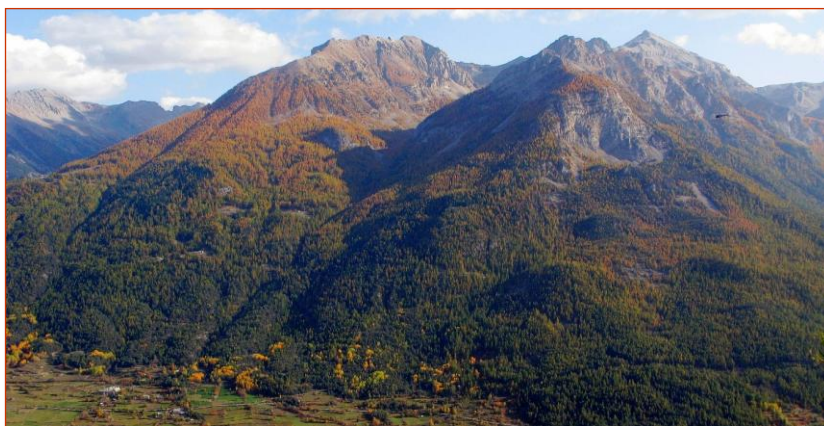


**de pullulation de la tordeuse du mélèze le long d'un gradient
altitudinal par une approche microdensitométrique,
conséquences sur la formation du bois**

Master 2 Ecosystèmes Terrestres

Nathalie Mayeur



Encadrement : Philippe Rozenberg

INRA d'Orléans, Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières, Avenue de la Pomme de Pin, BP 20619 ARDON, 45166 Ardon, France

Les arbres sont influencés par les variations interannuelles du climat, cela est lisible rétrospectivement dans les profils microdensitométriques. L'étage du mélèze (*Larix decidua* Mill.) s'étale sur une amplitude de 1000 m. Sa croissance, en particulier radiale, est fortement liée à la température. D'autres facteurs interviennent temporellement sur la croissance comme l'âge cambial, la compétition entre arbres; des facteurs externes abiotiques dont le climat (le plus important), et biotiques en particulier avec les insectes défoliateurs. Pour étudier l'impact du climat, il faut donc examiner les autres facteurs et ajuster de leurs effets. Le mélèze a la particularité de subir des pullulations de la part du *Zeiraphera diniana* Gn. Les pullulations ont pour effet principal une baisse de la croissance radiale de plus de 50%. Et elles surviennent de façon régulière tous les neuf ans depuis 1000 ans.

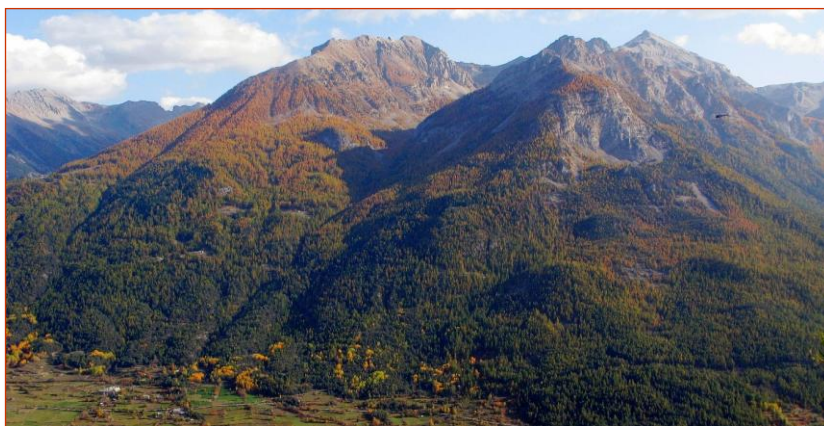
Des données entomologiques et microdensitométriques obtenues sur le site des Combes (Briançonnais), permettent d'étendre l'étude à un versant où le mélèze s'étage entre 1350 et 2300 m d'altitude, site étudié par l'INRA d'Orléans dans le cadre de l'étude sur l'impact du changement climatique. La relation arbre/insecte est établie pour prédire les dates de pullulations. Sur cette base, un indice insecte est ainsi créé pour les années 1962-1963, 1972-1973, 1979-1980, 1996-1997 et 2006-2007. Il est combiné aux autres facteurs pour améliorer la relation croissance/climat.

Mélèze, *Larix decidua*, *Zeiraphera diniana* Gn., pullulations, croissance radiale

**de pullulation de la tordeuse du mélèze le long d'un gradient
altitudinal par une approche microdensitométrique,
conséquences sur la formation du bois**

Master 2 Ecosystèmes Terrestres

Nathalie Mayeur



Encadrement : Philippe Rozenberg

INRA d'Orléans, Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières, Avenue de la Pomme de Pin, BP 20619 ARDON, 45166 Ardon, France

Les arbres sont influencés par les variations interannuelles du climat, cela est lisible rétrospectivement dans les profils microdensitométriques. L'étage du mélèze (*Larix decidua* Mill.) s'étale sur une amplitude de 1000 m. Sa croissance, en particulier radiale, est fortement liée à la température. D'autres facteurs interviennent temporellement sur la croissance comme l'âge cambial, la compétition entre arbres; des facteurs externes abiotiques dont le climat (le plus important), et biotiques en particulier avec les insectes défoliateurs. Pour étudier l'impact du climat, il faut donc examiner les autres facteurs et ajuster de leurs effets. Le mélèze a la particularité de subir des pullulations de la part du *Zeiraphera diniana* Gn. Les pullulations ont pour effet principal une baisse de la croissance radiale de plus de 50%. Et elles surviennent de façon régulière tous les neuf ans depuis 1000 ans.

Des données entomologiques et microdensitométriques obtenues sur le site des Combes (Briançonnais), permettent d'étendre l'étude à un versant où le mélèze s'étage entre 1350 et 2300 m d'altitude, site étudié par l'INRA d'Orléans dans le cadre de l'étude sur l'impact du changement climatique. La relation arbre/insecte est établie pour prédire les dates de pullulations. Sur cette base, un indice insecte est ainsi créé pour les années 1962-1963, 1972-1973, 1979-1980, 1996-1997 et 2006-2007. Il est combiné aux autres facteurs pour améliorer la relation croissance/climat.

Mélèze, *Larix decidua*, *Zeiraphera diniana* Gn., pullulations, croissance radiale

Trees are affected by inter annual climate variations; it is retrospectively legible on microdensitometric profiles. Larch (*Larix decidua* Mill.) has 1000 m amplitude. Its radial growth is strongly linked to the temperature. Other factors temporally interact: an internal factor as cambial age ; abiotic external factors as climate (the most important), biotic as intra specific competition, and inter specific as defoliator insects. To study climate impact, other factors must be examined and adjust their effects. Larch is particular by its ability to be subjected to outbreak from *Zeiraphera diniana* Gn. LBM outbreaks are responsible of a drop of more than 50% growth. It happens regularly every nine years for 1000 years.

Entomological and microdensitometric data obtain in Les Combes (Briançonnais) allow us to extend the study to a mountainside which larch is extended from 1350 and 2300 m above sea level, locality studied by INRA Orléans in a study about global warming impact. Tree/insect relationship is established to predict outbreak dates. On this basis, an insect rating is created for years 1962-1963, 1972-1973, 1979-1980, 1996-1997 and 2006-2007. It is combined to others factors to significantly upgrade the growing/climate relationship.

Larch, *Larix decidua*, *Zeiraphera diniana* Gn., outbreak, ring growth

I Introduction

Les arbres forestiers sont très influencés par les variations du climat. Le fonctionnement du cambium et les processus physiologiques associés dépendent beaucoup de la température et de la disponibilité en eau qui elle-même provient principalement des précipitations (Carrer and Urbinati 2006). En résulte la croissance radiale, qui s'effectue par la formation périodique de bois sous forme d'un nouveau cerne annuel à chaque saison de végétation (Plomion et al. 2001). Les caractéristiques des cernes varient donc entre années et la trace de ces changements est directement lisible dans les profils microdensitométriques (Mothe et al. 1998). La variabilité phénotypique correspondante peut s'observer selon un axe spatial (variation entre individus, entre populations, entre sites...) ou rétrospectivement selon un axe temporel (variation au cours de la vie des individus, au fil des générations...).

Le mélèze est une espèce naturelle des Alpes, avec une amplitude de distribution en altitude de l'ordre de 1000 m. Moser et al. (2010) a montré des relations entre la température de l'air et la date de début de la saison de végétation du mélèze, ainsi qu'avec les dates de commencement et de fin de la xylogénèse. La formation des cernes commence vers mi-mai et se poursuit jusqu'à fin octobre (Moser et al. 2010). Selon (Carrer 2011), la croissance des mélèzes dans les Alpes dépend principalement de la température.

L'UR 0588 AGPF a développé depuis 2007 un projet de recherche concernant l'adaptation du mélèze dans son aire naturelle. L'équipe concernée s'intéresse au potentiel d'adaptation du mélèze aux variations climatiques et en particulier au changement climatique et à sa composante la plus évidente, le réchauffement climatique. Un modèle pertinent permettant d'étudier l'effet des variations spatiales de températures sur une courte distance est le gradient bioclimatique altitudinal. Dans le cadre de ce projet, un dispositif expérimental a été installé le long d'un gradient altitudinal de 1000 m de dénivelé à proximité de Briançon, dans les Alpes françaises. Quatre placettes comportant chacune 200 mélèzes ont été installées. Ces arbres ont été carottés et on a obtenu les profils microdensitométriques correspondant. Ces profils microdensitométriques permettent d'apprécier rétrospectivement les caractéristiques (largeur, densité) des cernes formés au cours de la vie de ces arbres. Un des objectifs du projet est d'expliquer les caractéristiques de ces cernes à l'aide d'un certain nombre de facteurs internes ou externes conditionnant la croissance radiale.

Le principal facteur interne est l'âge cambial (Antonova and Stasova 1997). Les facteurs externes, ou environnementaux, sont abiotiques (par exemple le climat) et biotiques (telle que la compétition). Le climat est considéré comme le facteur ayant l'influence la plus importante sur la formation du bois (Peng et al. 2008). La compétition peut être intraspécifique (entre individus de la même espèce) ou interspécifique (avec d'autres organismes). L'insecte défoliateur *Zeiraphera diniana* Gn. est un facteur important de la croissance du mélèze (Rolland et al. 2001). L'objectif de ce travail est d'étudier particulièrement les défoliations provoquées par *Zeiraphera diniana* et leur effet sur la formation du bois, afin de les séparer des effets des autres facteurs et notamment des effets climatiques.

L'hypothèse sur laquelle repose ce travail est que l'on met mieux en évidence les effets du climat si on tient compte de l'effet des défoliations provoquées par *Zeiraphera diniana* Gn.

Zeiraphera diniana est un insecte avec un cycle de huit à neuf années se développant entre 1700 et 2000 m (Esper et al. 2007a). Le cycle biologique de la tordeuse du mélèze est connu (Delamaire et al. 2010). En fin de saison, la femelle dépose ses œufs dans les fentes de l'écorce et sous les lichens pour passer la mauvaise saison. Au printemps suivant, les larves atteignent les extrémités des rameaux et y tissent des fils de soie. C'est le dernier stade larvaire L5 qui est responsable de défoliations majeures du mélèze au mois de juin. Lorsque leur développement est terminé, les larves se laissent tomber au sol pour commencer leur nymphose. Après quelques semaines, les arbres reconstituent un nouveau feuillage en puisant dans leurs réserves. Les défoliations lors des pullulations ne sont pas responsables de la mort des arbres, mais d'une baisse remarquable de la croissance radiale (Nola et al. 2006).

Les conséquences sur le feuillage perdurent les années suivantes, avec des aiguilles plus courtes, plus dures, et en plus faible quantité. L'arrêt d'une pullulation est dû à plusieurs raisons. La qualité de la nourriture et la désynchronisation physiologique de l'arbre avec la tordeuse provoquent la mort des chenilles et une baisse du taux de fécondité des femelles, parallèlement à un pic dans les deux ans des populations de parasitoïdes du défoliateur (Roques and Goussard 1982).

Les pullulations sont progressives, avec la présence de deux morphes majoritaires (Baltensweiler et al. 2008). La première année, les insectes s'attaquent localement à des arbres sur des versants exposés au soleil. Les larves appartiennent en majorité au morphe blanc comme lors de la phase de latence. Ils attaquent principalement le mélèze, mais s'étendent aussi à d'autres hôtes comme *Pinus cembra*, *Pinus contorta* et *Picea abies*. Lors de la seconde année apparaissent les pullulations massives. Cette fois-ci, le morphe sombre est en majorité et présent uniquement sur *Larix decidua*. Mill. La pullulation est en phase de déclin vers la troisième année, quelques mélèzes situés à l'ombre sont encore affectés. Lors de la troisième et quatrième année il y a un taux maximum de parasitisme. La synchronie des cycles est validée à l'échelle locale d'une vallée (Peltonen et al. 2002).

Depuis 1000 ans, les pullulations sont régulières (Esper et al. 2007a). Cependant, depuis les années 1980, ces pullulations ont des défauts dans leur cyclicité (Dormont et al. 2006, Kress et al. 2009). Cela pourrait être dû au changement climatique, qui empêcherait la synchronie entre l'hôte et la tordeuse (Esper et al. 2007a).

Les pullulations commencent au mois de juin et ont donc un effet sur le cerne en cours de fabrication. Selon la date exacte de la pullulation et l'état d'avancement de la fabrication du cerne lors de la saison de végétation considérée, à l'altitude considérée, la défoliation peut donc affecter soit plutôt le bois initial soit plutôt le bois final. Mais la trace des défoliations se confond plus ou moins avec l'effet des autres facteurs affectant la formation du bois.

Nous disposons d'un site témoin d'observations permettant de mettre en évidence la relation entre défoliations et caractéristiques des cernes : les variations interannuelles de quantités d'insectes ont été mesurées sur un site situé à courte distance (environ six km à vol d'oiseau) du gradient altitudinal, les Combes. Ces observations ont été relevées entre les années 1960 et 2011 par l'UR Zoologie Forestière de l'INRA Orléans (A. Roques). Sur les mêmes arbres, nous avons obtenu des profils microdensitométriques.

L'objectif de cette étude est dans un premier temps d'établir sur le site des Combes la relation entre la quantité d'insectes présents chaque année et les caractéristiques des cernes fabriqués ces mêmes années et ainsi que les années suivantes. Puis ce modèle sera utilisé sur

les mélèzes du gradient altitudinal pour prédire les dates de pullulations à partir des seules données microdensitométriques. Enfin l'information concernant les dates de défoliations prédites sur le gradient altitudinal sera introduite dans un modèle ayant pour objectif d'expliquer les variations interannuelles de la formation du bois à l'aide de variables climatiques. Si notre hypothèse est vérifiée, alors le modèle climatique d'explication de la formation du bois, devrait être significativement amélioré.

II Matériels et méthodes

1) Matériel

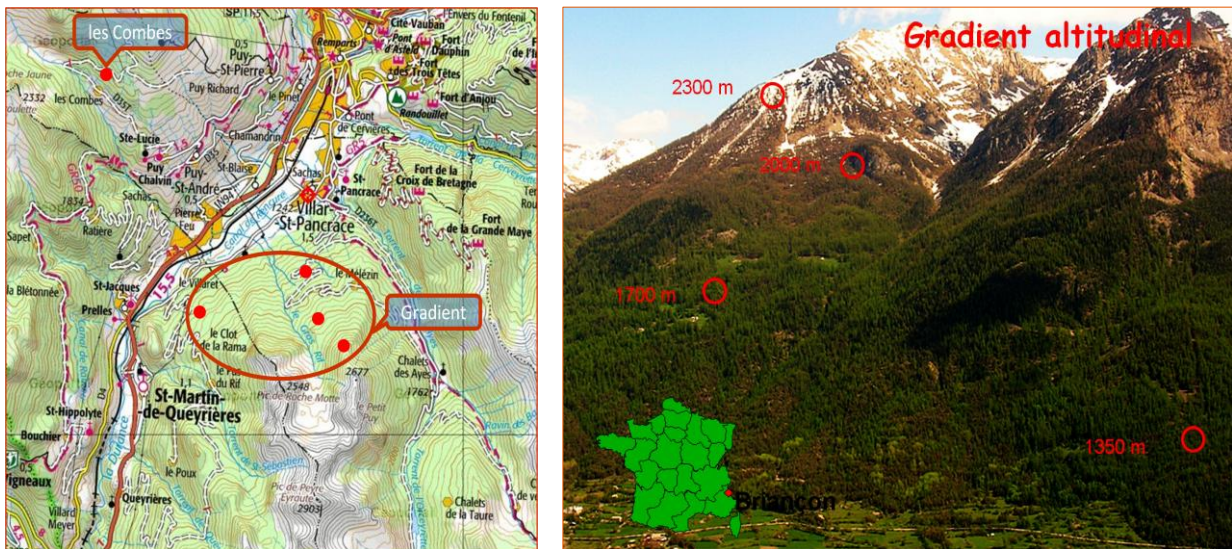


Figure 1 (IGN) et photographie 1 (P. Rozenberg) : situation des Combes et du gradient

Le site d'étude

Quatre peuplements de mélèze d'Europe correspondant à quatre niveaux altitudinaux (1350, 1700, 2000 et 2300 m (photographie 1) sur versant nord ont été choisies sur un gradient altitudinal situé dans la forêt communale de Villard-Saint-Pancrace, près de Briançon. Ce mélèzin est géré par l'ONF (Office National des Forêts). Pour chaque population (altitude), 200 arbres sains ont été répertoriés à partir d'un arbre central.

Par ailleurs, dix arbres ayant servi à la quantification des chenilles par l'UR ZF de l'INRA Orléans (nombre de chenilles par kilogramme de rameau) ont été carottés sur le versant faisant face au gradient, sur le lieu-dit Les Combes, situé à 1850 m.

Carottage



Photographies 2 à 4 (P. Rozenberg) : Utilisation de la tarière de Pressler (2), numérotation des carottes et placement dans les boîtes de récolte (3), scie-fraise à lame jumelles (4).

Le carottage a été effectué avec une tarière de Pressler de 5 mm de diamètre (Photographie 2 à 4), à 1,30 m de hauteur, en visant le cœur de l'arbre. Les carottes ont été identifiées, puis placées dans une boîte de récolte en polycarbonate. Au laboratoire, elles ont été séchées pendant deux à quatre mois jusqu'à obtention d'une humidité stable de 12%. Elles ont été sciées avec une scie-fraise à lames jumelles afin d'obtenir des planchettes de bois d'épaisseur uniforme de 2 mm (Millier et al. 2006), puis analysées selon la méthode de microdensitométrie (voir ci-dessous).

Données Climatiques

Les données climatiques de 1964 à 2005 ont été obtenues par l'Unité de Service Agroclim de l'INRA d'Avignon sur la station Météo-France de Briançon à 1324 m, située à huit kilomètres du dispositif expérimental. Ces données comportent les températures minimum et maximum, et les précipitations journalières.

Nombre de cernes étudiées et période utilisée

Pour visualiser au moins trois pullulations fortes et claires avant 1980 (1962-1963, 1972-1973 et 1979-1980), nous avons réalisé une première analyse en considérant les 51 dernières années : 1957 à 2007. Cette période d'observation a été ensuite raccourcie dans l'étude de la relation croissance – climat aux 41 dernières années (1967-2007) de manière à disposer du plus grand nombre d'individus pour lesquels ces données microdensitométriques étaient disponibles. De plus, les données climatiques dont nous disposons s'étendent seulement de 1964 à 2005.

2) Méthodes

Microdensitométrie

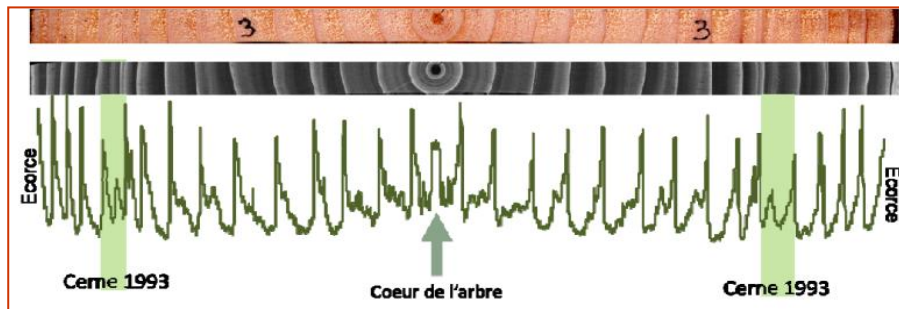


Figure 2 : Illustration des données prélevées à partir de la carotte de bois de mélèze (a), radiographie de la planchette de bois issue de la carotte (b), et profil de densité de la carotte (c).

Les carottes ont été radiographiées aux rayons X. La méthode de microdensitométrie s'appuie sur l'absorption différentielle du rayonnement X en fonction des variations locales de densité le long d'un échantillon de bois. Sur les radiographies, les variations de niveau de gris correspondent aux les variations de densité du bois sur l'échantillon (Mothe et al. 1998).

La radio obtenue est scannée avec une résolution de 3600 pixel par pouce, huit bits par pixel. L'image obtenue est ensuite traitée à l'aide du logiciel Windendro, Regent Instrument Inc (Mothe et al. 1998), qui permet la délimitation et datation des cerne.

Logiciel de traitement de données R

Les fichiers d'enregistrement sont récupérés et traités sous le logiciel R (R Development Core Team 2008) avec plusieurs objectifs.

Une première étape consiste à vérifier le travail effectué sous le logiciel Windendro. Deux fonctions permettent de valider la limite de chaque cerne, et de définir les variables intracernes (Figure 3) : Largeur de cerne (La), Largeur du bois initial ou de printemps (Li), Largeur du bois final ou d'été (Lf), Densité du cerne (Do), Densité minimum (Mi), Densité Maximum (Ma), Densité du bois initial (Di), Densité du bois final (Df). Certaines variables du bois sont apparues fortement corrélées deux à deux : Df et Ma d'une part et Di et Mi d'autre part, ce qui permet de réduire le nombre de variables à étudier.

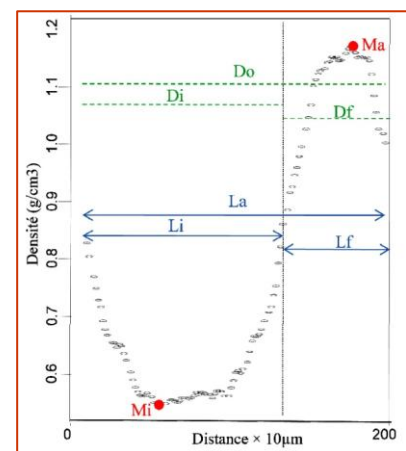


Figure 3 : Variables intracernes

Analyse des données

Afin d'ajuster les variables du bois à la présence de pullulations et leurs effets, nous avons utilisé la méthodologie de Büntgen et al. (2008).

Ils ont étudié plus de 5000 séries temporelles pour 70 mélèzes et 73 épicéas non hôte du *Zeiraphera diniana* Gn. sur l'arc Alpin. Les méthodologies qu'utilise Büntgen sont appliquées en deux temps : au niveau individuel et pour les populations.

Les variables du bois sont ajustées des effets à long terme. Ces variables basse-fréquence sont les effets de l'âge cambial principalement, mais aussi le réchauffement climatique et l'effet aubier (pour les densités). L'ajustement conserve 50 % des variations d'une longueur d'onde de 20 ans (Figure 4). Cet ajustement se justifie par le fait que les variations liées aux pullulations sont nécessairement des variations haute-fréquence. Chaque série temporelle est centrée et réduite.

L'une des méthodes de Büntgen utilise une fenêtre mobile de 15 ans. Celle-ci est utilisée pour identifier les fortes baisses de la largeur de cerne de l'année, de la largeur du bois initial, et de la densité du bois final, supposées associées à la présence de pullulations de l'insecte. L'année centrale de la fenêtre est notée comme minimum de croissance si elle a la plus petite valeur comparée aux sept années précédentes et aux sept années suivantes. Pour chaque année, le pourcentage de mélèzes avec une valeur extrême pour la variable étudiée, considérés comme affectés par une attaque d'insecte, est relevé. Les années avec plus de 25 % des individus avec un minimum local sont considérées comme années de pullulation.

Notre première étape consiste à établir une correspondance entre le taux de chenille par kilogramme de rameau (données zoologiques : A. Roques) et les variations de chaque variable du cerne sur le site témoin des Combes. Ce sont les mêmes arbres qui subissent les pullulations par rapport à ceux dont on étudie le profil. Les variables du bois ayant une forte réaction lorsque le taux de chenilles est important sont sélectionnées. Puis, on applique le même raisonnement face au comportement des variables au gradient.

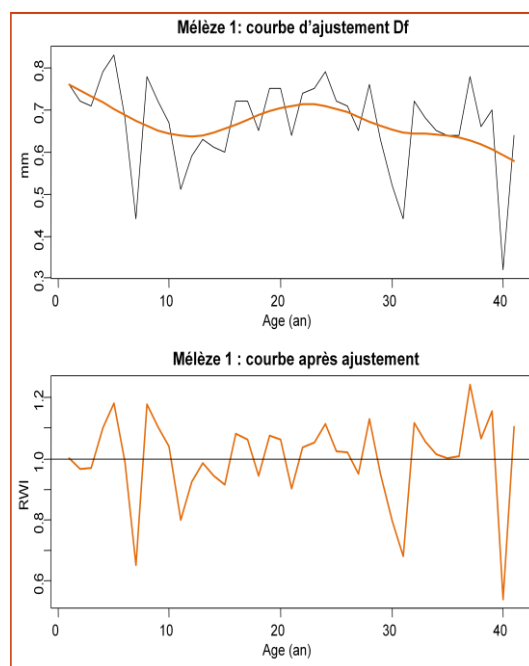


Figure 4 : Ajustement des effets à long terme particulièrement l'âge cambial

Dans une deuxième étape, nous utilisons la méthode de Büntgen afin de déterminer individuellement les années de pullulation avec les variables sélectionnées dans un premier temps sur les Combes, puis sur le gradient.

Grâce à ces deux étapes, nous déterminons des années de pullulations pour chaque arbre, à chaque altitude. On crée alors un indice insecte binaire. La méthode Büntgen est toutefois légèrement modifiée lors de la création de l'indice insecte pour avoir les pullulations sur 51 ans. En effet les pas de temps empêchent la détection des pics de pullulation sur une demi-fenêtre de lecture. Pour chaque arbre on utilise donc une fenêtre de 11 ans de 1957 à 2002, puis une fenêtre de sept ans de 2003 à 2007.

L'indice insecte est créé avec une série de « 0 » en phase de latence, et de « 1 » pour les seuls arbres ayant été détectés comme attaqués.

L'indice insecte est vérifié en comparant les variables de cernes avec un indice climatique annuel qui fait intervenir la température des périodes maximisant la corrélation variable de cerne / température (communication personnelle M. Nardin : tableau 1).

Moyenne des températures	Largeur de cernes (LA)	Densité du bois final (Df)
1350 m	21 avril – 21 mai	15 février – 22 mars
1700 m	21 avril – 5 juin	Mai
2000 m	15 juin – 4 août	15 juin – 29 août
2300 m	15 juin – 4 août	30 juin – 29 août

Tableau 1 : Période permettant de maximiser la corrélation entre les variables du bois et la température moyenne.

Cette méthode est complétée par des analyses statistiques de type ANOVA (Analyse de variance). Chaque analyse de variance (ANOVA) est vérifiée selon ses quatre postulats : les erreurs ont une espérance nulle, les erreurs ont toutes la même variance, les erreurs sont indépendantes ou deux à deux corrélées et les erreurs suivent une loi normale.

Pour chaque cerne plusieurs variables non ajustées des effets à long terme sont isolées : deux variables quantitatives, Age Cambial (AC), Indice climatique (IC) et deux variables qualitatives : niveaux altitudinaux du gradient (P) et Indice insecte (Ins).

Le climat est notre facteur d'étude principal. On regarde dans un premier temps s'il a un impact sur les variables du bois que nous observons (Equation (1)) :

$$(1) V_{km} = \mu + IC_k + \varepsilon_{km}$$

où V_{km} est la variable observée sur l'individu ou le cerne m , μ est la moyenne de la variable observée, IC_k est l'effet fixe du $k^{\text{ème}}$ indice climatique, ε_{km} est l'erreur aléatoire. Si le

test montre des effets significatifs, cela veut dire que le paramètre climatique étudié a un impact sur la variable observée.

Ensuite divers modèles sont étudiés et comparés pour tester l'impact de l'âge cambial, des pullulations d'insectes, de l'altitude et du climat sur les variables du bois.

Notre travail sur l'insecte peut être utilisé pour isoler les effets de ce facteur et voir si la corrélation entre le paramètre climatique étudié et la variable est améliorée, c'est le but du stage. On regarde dans un premier temps l'effet de l'indice insecte seul sur les variables du bois.

$$(1b) V_{lm} = \mu + Ins_l + \varepsilon_{lm}$$

Si le test montre des effets significatifs, cela veut dire que la présence de pullulations a un impact sur la variable observée.

L'indice insecte est testé en interaction avec le paramètre climatique étudié (Equation (2)) :

$$(2) V_{klm} = \mu + Ins_l + IC_k + (Ins_l \times IC_k) + \varepsilon_{klm}$$

En l'absence d'un effet significatif des interactions des insectes et de l'indice climatique, on pourra séparer l'effet l'insecte de l'effet de l'indice climatique pour expliquer la variable du bois. On teste si l'effet insecte améliore le modèle de départ (Equation (2) comparée à l'équation (1)).

Pour aller plus loin, on utilise l'indice insecte avec d'autres facteurs.

On peut dans un premier temps voir si l'âge cambial a un effet sur les variables du bois.

$$(1c) V_{im} = \mu + AC_i + \varepsilon_{im}$$

Si le test montre des effets significatifs, cela veut dire que le l'âge cambial a un impact sur la variable observée.

L'âge cambial est testé en interaction avec le paramètre climatique étudié :

$$(2b) V_{iklm} = \mu + AC_i + IC_k + (AC_i \times IC_k) + \varepsilon_{iklm}$$

En l'absence d'un effet significatif des interactions de l'âge cambial et de l'indice climatique, on pourra séparer l'effet l'âge cambial de l'effet du paramètre climatique étudié pour expliquer la variable du bois. En fonction de l'âge de l'arbre, l'indice climatique étudié pourrait avoir un impact plus ou moins fort sur la variable du bois.

On teste ensuite successivement les effets de l'âge cambial, de l'indice insecte et du paramètre climatique étudié sur la variable du bois observée. Pour commencer, on teste une autre interaction :

$$(2c) V_{iml} = \mu + AC_i + Ins_l + (AC_i \times Ins_l) + \varepsilon_{iml}$$

En l'absence d'un effet significatif des interactions des insectes et de l'indice climatique, on pourra séparer l'effet l'âge cambial de l'effet des pullulations pour visualiser la variable du bois.

On ajoute donc le facteur de l'âge cambial (Equation (3)) :

$$(3) V_{iklm} = \mu + AC_i + Ins_l + IC_k + (AC_i \times Ins_l) + (AC_i \times IC_k) + (Ins_l \times IC_k) + \varepsilon_{iklm}$$

En l'absence d'un effet significatif des interactions des insectes et de l'indice climatique, on pourra séparer l'effet l'âge cambial de l'effet des pullulations et de l'effet du paramètre climatique étudié pour visualiser la variable du bois observée. On teste si l'effet de l'âge cambial améliore le modèle avec l'insecte (Equation (3) comparée à l'équation (2)).

L'effet du paramètre climatique étudié est différent à chaque altitude. Dans un deuxième temps, on peut voir si l'altitude a un effet sur les variables du bois.

$$(1c) V_{jm} = \mu + Alt_j + \varepsilon_{jm}$$

Si le test montre des effets significatifs, cela veut dire que le l'altitude a un impact sur la variable observée. L'altitude est testée en interaction avec l'indice climatique :

$$(2d) V_{jkm} = \mu + Alt_j + IC_k + (Alt_j \times IC_k) + \varepsilon_{jkm}$$

En l'absence d'un effet significatif des interactions des insectes et du paramètre climatique, on pourra séparer l'effet l'altitude de l'effet du paramètre climatique étudié pour expliquer la variable du bois. L'altitude est testée en interaction avec l'indice insecte :

$$(2e) V_{jlm} = \mu + Alt_j + Ins_l + (Alt_j \times Ins_l) + \varepsilon_{jlm}$$

En l'absence d'un effet significatif des interactions des insectes et de l'indice climatique, on pourra séparer l'effet l'altitude de l'effet des pullulations pour visualiser la variable du bois. L'altitude est testée en interaction avec l'âge cambial :

$$(2f) V_{jim} = \mu + Alt_j + AC_i + (Alt_j \times AC_i) + \varepsilon_{jim}$$

En l'absence d'un effet significatif des interactions des insectes et du paramètre climatique, on pourra séparer l'effet l'altitude de l'âge cambial pour visualiser la variable du bois.

On ajoute donc le facteur de l'altitude (Equation (4)) :

$$(4) V_{ijklm} = \mu + Alt_j + AC_i + Ins_l + IC_k + (AC_i \times Alt_j) + (AC_i \times Ins_l) + (Alt_j \times Ins_l) + (Alt_j \times IC_k) + (AC_i \times IC_k) + (IC_k \times Ins_l) + \varepsilon_{ijklm}$$

En l'absence d'un effet significatif des interactions des insectes et de l'indice climatique, on pourra séparer l'effet de l'altitude, de celui de l'âge cambial, de celui des pullulations et de l'effet du climat pour visualiser la variable du bois observée. On teste si l'effet de l'altitude améliore le modèle avec l'insecte (Equation (4) comparée à l'équation (3)).

On ne met pas les interactions triples ou quadruples, car bien qu'elles soient significatives, elles sont difficilement interprétables, elles alourdissent le modèle et sont difficilement exploitables.

III Résultats

1) Etape 1 : comparaison des données entomologiques et des variables du bois

Au niveau des Combes : 1850 m versant sud

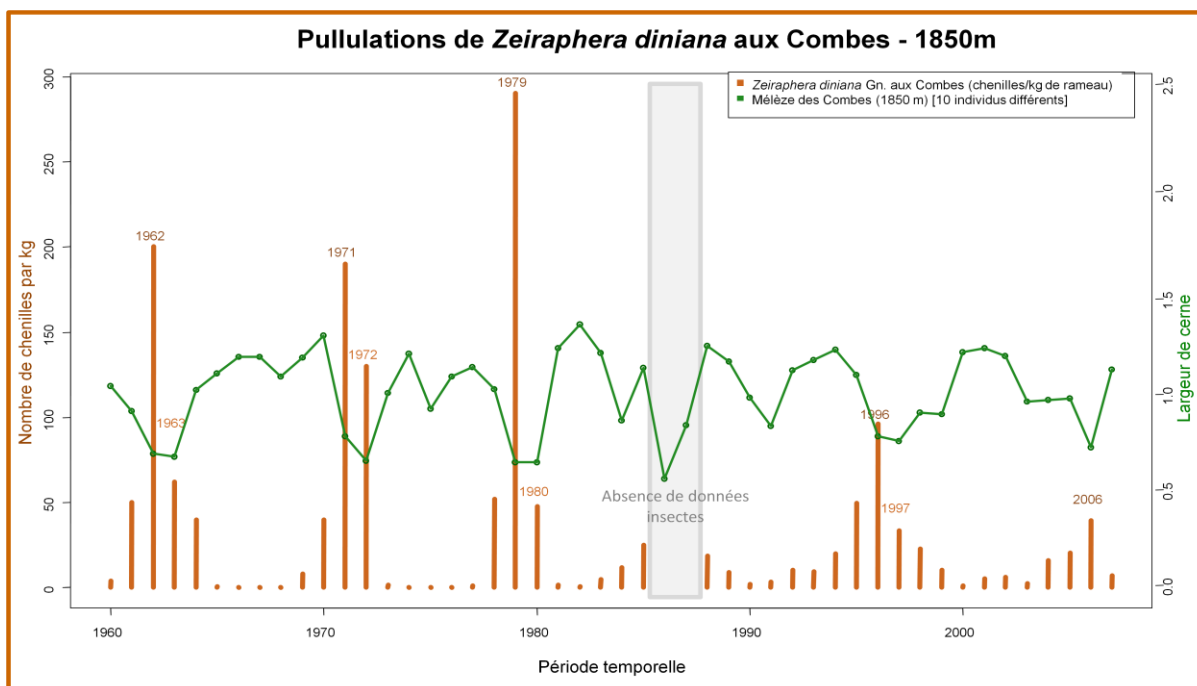


Figure 5 : Nombre de chenilles par kilogramme de rameau au niveau des Combes (1850 m) comparé à la série temporelle largeur de cerne ajustée de 1960 à 2007.

Des taux élevés de tordeuse du mélèze (supérieurs à 100 chenilles par kilogramme de rameau) correspondent à une baisse des largeurs de cernes (de 1,3 à 0,7 millimètres de baisse par rapport à la moyenne générale) pendant les années 1962-1963, 1971-1972, 1979-1980, 1996-1997 et 2006 (figure 5). La baisse s'observe sur le cerne de l'année de pullulation et sur le cerne suivant. Il y a une lacune dans les données entomologiques de 1986 et 1987 (pas de mesure ces années là). On observe une diminution de la largeur de cerne sur ces années là. Des baisses plus faibles de la largeur de cerne sont aussi visibles entre les pullulations (figure 5). Pour les autres variables (voir annexes figure 11 à 17 pages 26 et 27), cette baisse est visible dans le bois initial et final aussi bien en largeur qu'en densité, avec plus d'intensité pour le bois initial.

Trois variables du bois ont été sélectionnées dans un premier temps largeur de cernes (LA), largeur de bois initial (Li) et densité du bois final (Df), car elle avait une réaction plus visible que les autres variables lors des pullulations.

Au niveau du gradient : 1350 à 2300 m versant nord

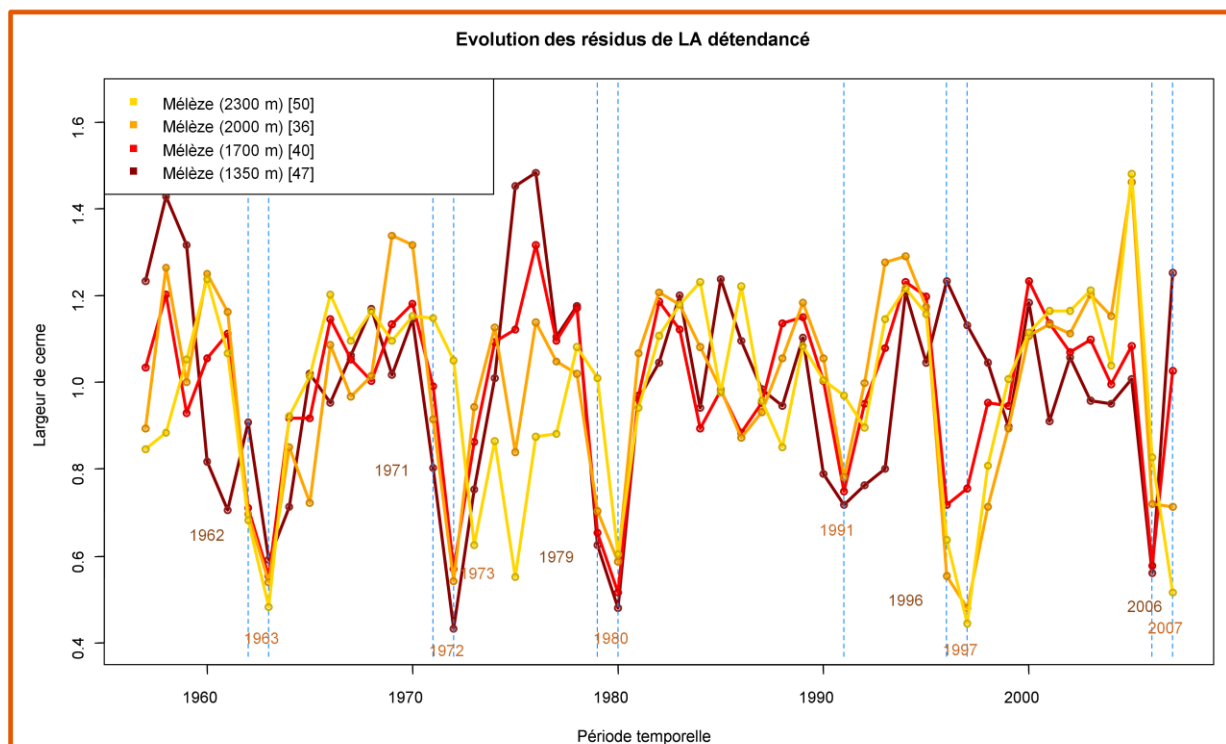


Figure 6 : séries temporelles largeur de cerne (LA) aux quatre altitudes du gradient de 1960 à 2007.

Altitude	1350 m	1700 m	2000 m	2300 m
Nombre d'arbres	47	40	36	50

Tableau 2 : Nombre d'arbres utilisés pour l'analyse ci-dessus des séries temporelles du gradient.

De même, il y a des baisses brusques de largeur de cernes (de 1,2 à 0,6 mm en moyenne calculées sur le gradient) et de densité (1,05 à 0,85 g/cm²) sur les années repérées : 1962-1963, 1972-1973, 1979-1980, 1996-1997 et 2006-2007. La baisse s'observe aussi sur l'année de pullulation massive et la suivante en phase de régression.

Pour les autres variables du bois sélectionnées (voir annexes figures 18 et 19 page 28), la synchronie des diminutions est assez frappante et du même ordre alors qu'en période de latence, chaque variable évolue de façon différente à chaque altitude.

2) Etape 2 : minima de croissance individuelle

Au niveau des Combes : 1850 m versant sud de 1957 à 2007

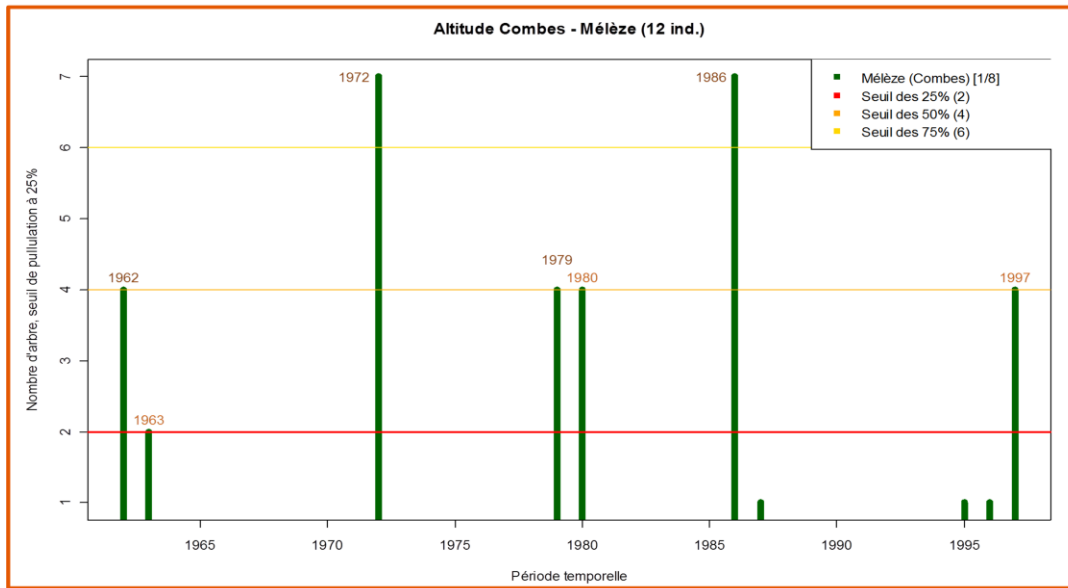


Figure 7 : Nombre d'arbres présentant des minima de largeurs de cernes sur des pas de temps de 15 ans en fonction du temps aux Combes (1850 m), seuil de pullulation à 25% sur les ordonnées.

D'après la figure 7, les années de pullulation sont : 1962-1963, 1972, 1979-1980, 1986 et 1997.

Au niveau du gradient : 1350 à 2300 m versant nord de 1957 à 2007

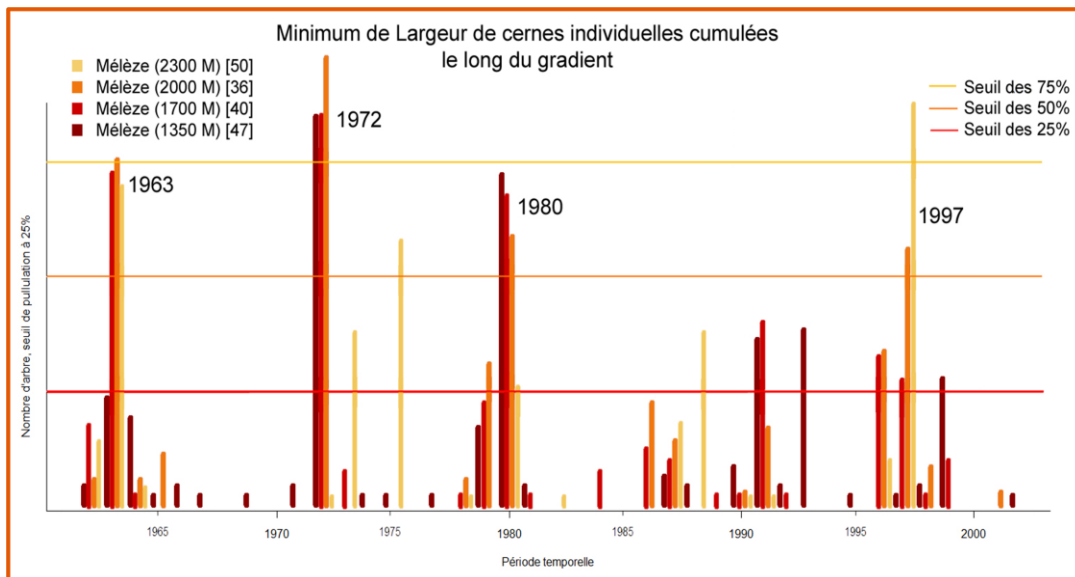


Figure 8 : Nombre d'arbres présentant des minima de largeurs de cernes sur des pas de temps de 15 ans par années sur le gradient, seuil de pullulation à 25% sur les ordonnées.

Les années de pullulations pour la largeur de cerne 1963, 1972, 1980 et 1997, sont voisines des largeurs de cernes initiales, et de la densité du bois final : 1962-1963, 1972-1973, 1979-

1980, 1996. Les pics de pullulations sont réguliers et clairs jusqu'en 1980 (figure 8). Il n'y a plus de traces de pullulation aussi claires sur les arbres du gradient de 1980 à 2007 (figure 8). Lorsque l'on détecte une pullulation avant 1980, les effectifs d'arbres affectés par altitude sont élevés, allant jusqu'à plus de 75 % des arbres.

L'indice insecte est créé avec une série de « 0 » en phase de latence, et de « 1 » pour les seuls arbres ayant été détectés comme attaqués pendant les années suivantes : 1962-1963, 1972-1973, 1979-1980, 1996-1997 et 2006-2007 sur les trois variables du bois que nous avons sélectionnées.

3) Etape de validation : facteurs influant sur les variables du bois

ANOVA : ajustement des différents indices

Les facteurs sont testés les uns après les autres sur les variables du bois sélectionnées (largeur de cernes (LA), largeur de bois initial (Li) et densité du bois final (Df)) : l'indice climatique (IC), et l'indice insecte (Ins), l'âge cambial (AC) et l'altitude (Alt), degrés de liberté (Ddl).

☒ Effet de l'indice climatique (équation (1))

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
Indice Climatique	303.3 *** (1)	307.2 *** (1)	12.8 *** (1)

Tableau 3 : ANOVA sur l'indice climatique. Degrés de liberté : Ddl

Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0,01 et 0.05 * et > 0,5 ns.

L'indice climatique a des effets significatifs sur chaque variable du bois observée.

☒ Effet de l'indice insecte

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
Indice Insecte	1482.3 *** (1)	1463.6 *** (1)	1318.9 *** (1)

Tableau 4 : ANOVA sur l'indice insecte. Degrés de liberté : Ddl

Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0.01 et 0.05 * et > 0.5 ns.

L'indice insecte a des effets significatifs sur chaque variable du bois observée.

Equation (2) :

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
Indice Insecte	1512.68 *** (1)	1493.42 *** (1)	1320.11 *** (1)
Indice Climatique	374.17 *** (1)	377.88 *** (1)	9.28 ** (1)
Ins x IC	10.84 *** (1)	4.94 * (1)	9.34 ** (1)

Tableau 5 : ANOVA sur l'indice insecte, l'indice climatique et leur interaction. Degrés de liberté : Ddl
 Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0,01 et 0.05 * et > 0,5 ns.

Les interactions de l'indice insecte et de l'indice climat sont significatives et plutôt faibles ou assez faibles.

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
(2) comparé à (1)	192.51 *** (2)	191.41 *** (2)	612.7 *** (2)

Tableau 6 : ANOVA sur la comparaison entre l'équation (2) et la (1). Degrés de liberté : Ddl
 Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0.01 et 0.05 * et > 0.5 ns.

Le modèle incluant l'insecte est significativement amélioré par rapport à celui avec l'indice climatique seul, sur chaque variable.

⊗ Effet de l'âge cambial

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
Age Cambial	2059.5 *** (1)	1744 *** (1)	494.4 *** (1)

Tableau 7 : ANOVA sur l'âge de cernes. Degrés de liberté : Ddl
 Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0.01 et 0.05 * et > 0.5 ns.

L'âge cambial a des effets significatifs sur chaque variable du bois observée.

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
Age cambial	2064.22 *** (1)	1746.44 *** (1)	502.87 *** (1)
Indice Climatique	0.52 (1)	4.90 * (1)	268.58 *** (1)
AC x IC	44.20 *** (1)	23.03 *** (1)	54.06 *** (1)

Tableau 8 : ANOVA sur l'interaction entre l'âge cambial et l'indice climatique. Degrés de liberté : Ddl
 Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0.01 et 0.05 * et > 0.5 ns.

Il n'y a pas d'absence d'un effet significatif des interactions de l'âge cambial et de l'indice climatique.

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
Age cambial	2234.45 *** (1)	1886.58 *** (1)	529.12 *** (1)
Indice Insecte	1539.55 *** (1)	1501.44 *** (1)	1303.10 *** (1)
AC x Ins	50.40 *** (1)	28.68 *** (1)	11.91 *** (1)

Tableau 9 : ANOVA sur l'interaction entre l'âge cambial et l'indice insecte et leur interaction. Degrés de liberté : Ddl. Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0,01 et 0.05 * et > 0,5 ns.

Il y a un effet significatif des interactions de l'âge cambial et de l'insecte.

Equation (3) :

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
Age cambial	2240.48 *** (1)	1890.31 *** (1)	537.81 *** (1)
Indice Insecte	1543.70 *** (1)	1504.41 *** (1)	1324.51 *** (1)
Indice Climatique	6.67 ** (1)	16.89 *** (1)	243.21 *** (1)
AC x Ins	50.45 *** (1)	28.64 *** (1)	10.08 ** (1)
AC x IC	45.53 *** (1)	22.94 *** (1)	66.64 *** (1)
Ins x IC	1.26 (1)	0.23 (1)	2.28 (1)

Tableau 10 : ANOVA sur l'interaction entre l'âge cambial, l'indice insecte et l'indice climatique. Degrés de liberté : Ddl. Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0.01 et 0.05 * et > 0.5 ns.

Il y a absence d'un effet significatif des interactions de l'âge cambial et de l'indice insecte, mais présence d'un effet significatif pour toutes les autres corrélations sur les variables observées. De même, il y a une absence d'effet significatif entre l'indice insecte et de l'indice climatique.

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
(3) comparé à (2)	602.42 *** (3)	480.9 *** (3)	263.17 *** (3)

Tableau 11 : ANOVA sur la comparaison entre l'équation (3) et la (2).. Degrés de liberté : Ddl
Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0.01 et 0.05 * et > 0.5 ns.

Le modèle incluant l'âge cambial est significativement amélioré par rapport à celui avec l'indice climatique et l'indice insecte, sur chaque variable.

⌘ Effet de l'altitude

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
Altitude	589.5 *** (3)	666.78 *** (3)	83.00 *** (3)

Tableau 12 : ANOVA sur l'altitude. Degrés de liberté : Ddl

Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0.01 et 0.05 * et > 0.5 ns.

L'altitude a des effets significatifs sur chaque variable du bois observée.

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
Altitude	598.06 *** (3)	677.14 *** (3)	83.53 *** (3)
Indice Climatique	239.95 *** (1)	263.12 *** (1)	5.38 * (1)
Alt x IC	11.88 *** (3)	10.47 *** (3)	38.92 *** (3)

Tableau 13 : ANOVA sur l'interaction entre l'altitude et l'indice climatique. Degrés de liberté : Ddl

Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0.01 et 0.05 * et > 0.5 ns.

On observe un effet significatif des interactions de l'altitude et l'indice du climat.

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
Altitude	642.13 *** (3)	725.59 *** (3)	89.12 *** (3)
Indice Insecte	1643.56 *** (1)	1635.11 *** (1)	1359.75 *** (1)
Alt x Ins	9.75 *** (3)	5.90 *** (3)	7.42 *** (3)

Tableau 14 : ANOVA sur l'interaction entre l'altitude et l'indice insecte. Degrés de liberté : Ddl

Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0.01 et 0.05 * et > 0.5 ns.

On observe un effet significatif des interactions des altitudes et de l'indice insecte.

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
Altitude	630.64 *** (3)	701.28 *** (3)	87.50 *** (3)
Age cambial	827.15 *** (1)	546.40 *** (1)	694.59 *** (1)
Alt x AC	160.42 *** (3)	141.60 *** (3)	107.15 *** (3)

Tableau 15 : ANOVA sur l'interaction entre l'altitude et l'âge cambial. Degrés de liberté : Ddl

Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0.01 et 0.05 * et > 0.5 ns.

On observe un effet significatif des interactions entre altitudes et l'âge cambial.

Equation (4) :

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
Altitude	704.53 *** (3)	780.94 *** (3)	94.79 *** (3)
Age Cambial	924.06 *** (1)	608.46 *** (1)	753.06 *** (1)
Indice Insecte	1713.21 *** (1)	1687.87 *** (1)	1373.41 *** (1)
Indice Climatique	407.40 *** (1)	389.70 *** (1)	25.46 *** (1)
Alt x AC	164.83 *** (3)	144.39 *** (3)	114.90 *** (3)
Alt x Ins	15.36 *** (3)	10.81 *** (3)	8.31 *** (3)
AC x Ins	19.49 *** (1)	9.87 ** (1)	2.09 (1)
Alt x IC	10.70 *** (3)	10.00 *** (3)	44.73 *** (3)
AC x IC	10.82 ** (1)	6.44 * (1)	14.05 *** (1)
Ins x IC	14.70 *** (1)	17.41 *** (1)	12.32 *** (1)

Tableau 16 : ANOVA sur l'interaction entre l'altitude, l'âge cambial, l'indice insecte et l'indice climatique.
Degrés de liberté : Ddl. Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0.01 et 0.05 * et > 0.5 ns.

Il y a un effet significatif pour chacune des interactions.

Statistique F	LA (Ddl)	Li (Ddl)	Df (Ddl)
(4) comparé à (3)	130.4 *** (12)	147.43 *** (12)	58.73 *** (12)

Tableau 17 : ANOVA sur la comparaison entre l'équation (4) et la (3). Degrés de liberté : Ddl
Probabilité : < 0.001 *** entre 0.001 et 0.01 ** entre 0.01 et 0.05 * et > 0.5 ns.

Le modèle incluant l'altitude est significativement amélioré par rapport à celui avec l'indice climatique, l'indice insecte et l'âge cambial, sur chaque variable.

IV Discussion

1) Etape 1 : comparaison des données entomologiques et des variables du bois

Au niveau des Combes, les taux élevés de la tordeuse du mélèze correspondent à une baisse des largeurs de cernes pendant les années 1962-1963, 1972-1973, 1979-1980, 1996-1997 et 2006-2007. Il y a alors deux années successives qui sont touchées par la présence d'insecte : la première année est synchronique de la pullulation massive, tandis que la seconde

est en phase de régression. L'utilisation des réserves de l'arbre pour le renouvellement de ses aiguilles post-pullulation est une explication à ce phénomène (Roques and Goussard 1982).

De plus, on observe une perte de croissance durant ces années d'environ 50 % de la largeur de cerne (de 1,3 à 0,7 mm calculée sur les Combes et de 1,2 à 0,6 mm calculée sur le gradient) comme observé par C. Rolland en 2001. Cette baisse est visible dans les largeurs du bois initial et final (Annexes figures 11 et 12 page 26), avec une prédominance sur le bois initial. Les insectes se nourrissent des aiguilles plus particulièrement au mois de juin. Les insectes agissent lors de la fin de la création du bois initial.

Les densités du bois initial et final sont aussi affectées par les pullulations (Annexes figures 14 à 17 page 27). La densité moyenne du cerne est affectée, mais ses baisses sont bien moins prononcées que celle du bois final et que le maximum de densité.

Trois variables ont été choisies lors de la première étape de recherche : largeur de cerne (LA), largeur de bois initial (Li) et densité du bois final (Df), car leur réponses aux pullulations d'insectes étaient plus marquées.

Au niveau du gradient, le nombre d'arbres étudiés lors de la première étape à chaque altitude est assez homogène allant de 36 individus à 50. Les tendances de décroissance de chaque variable lors des années 1962-1963, 1972-1973, 1979-1980, 1996-1997 et 2006-2007 remarquées sur les Combes se confirment. Il y a de fortes probabilités pour que la lacune de données entomologique de 1986-1987 corresponde à une année de pullulation car les variables du bois réagissent de la même façon que lors d'une pullulation.

Pour les mêmes années, il y a des baisses de croissance d'environ 50 % de la largeur de cerne, et de 20 % de la densité (figure 6 et annexes figures 18 et 19 page 28). A notre connaissance, c'est la première fois que l'effet des défoliations de *Zeiraphera diniana* sur la densité du bois est montré.

Certaines stations d'altitude (2300 m) accusent un délai de réaction dans l'effet de pullulation comme en 1973. Cela peut être dû au fait que le cycle de pullulation se déroule sur trois années, et que les défoliations se font sur les mélèzes poussant à l'ombre ou dans des endroits plus frais durant la dernière année. Cela explique que l'arrivée massive des insectes qui conduit à une baisse des variables du bois se ferait avec une année de retard dans les altitudes plus fraîches comme à 2300 m.

A l'altitude la plus élevée il peut y avoir diminutions de croissance non liée aux insectes. En effet, on retrouve parfois quelques effets conjugués de facteurs, des chutes de croissances

qui ne correspondent pas à une pullulation, mais à une variation climatique comme une chute des températures en 1991.

L'effet de certaines défoliations peut être accentué par des conditions climatiques défavorables, ou au contraire l'effet de certaines défoliations peut être atténué par des conditions climatiques favorables. En 1979, l'effet conjugué d'une basse température pourrait être responsable du nombre plus important de tordeuse.

2) Etape 2 : minima de croissance individuelle

Les années dépassant le seuil des 25 % des effectifs sont considérées comme des années de pullulation. Celles-ci confirment celles obtenues pour la 1^{er} étape : 1962-1963, 1972-1973, 1979-1980 et 1996-1997, soit environ tous les neuf ans (Delamaire et al. 2010). On n'obtient pas par cette méthode des résultats allant au-delà de 2002.

Les années de pullulations sont les mêmes pour les trois variables étudiées, aussi bien en densité qu'en largeur de cernes pour le gradient (figure 8 et annexes figures 20 et 21 page 29), contrairement au Combes où on observe une avance d'un an en terme de pullulations pour la série temporelle densité du bois final (figure 7). Il est possible que le nombre d'arbres utilisés pour les Combes soit trop faible pour que les tendances que prennent les variables soient représentatives de ce qui se passe vraiment. Ou que la station des Combes, située sur le versant sud ait été affectée par le morphe clair du *Zeiraphera diniana* du début de pullulation.

Lorsque l'on détecte une pullulation avant 1980, le nombre d'arbres affectés par altitude est élevé, allant jusqu'à plus de 75 % des arbres. Il n'y a plus de traces de pullulation aussi claires sur les arbres du gradient de 1980 à 2007 (Kress et al. 2009). Les pullulations sont plus fréquentes et sur de plus hautes altitudes, et de plus faible intensité, les cycles réguliers d'attaques massives se dérèglent (Esper et al. 2007). Les températures augmentent significativement durant le siècle dernier avec un seuil vers 1988 (communication personnelle P. Rozenberg).

D'après D. M. Johnson (2010), la dynamique de pullulation de la tordeuse du mélèze dépend des températures d'hiver. Le réchauffement climatique entraînerait donc une migration vers de plus hautes altitudes, et les pullulations de *Zeiraphera diniana* pourraient être réduites au profit de celle d'autres espèces. L'indice insecte est alors créé avec une série de « 0 » en phase de latence, et de « 1 » pour les seuls arbres ayant été détectés comme attaqués pendant les années suivantes : 1962-1963, 1972-1973, 1979-1980, 1996-1997 et 2006-2007.

3) Etape de validation : facteurs influant sur les variables du bois

Anova : ajustement des différents indices

La présence de pullulation de la tordeuse a un impact sur les largeurs de cernes et la densité du bois final (tableau 3 : équation (1)). L'indice insecte que nous avons créé a lui aussi un impact plus fort sur les trois variables étudiées durant les années de pullulations. Cela ne contredit nullement le fait que la température ait l'effet le plus important en moyenne. Il y a un effet significatif des interactions entre insectes et climat. On ne peut séparer l'effet de la présence de pullulation de la tordeuse de l'effet des températures pour expliquer la variable du bois. Cependant même si l'effet de cette interaction est significatif, il est faible. Cela veut dire que l'action de l'insecte sur le bois dépend, mais peu, du climat.

Lorsque l'on ajoute la présence de pullulation dans le modèle climatique seul (équation (1)), on améliore le modèle de départ. L'insecte a bien un impact sur les variables du bois, et lorsque l'on isole ce facteur, la relation entre l'indice climatique et la variable est améliorée.

Pour aller plus loin, on utilise l'indice insecte avec l'âge cambial et l'altitude. De même, l'âge cambial a un impact avéré sur les trois variables du bois chez le mélèze, comme on peut l'observer par ailleurs chez le hêtre (Genet et al. 2010).

Cependant, lorsque l'on ajuste les variables du bois de l'effet âge cambial, l'effet de l'indice insecte et celui de l'indice climatique peuvent être alors séparés parce que leur interaction n'a plus d'effet significatif. L'ajout des effets de l'âge cambial dans le modèle améliore la relation entre l'indice climatique et les variables du bois.

L'altitude a un impact avéré sur les trois variables du bois, bien qu'on ne puisse séparer son effet de celui de l'âge cambial, l'indice insecte et de l'indice climatique. L'ajout des effets de l'altitude dans le modèle améliore la relation entre l'indice climatique et les variables du bois.

Grâce à ces diverses méthodologies, on a déterminé et quantifié les années de pullulations. Puis on a déterminé un indice à l'aide de différentes variables et différentes méthodes. Enfin, on a vérifié l'impact des pullulations de l'insecte et ses relations avec les températures, l'âge de l'arbre et le niveau altitudinal.

La compétition intraspécifique peut avoir une forte influence, il faudrait réussir à créer un indice de compétition et l'introduire dans notre modèle afin d'augmenter son pouvoir explicatif.

Remerciements

Je tiens à remercier Philippe Rozenberg et Maxime Nardin pour leur aide et leur encadrement, Frédérique Millier pour l'acquisition des radiographies au rayon X, Alain Roques pour les données sur le *Zeiraphera diniana*, F. Huard pour les ajustements du climat aux différentes altitudes, Céline Button pour ses analyses statistiques des meilleurs périodes de corrélation aidant à la création de l'indice climatique. Je remercie également tous ceux qui m'ont aidé et soutenue pendant toute la réalisation de mon stage.

Références

Sources photographiques, cartes, et microdensitométrie : INRA Orléans

Logiciels :

R Development Core Team (2011). R: A language and environment for

statistical computing. R Foundation for Statistical Computing,

Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Articles :

- Antonova, G. F., and V. V. Stasova. 1997. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems. *Trees - Structure and Function* 11:462–468. doi: 10.1007/PL00009687.
- Baltensweiler, W., U. M. Weber, and P. Cherubini. 2008. Tracing the influence of larch-bud-moth insect outbreaks and weather conditions on larch tree-ring growth in Engadine (Switzerland). *Oikos* 117:161–172. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.16117.x.
- Buckley, B. M., K. Duangsathaporn, K. Palakit, S. Butler, V. Syhapanya, and N. Xaybouangeun. 2007. Analyses of growth rings of *Pinus merkusii* from Lao P.D.R. *Forest Ecology and Management* 253:120–127. doi: 10.1016/j.foreco.2007.07.018.
- Buentgen, U., D. Frank, R. Wilson, M. Carrer, and C. Urbinati. 2008. Testing for tree-ring divergence in the European Alps. *Global Change Biology* 14:2443–2453. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01640.x.
- Carrer, M. 2011. Individualistic and Time-Varying Tree-Ring Growth to Climate Sensitivity. *PLoS ONE* 6:e22813. doi: 10.1371/journal.pone.0022813.
- Carrer, M., and C. Urbinati. 2006. Long term change in the sensitivity of tree ring growth to climate forcing in *Larix decidua*. *New Phytologist* 170:861–872. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01703.x.
- Delamaire, S., G. D. Esselink, L. Samiei, C. Courtin, E. Magnoux, J. Rousselet, and M. J. M. Smulders. 2010. Isolation and characterization of six microsatellite loci in the larch budmoth *Zeiraphera diniana* (Lepidoptera: Tortricidae). *European Journal of Entomology* 107:267–269.
- Dormont, L., W. Baltensweiler, R. Choquet, and A. Roques. 2006. Larch- and pine-feeding host races of the larch bud moth (*Zeiraphera diniana*) have cyclic and synchronous population fluctuations. *Oikos* 115:299–307. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.15010.x.

- Esper, J., U. Buentgen, D. C. Frank, D. Nievergelt, and A. Liebhold. 2007a. 1200 years of regular outbreaks in alpine insects. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274:671–679. doi: 10.1098/rspb.2006.0191.
- Genet, H., N. Breda, and E. Dufrene. 2010. Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach. *Tree Physiology* 30:177–192. doi: 10.1093/treephys/tpp105.
- Johnson, D. M., U. Büntgen, D. C. Frank, K. Kausrud, K. J. Haynes, A. M. Liebhold, J. Esper, and N. C. Stenseth. 2010. Climatic Warming Disrupts Recurrent Alpine Insect Outbreaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:20576–20581. doi: 10.1073/pnas.1010270107.
- Kress, A., M. Saurer, U. Buentgen, K. S. Treydte, H. Bugmann, and R. T. W. Siegwolf. 2009. Summer temperature dependency of larch budmoth outbreaks revealed by Alpine tree-ring isotope chronologies. *Oecologia* 160:353–365. doi: 10.1007/s00442-009-1290-4.
- Millier, F., M. Verger, and P. Rozenberg. 2006. Microdensitométrie sur arbres forestiers. *Sans comité de lecture*:87–91.
- Moser, L., P. Fonti, U. Büntgen, J. Esper, J. Luterbacher, J. Franzen, and D. Frank. 2010. Timing and Duration of European Larch Growing Season Along Altitudinal Gradients in the Swiss Alps. *Tree Physiology* 30:225–233. doi: 10.1093/treephys/tpp108.
- Mothe, F., G. Duchanois, B. Zannier, and J.-M. Leban. 1998. Analyse microdensitométrique appliquée au bois : méthode de traitement des données utilisée à l’Inra-ERQB (programme Cerd). *Annales des Sciences Forestières* 55:13. doi: 10.1051/forest:19980303.
- Nola, P., M. Morales, R. Motta, and R. Villalba. 2006. The role of larch budmoth (*Zeiraphera diniana* Gn.) on forest succession in a larch (*Larix decidua* Mill.) and Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) stand in the Susa Valley (Piedmont, Italy). *Trees-Structure and Function* 20:371–382. doi: 10.1007/s00468-006-0050-x.
- Peltonen, M., A. M. Liebhold, O. N. Bjornstad, and D. W. Williams. 2002. Spatial synchrony in forest insect outbreaks: Roles of regional stochasticity and dispersal. *Ecology* 83:3120–3129. doi: 10.2307/3071847.
- Peng, J., X. Gou, F. Chen, J. Li, P. Liu, and Y. Zhang. 2008. Altitudinal variability of climate-tree growth relationships along a consistent slope of Anyemaqen Mountains, northeastern Tibetan Plateau. *Dendrochronologia* 26:87–96. doi: 10.1016/j.dendro.2007.10.003.
- Plomion, C., G. Leprovost, and A. Stokes. 2001. Wood Formation in Trees. *Plant Physiology* 127:1513–1523. doi: 10.1104/pp.010816.
- Rolland, Baltensweiler, and Petitcolas. 2001. The potential for using *Larix decidua* ring widths in reconstructions of larch budmoth (*Zeiraphera*) outbreak history: dendrochronological estimates compared with insect surveys. *Trees - Structure and Function* 15:414–424. doi: 10.1007/s004680100116.
- Roques, A., and F. Goussard. 1982. Improvements of the Forecasts Method of the Larch Bud Moth *Zeiraphera-Diniana* Guenee (lep Tortricidae). *Acta Oecologica-Oecologia Applicata* 3:35–45.

Annexes

Combes - Li et Lf

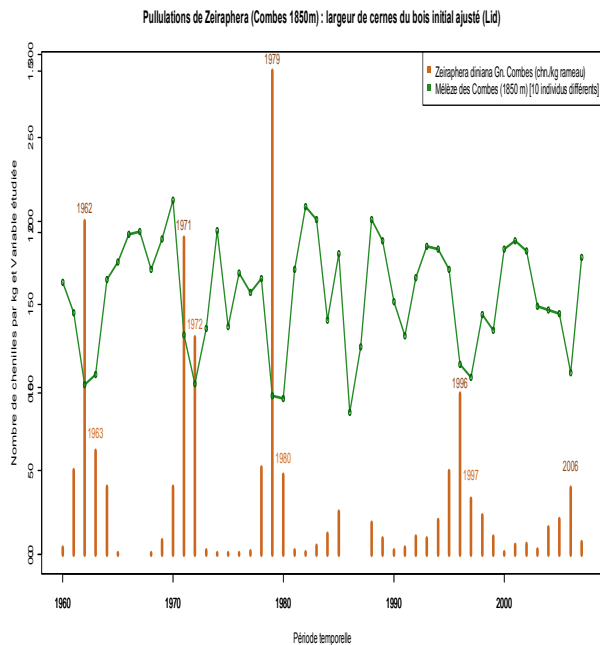


Figure 11 : Nombre de chenilles/kg de rameau (Combes - 1850 m) comparé à la série temporelle largeur de cerne du bois initial (Li) ajustée de 1960 à 2007.

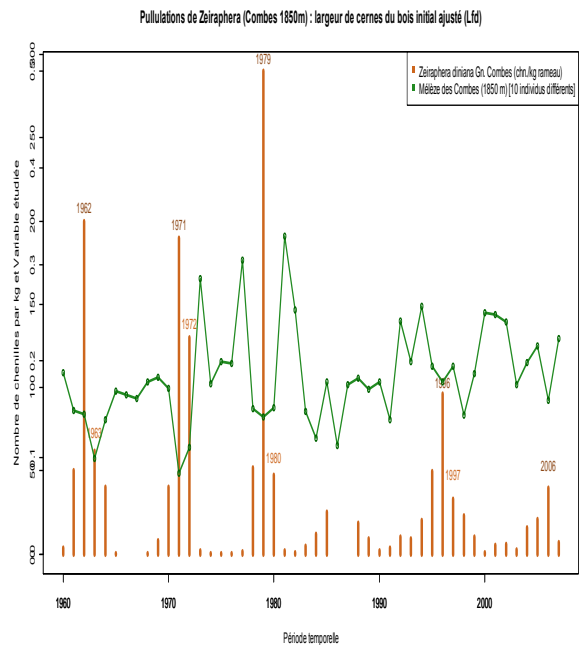


Figure 12 : Nombre de chenilles/kg de rameau (Combes - 1850 m) comparé à la série temporelle largeur de cerne du bois final (Lf) ajustée de 1960 à 2007.

Combes – Do

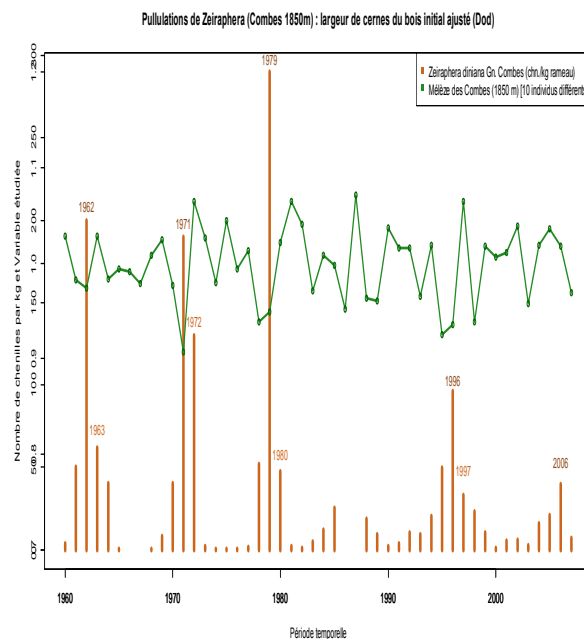


Figure 13 : Nombre de chenilles/kg de rameau (Combes - 1850 m) comparé à la série temporelle densité du bois (Do) ajustée de 1960 à 2007.

Combes – Df et Ma

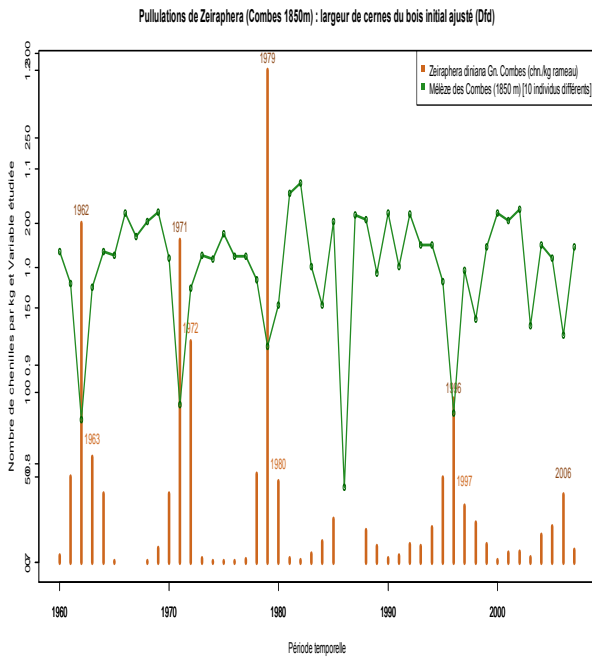


Figure 14 : Nombre de chenilles/kg de rameau (Combes - 1850 m) comparé à la série temporelle densité du bois final (Df) ajustée de 1960 à 2007.

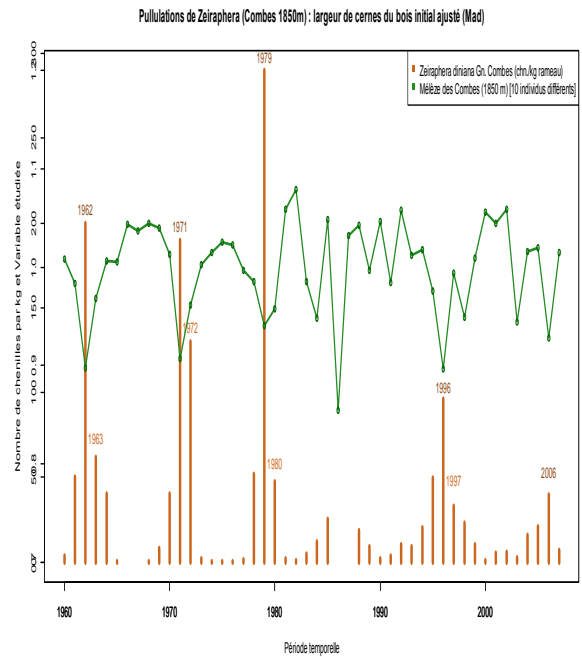


Figure 15 : Nombre de chenilles/kg de rameau (Combes - 1850 m) comparé à la série temporelle densité maximum (Ma) ajustée de 1960 à 2007.

Combes – Di et Mi



Figure 16 : Nombre de chenilles/kg de rameau (Combes - 1850 m) comparé à la série temporelle densité du bois initial (Di) ajustée de 1960 à 2007.

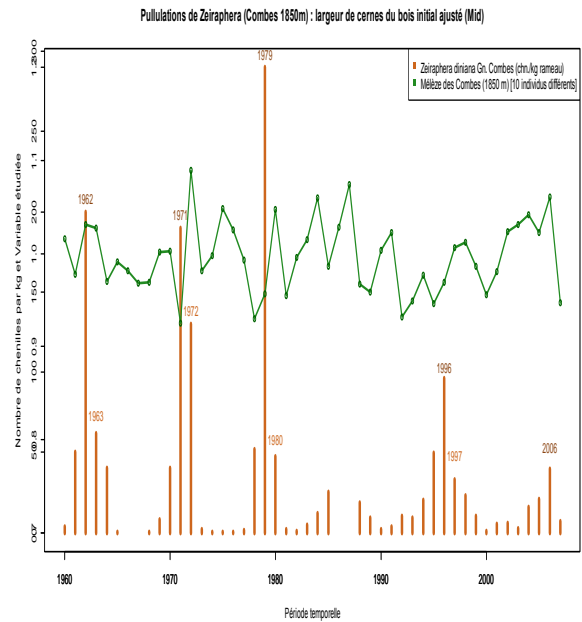


Figure 17 : Nombre de chenilles/kg de rameau (Combes - 1850 m) comparé à la série temporelle densité minimum (Mi) ajustée de 1960 à 2007.

Gradient – Li

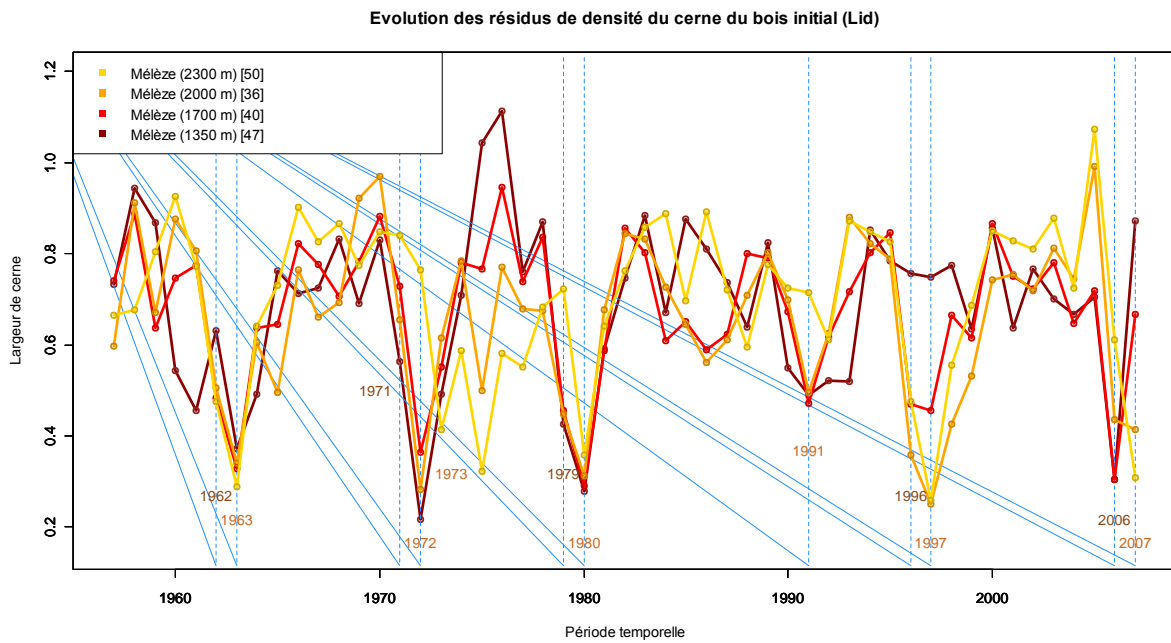


Figure 18 : séries temporelles largeur de cerne du bois initial aux quatre altitudes du gradient de 1960 à 2007.

Gradient - Df

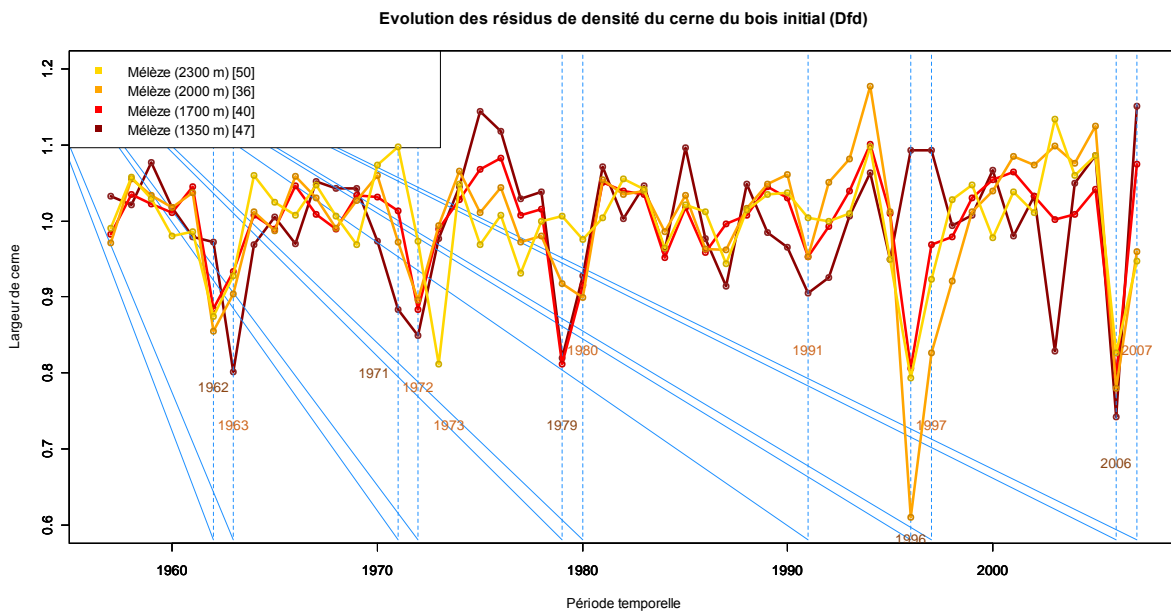


Figure 19 : Séries temporelles densité du bois final aux quatre altitudes du gradient de 1960 à 2007.

Méthode de Büntgen : Gradient - Li

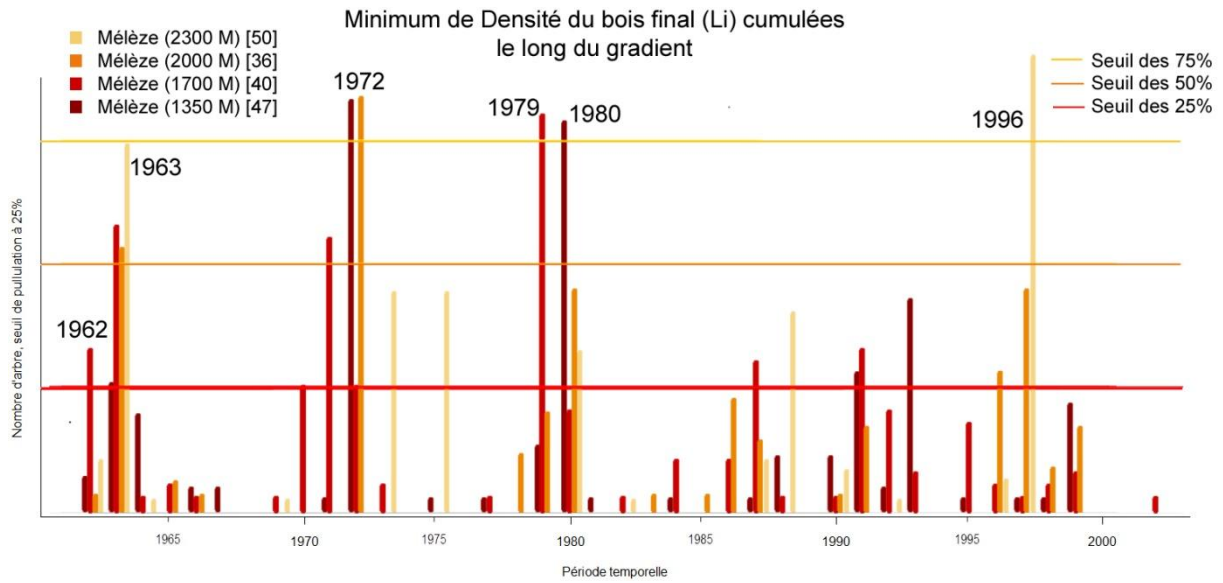


Figure 20 : Nombre d'arbres présentant des minima de largeurs de cernes du bois initial sur des pas de temps de 15 ans par années sur le gradient, Seuil de pullulation à 25%.

Méthode de Büntgen : Gradient - Df

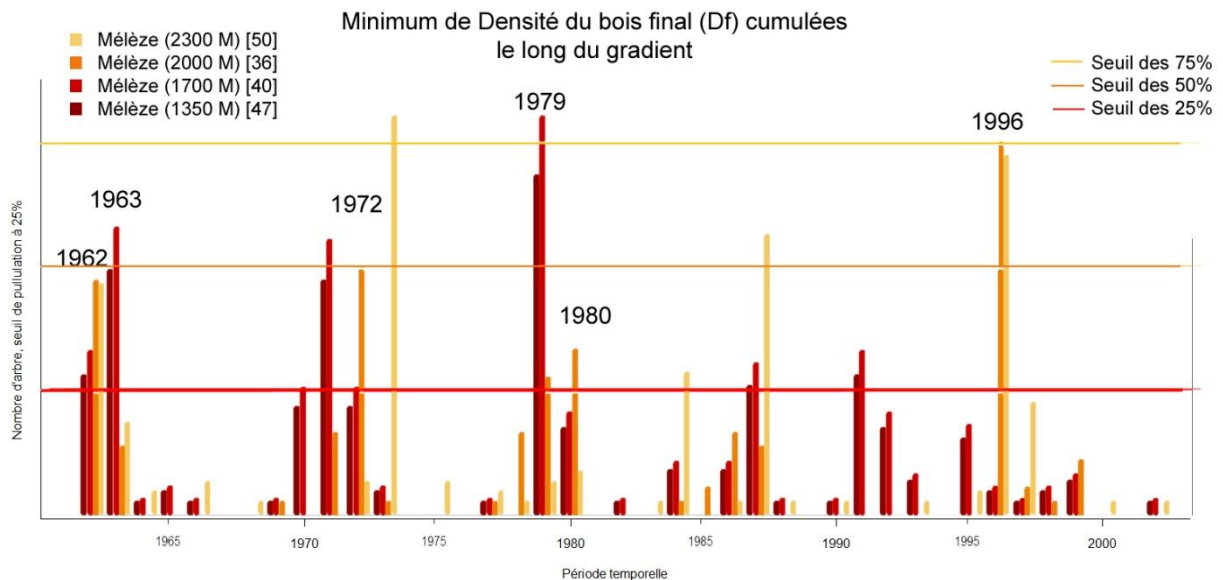


Figure 21 : Nombre d'arbres présentant des minima de densités du bois final sur des pas de temps de 15 ans par années sur le gradient, Seuil de pullulation à 25%.