriserait la progression et les zones connues pour être plutôt couvertes de terres agricoles et très pauvres en arbres étaient suffisamment clairsemées de pins (principalement sur des terrains privés et le long des axes routiers) pour permettre la progression.

Le transport accidentel d'individus est une hypothèse très sérieuse chez de nombreuses espèces invasives. Même si ce phénomène est exceptionnel chez la processionnaire du pin, le foyer isolé près de Marne-la-Vallée découvert en 2003 n'est pas l'unique cas recensé en Europe. Une introduction au Royaume-Uni a été détectée en 1995 sans que les individus n'aient réussi à s'implanter (Starzewski 1998). Les individus ont vraisemblablement été introduits suite à l'importation d'un pin sylvestre. L'intensification des transports pourrait augmenter les risques de transport accidentel (de l'insecte lui-même, d'arbres infestés ou de terre contenant des chrysalides) et le changement climatique pourrait à l'avenir favoriser la survie de ces populations isolées. On peut donc craindre dans les années à venir une diffusion stratifiée chez la processionnaire du pin de manière similaire à *Lymantria dispar*.

Dispersion & fragmentation de l'habitat

Un modèle de dispersion, appelé MIGRATE, a permis d'étudier les schémas de propagation et les vitesses de progression en milieu hétérogène de plantes, d'oiseaux et de mammifères (Collingham *et al.* 1996). Ce modèle est basé sur la description explicite du mécanisme de migration sous forme d'une puissance négative et tient compte de la répartition de l'habitat sous forme d'une grille. Dans chaque maille est calculé le pourcentage de la surface couverte par l'habitat correspondant. L'application à l'expansion du papillon *Pararge aegeria* (L.) au nord de l'Angleterre et en Écosse montre que sa vitesse de progression est nettement plus faible dans les zones où l'habitat est peu présent (Hill *et al.* 2001). Au contraire, la progression de la processionnaire du pin ne semblerait pas ralentie dans cette circonstance. Différentes stratégies de dispersion pourraient peut-être expliquer ce résultat, mais curieusement c'est l'espèce la plus mobile (*P. aegeria*, distance maximum de dispersion de 20 km) qui serait la plus touchée par la rareté de son habitat.

Distinguer le rôle du climat du rôle de la fragmentation du milieu dans ces phénomènes d'expansion reste relativement complexe. Hill *et al.* (2001) discutent de ce problème et concluent que la fragmentation est la principale explication de la vitesse de progression de *P. aegeria*.

Le modèle développé dans le cadre de cette thèse montre explicitement l'action des deux facteurs. L'amplitude de l'hétérogénéité est la cause principale de la vitesse d'expansion (cela confirme les résultats théoriques énoncés dans la partie II) alors que le changement climatique a probablement permis d'activer le phénomène d'expansion.

Conclusion

Les modèles de diffusion ont permis jusqu'à présent de décrire la propagation d'une espèce nouvellement introduite ou d'une épidémie, mais en aucun cas l'activation de l'expansion face à un compromis entre une contrainte exogène et une pression de dispersion. La prise en compte d'une contrainte dynamique d'origine anthropique dans un processus de diffusion est donc une avancée originale.

Cet exemple d'application couvre la plupart des aspects actuellement développés dans le domaine des invasions biologiques, à savoir : la croissance et la dispersion d'une population, l'hétérogénéité du milieu et l'impact du changement climatique. Il reste néanmoins de nombreuses interactions à prendre en compte et à tester à l'échelle de l'écosystème pour étayer ce travail.

Ces recherches ont des retombées immédiates en terme de gestion intégrée car la modélisation permet de répertorier les zones les plus sensibles à l'invasion et de prévoir des moyens de lutte biologique respectueux de l'environnement (lâcher de parasitoïdes en amont du front, piégeage de masse à la phéromone ou lutte par confusion sexuelle). Ces méthodes ne peuvent plus agir efficacement lorsque les populations sont bien établies. Elles imposent donc de connaître de manière anticipée le phénomène d'expansion. Par ailleurs, les résultats acquis sur le rôle de l'hétérogénéité offrent une possibilité d'action en terme de gestion et d'aménagement du territoire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abgrall JF (2001) Le réseau surveillance Processionnaire du Pin en France 1969-1989. Conception-Historique-Résultats. Cemagref.
- Aronson DG & Weinberger HF (1978) Multidimensional nonlinear diffusions arising in population genetics. *Adv. Math.* 30: 33-76.
- Auclair Allan ND, Fowler G, Hennessey MK, Hogue AT, Keena M, Lance DR, McDowell RM, Oryang DO and Sawyer AJ (2005) Assessment of the Risk of Introduction of *Anaplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) in Municipal Solid Waste from the Quarantine Area of New-York City to Landfills Outside of the Quarantine Area: A Pathway Analysis of the Risk of Spread and Establishment. *J. Econ. Entomol.* 98(1): 47-60
- Ayres MP & Lombardero MJ (2000) Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *The Science of the Total Environment* 262:263-286.
- Battisti A, Stastny M, Buffo E & Larsson S (2005) A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology*, in press.
- Beaumont L & Hughes L (2002) Potential changes in the distributions of latitudinally restricted Australian butterfly species in response to climate change. *Global Change Biology* 8: 954-971.
- Berestycki H, Hamel F and Roques L (2005a) Analysis of the periodically fragmented environment model: I. Influence of periodic heterogeneous environment on species persistence. *J. Math. Biol.* 51(1): 75-113.
- Berestycki H, Hamel F and Roques L (2005b) Analysis of the periodically fragmented environment model: II. Biological invasions and pulsating travelling fronts. *J. Math. Pures Appl.* 84(8): 1101-1146.
- Berryman AA & Turchin P (2001) Identifying the density-dependent structure underlying ecological time series. *Oikos* 92:265-270.
- Bjornstad ON, Peltonen M, Liebhold AM & W Baltensweiler (2002) Waves of Larch Budmoth Outbreaks in the European Alps. *Science* 298:1020-1023.
- Blarer A & Doebeli M (1999) Resonance effects and outbreaks in ecological time series. *Ecology Letters*, 2:167-177.
- Box GEP & Jenkins GM (1976) Time series analysis: forecast and control. Holden Day.
- Brière J-F (1998) Analyse mathématique et numérique d'un modèle spatio-temporel de la dynamique d'un ravageur de la vigne: Lobesia botrana (Eudémis). Thèse. Université Bordeaux I.
- Cantrell RS & Cosner C (1998) On the effects of spatial heterogeneity on the persistence of interacting species. *J. Math. Biol.* 37:103-145.
- Chuine I, Yiou P, Viovy N, Seguin B, Daux V & Le Roy Ladurie E (2004) Grape ripening as a past climate indicator. *Nature* 432:289-290.
- Clark RA, Fox CJ, Viner D and Livermore M (2003) North Sea cod and climate change – modelling the effects of temperature on population dynamics. *Global Change Biology* 9:1669–1680.
- Cloppet E (2002) Impact d'un scénario climatique régionalisé 1960-2100 sur la phénologie et la production primaire de quelques espèces forestières françaises. Rapport de fin d'études n°808. Ecole Nationale de la Météorologie.
- Collingham YC, Hill MO & Huntley B (1996) The migration of sessile organisms : a simulation model with measurable parameters. *J. Vegetation Science* 7: 831-846.
- CTGREF-INRA (1980) La chenille processionnaire du pin. Organisation de la surveillance en forêt à partir de 1980. Note Ministère de l'Agriculture, CTGREF - Division de la

- protection de la nature – Saint Martin d’Hères, INRA, Station de Zoologie Forestière – Avignon.
- Dajos R (1998) Les insectes et la forêt. Éditions TEC & DOC, Paris.
- Démolin G (1969a) Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance écologique. *Annales Scientifiques Forestières*, 1 : 81-102.
- Démolin G (1969b) Bioecología de la procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidencia de los factores climáticos. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 12: 9-24.
- Démolin G & Martin J-C (1990) Réflexions générales sur la diapause et les diapauses renforcées chez la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff.. Exposé au Colloque INRA. Cycles saisonniers chez les invertébrés. Dourdan, février 1990.
- Démolin G, Abgrall J-F & Bouhot-Delduc L (1996) Evolution de l’aire de la processionnaire du pin en France. *Les cahiers du DSF 1-1996* (La Santé des Forêts – 1995) p.26-28
- Deschka G & Dimic N (1986) *Cameraria ohridella* n. Sp. Aus Mazedonien, Jugoslawien (Lepidoptera, Lithocolletidae). *Acta Entomologica Jugoslavia*, 22:11-23.
- Direction Générale de l’Alimentation (2002) La présence de la chrysomèle du maïs en France. Bilan d’activité 2002, p 51.
- DSF Nord-Ouest (2004a) Santé de la forêt en Ile de France et Centre en 2003: quel diagnostic? Fleury-les-Aubrais, 4 p.
- DSF Nord-Ouest (2004b) La Santé des Forêts en 2004 dans l’interrégion Nord-Ouest. Information technique N°47, p 18.
- Dukes JS & Mooney HA (1999) Does global change increase the success of biological invaders ? *TREE* 14:135-139
- European Environment Agency (2004) Impacts of Europe's changing climate. European Environment Agency Report (<http://www.eea.eu.int>).
- Fisher R.A. (1937) The advance of advantageous genes. *Ann. Eugenics* 7:335-369.
- Fréjacques G (2005) Ondes progressives pour des équations de réaction-diffusion périodiques en temps. Thèse de doctorat. Université de Provence Aix-Marseille I.
- Forchhammer MC, Stenseth NC, Post E and Langvatn R (1998) Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proc R Soc Lond B* 265:341-350.
- Forestier R (2004) Développement d’une méthode d’identification de paramètres par analyse inverse couplée avec un modèle éléments finis 3D. École National Supérieur des Mines de Paris.
- Gärtner J & Freidlin M (1979) On the propagation of concentration waves in periodic and random media. *Sov. Math. Dokl.* 20:1282-1286.
- Geri C, Saintonge F-X, De Villebonne D & Goussard F (1996) Observations sur l’évolution récente des populations de Processionnaire du Pin en Sologne. Les Cahiers du DSF 1-1996. *La Santé des Forêts 1995*, p.55-56.
- Gilbert M, , Grégoire J-C, Freise J & Heitland W (2004) Long-distance dispersal and human population density allow the prediction of invasive patterns in the horse-chestnut leafminer *Cameraria ohridella*. *Journal of Animal Ecology*, 73:459-468.
- Gilbert M, Guichard S, Freise J, Grégoire J-C, Heitland W, Straw N, Tilbury C & Augustin S (2005) Forecasting *Cameraria ohridella* invasion dynamics in recently invaded countries: from validation to prediction. *Journal of Applied Ecology*, 42:805-813.
- Goldstein S (1951) On diffusion by discontinuous movements, and on the telegraph equation. *Quart. J. Mech. Appl. Math.* 4 :129-156.
- Goussard F, Saintonge F-X, Geri C, Auger-Rozenberg M-A, Pasquier-Barre F, Rousselet J (1999) - Accroissement des risques de dégâts de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiff. en région Centre, dû au réchauffement climatique

- (Lepidoptera, Thaumetopoeidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 35 : 341-343.
- Guichard S & Augustin S (2002) Acute spread in France of an invasive pest, the horse chestnut leafminer *Camararia ohridella* Deschka & Dimic (lep., Gracillariidae). *Anzeiger für Schädlingskunde* 75:145
- Hengeveld R (1989) Dynamics of Biological Invasions. Chapman and Hall, London
- Hill JK, Collingham YC, Thomas CD, Blakeley DS, Fox R, Moss D & Huntley B (2001) Impacts of landscape structure on butterfly range expansion. *Ecology Letters* 4: 313-321.
- Hodgkin AL and Huxley AF (1952) A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *Journal of Physiology* 117(4): 500-544.
- Huchon H & Démolin G (1970) La bioécologie de la processionnaire du pin. Dispersion potentielle – Dispersion actuelle. *Revue Forestière Française*, N° spécial « La lutte biologique en forêt », 220-234.
- Huchon H & Démolin G (1971) La bioécologie de la processionnaire du pin. Dispersion potentielle. Dispersion actuelle. *Phytoma* 23 (225):11–20.
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already. *Trends in Ecology & Evolution* 15:56-61
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology 22:415-457.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2001) In: Houghton J. T., Ding, Y., Griggs, D. J., Noguer, M., van der Linden, P. J., Dai, X., Maskell, K. & Johnson, C. A. (eds.), Climate Change 2001: The Scientific Basis: Contributions of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K. <http://www.ipcc.ch/>
- Istas J (2000) Introduction aux modélisations mathématiques pour les sciences du vivant. Mathématiques et Applications 34. Springer-Verlag Berlin.
- Johnson DM, Bjornstad ON & Liebhold AM (2004) Landscape geometry and travelling waves in the larch budmoth. *Ecology Letters* 7: 967-974.
- Kaitala V & Ranta E (1998) Travelling wave dynamics and self-organization in a spatio-temporally structured population. *Ecology Letters* 1:186-192.
- Kareiva P & Shigesada N (1983) Analysing insect movement as a correlated random walk. *Oecologia* 56: 234-238.
- Kinesaki N, Kawasaki K, Takasu F and Shigesada N (2003) Modeling biological invasions into periodically fragmented environments. *Theoretical Population Biology* 64:291-302
- Kolmogorov AN, Petrovsky IG and Piskunov NS (1937) Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique, *Bulletin Université d'Etat à Moscou, Série internationale A* 1: 1-26.
- Krige DG (1951) A statistical approach to some basic mine valuation problems on the Witwatersrand. *J of Chem, Metal. and Mining Soc. of South Africa*, 52:119-139.
- Lamy, M. (1990) Contact dermatitis (erucism) produced by processionary caterpillars (*genus Thaumetopoea*). *Journal of Applied Entomology*, 110: 425-437.
- Laurent-Hervouet N (1986) Measurement of radial growth losses in some *Pinus* species caused by two forest defoliators. Part 1: The pine processionary caterpillar in the Mediterranean region. *Annales Sciences Forestieres*, 43: 239-262.
- Liebhold AM, Mastro V & Schaefer PW (1989) Learning from the legacy of Leopold Trouvelot. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 35:20-21.
- Liebhold AM, Halverson J & Elmes G (1992) Gypsy Moth Invasion in North America: A Quantitative Analysis. *J. Biogeography* 19: 513-520.
- Liebhold A, Elkinton J, Williams D, Musika R-M (2000) What causes outbreaks of the gypsy moth in North America? *Popul Ecol* 42:257–266.

- Lomb NR (1976) Least-squares frequency-analysis of unequally spaced data. *Astrophysics and Space Science* 39:447-462.
- Ludwig D, Jones D & Holling C (1978) Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm and forest. *J. Anim. Ecol.* 47:315-332.
- Magal C, Cosner C, Ruan S & Casa J (2005) Spatio-temporal dynamics of a host and a generalist parasitoid. Workshop on Spatial Ecology: The interface between theory and data. Miami (USA), 7-10/01/2005.
- Malphettes C-B (2000) Essai d'évaluation des risques liés à la processionnaire du pin sur le massif de Fontainebleau. Convention 01.40.22/99. Rapport final, p.1-12.
- Matheron G (1963) Principles of Geostatistics. *Economic Geol.*, 58:1246-1268.
- Murray JD (2002) *Mathematical Biology I: An Introduction*. Third edition. Interdisciplinary Applied Mathematics, 17. Springer-Verlag, New York.
- Morton KW & Mayers DF (1994) *Numerical Solution of Partial Differential Equations*. Cambridge University Press.
- Okubo A & Grünbaum D (2000) *Mathematical Treatment of Biological Diffusion*. In: *Diffusion and Ecological Problems. Modern Perspectives*, Okubo A & Levin SA (Eds), Second edition, Interdisciplinary Applied Mathematics, Springer-Verlag New-York.
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H, Huntley B, Kaila L, Kullberg J, Tammaru T, Tennent WJ, Thomas JA & Warren M (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399: 579-583.
- Parmesan C & Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-42.
- Pearson R & Dawson T (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography* 12:361-371.
- Pennerstorfer J, Baier P, Robinet C, Aimi A, Battisti A, Roques A & Schopf A (2005) Modelling the range expansion of the Pine Processionary Moth (*Thaumetopoea pityocampa*) in complex alpine terrain. Poster, final meeting of the European project PROMOTH, Belgodère, France, 23-27 September 2005.
- Percival DB and Walden AT (1993) *Spectral analysis for physical applications*. Cambridge University Press.
- R Development Core Team (2004) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Régnière J & Sharov A (1998) Phenology of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), male flight and the effect of moth dispersal in heterogeneous landscapes, *Int. J. Biometeorol* 41:161-168.
- Régnière J & Sharov A (1999), Simulating temperature-dependant ecological processes at the sub-continental scale: male gypsy moth flight phenology as an example, *Int. J. Biometeorol* 42:146-152.
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421: 57-60.
- Roques L (2004) *Equations de réaction-diffusion non-linéaires et modélisation en écologie*. Thèse. Université Paris 6.
- Roques A *et al.* (2004) Study of the variation in egg parasitism along the expansion zone in the French Alps. Promoth meeting, Lisboa (Portugal), 24-26/09/2004.
- Roques L, Auger-Rozenberg M-A, Chalon A, Boivin S & Roques A (2005) Modelling the spatio-temporal expansion of an exotic seed chalcid, *Megastigmus schimitscheki*, recently introduced in southeastern France. Preprint.

- Roques L (2005) Influence of some biological and environmental traits on species persistence and spreading. Congrès "Mathematical Analysis of Complex Phenomena in Life Sciences", Japon, 27/10/2005.
- Ruohomäki K, Tanhuanpää M, Ayres MP, Kaitaniemi P, Tammaru T, Haukioja E (2000) Causes of cyclicity of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera, Geometridae): grandiose theory and tedious practice. *Popul Ecol* 42:211–223.
- Santos H (2004) Genetic characterization of a Portuguese population of pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*, Den. & Schiff.) (Lepidoptera, Thaumetopoeidae) with distinct biological cycle. Thèse. Université de Lisbonne (Portugal).
- Sefrova H & Lastuvka Z (2001) Dispersal of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimiè, 1986, in Europe: its course, ways and causes (Lepidoptera: Gracillariidae). *Entomologische Zeitschrift, Stuttgart*, 111:194-198.
- Sharov A & Colbert JJ (1996) A model for testing hypotheses of gypsy moth, *Lymantria dispar* L., population dynamics, *Ecological Modelling* 84:31-51.
- Sharov A & Liebhold AM (1998) Model of slowing the spread of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) with a barrier zone, *Ecological Applications*, 8(4), 1170-1179.
- Sharov AA, Pijanowski BC, Liebhold AM & Gage SH (1999) What affects the rate of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) spread: winter temperature or forest susceptibility? *Agricultural and Forest Entomology* 1:37-45.
- Sherratt TN, Lambin X, Petty SJ, Mackinnon JL, Coles CF & Thomas CJ (2000) Use of coupled oscillator models to understand synchrony and travelling waves in populations of the field vole *Microtus agrestis* in northern England. *J Appl Ecol* 37:148-158.
- Sherratt JA, Lambin X, Thomas CJ and Sherratt TN (2002) Generation of periodic waves by landscape features in cyclic predator-prey systems. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269:327-334.
- Shigesada N, Kawasaki K and Teramoto E (1986) Traveling periodic waves in heterogeneous environments. *Theor. Population Biol.* 30:143-160.
- Shigesada N, Kawasaki K and Takeda Y (1995) Modeling stratified diffusion in biological invasions. *American Naturalist* 146:229-251.
- Shigesada N & Kawasaki K (1997) Biological Invasions: Theory and Practice, in: Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford.
- Skellam JG (1951) Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38:196-218.
- Starzewski JC (1998) Caterpillars of the Pine Processionary Moth *Thaumetopoea pityocampa* ([Denis & Schiffmüller], 1775) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) overwintering in Britain on imported *Pinus sylvestris* L.
- Stenseth NC, Falck W, Chan K-S, Bjornstad ON, O'Donoghue M, Tong H, Boonstra R, Boutin S, Brebs C and Yoccoz NG (1998) From patterns to processes: Phase and density dependencies in the Canadian lynx cycle. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95:15430-15435.
- Takens F (1981) Detecting strange attractors in turbulence. P366-381. In: Rand DA & Young LS, editors. *Dynamical systems and turbulence*. Springer-Verlag, New-York, USA.
- Tong H (1990) *Non-linear time series: a dynamical system approach*. Clarendon, Oxford.
- Turchin P (1990) Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature* 344:660-663.
- Turchin P & Taylor AD (1992) Complex dynamics in ecological time series. *Ecology* 73:289-305.
- Turchin P (1998) *Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Turchin P (2003) *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press.

- Turchin P, Wood SN, Ellner SP, Kendall BE, Murdoch WW, Fischlin A, Casas J, McCauley E & Briggs CJ (2003) Dynamical effects of plant quality and parasitism on population cycles of larch budmoth. *Ecology* 84:1207-1214.
- Turing A (1952) The Chemical Basis of Morphogenesis. First published in Philosophical Transactions of the Royal Society, London.
- Watson RT, Zinyowera M, Moss RH (1998) The regional impacts of climate change, an assessment of vulnerability. A special report of IPCC working group 2. Cambridge University Press.
- Weinberger H (2002) On spreading speed and travelling waves for growth and migration models in a periodic habitat. *J. Math. Biol.* 45: 511-548.
- Williams D & Liebhold A (2000) Spatial scale and the detection of density dependence in spruce budworm outbreaks in eastern North America. *Oecologia* 124:544-552.
- Zel'dovich YB & Franck-Kamenetsky DA (1938) Towards the theory of uniformly propagating flames, Doklady AN SSSR 19: 693-697.

Modélisation mathématique des phénomènes d'invasion en écologie : exemple de la chenille processionnaire du pin

Résumé : Ce mémoire présente la modélisation mathématique de la dynamique spatio-temporelle d'une population sous influence du changement climatique. Différentes approches sont réunies ici pour étudier la progression vers le nord d'un insecte défoliateur : la chenille processionnaire du pin. Le modèle de Ricker avec retard montre que le cycle de pullulation de l'insecte a une période de 6 ans. La dynamique de l'expansion dans le Bassin-Parisien est décrite par ce modèle de croissance couplé à une contrainte climatique et à un modèle de diffusion prenant en compte la répartition des pins. Nous montrons que le réchauffement climatique est véritablement à l'origine de cette expansion, même si l'hétérogénéité du milieu joue un rôle fondamental dans la vitesse de progression, et nous présentons un scénario d'expansion possible pour les prochaines années.

Mots-clés : changement climatique, dynamique spatio-temporelle, enveloppe bioclimatique, expansion de l'aire de distribution, modèle de réaction-diffusion, modèle de Ricker avec retard, population, *Thaumetopoea pityocampa*

Mathematical modelling of invasion processes in ecology: the pine processionary moth as a case study

Abstract : This thesis reports a mathematical modelling of a spatio-temporal dynamic of a population responding to climate change. Several approaches are gathered to study the northward expansion of a defoliator insect, the pine processionary moth. The delayed Ricker model proves that the outbreak cycle is 6-year periodic. The expansion dynamics in the Paris-Basin is described by this model coupled to a climatic constraint and a diffusion model which takes into account the pines distribution. We show that the climate change is really involved in the process of expansion even if the heterogeneity of the environment is a key factor of the speed of propagation, and we finally suggest an expansion scenario for the next years.

Key-words: bioclimatic envelope, climate change, delayed Ricker model, expansion of the range distribution area, population, reaction-diffusion model, spatio-temporal dynamics, *Thaumetopoea pityocampa*

École des Hautes Études en Sciences Sociales
54 boulevard Raspail
75006 Paris
Tél. : + 33(0)1 49 54 25 25
www.ehess.fr

Institut National de la Recherche Agronomique
Centre d'Orléans – Unité de Zoologie Forestière
Avenue de la Pomme de Pin • BP 20619 Ardon
45166 Olivet Cedex
Tél : + 33(0)2 38 41 78 00
www.orleans.inra.fr