

Cycles et importance de la tordeuse du mélèze

Beat Wermelinger, Beat Forster, Daniel Nievergelt

La tordeuse grise du mélèze (*Zeiraphera griseana* [Hübner]) est un petit papillon nocturne connu dans nombre de pays à cause des attaques régulières que ses chenilles mènent à grande échelle dans les mélèzins de l'Engadine (fig. 1) et d'autres vallées inté-

rieures des Alpes en Europe. Alors que l'intérêt du public envers ce petit papillon se limite aux années d'infestation dans une région, ce petit papillon est devenu pour la recherche l'un des exemples les plus connus de variation cyclique d'une population.



Fig. 1. Au pic de culmination des neuf ans du cycle de la tordeuse grise, les mélèzes attaqués par la chenille prennent une coloration rouge brun. Les arolles au premier plan ne sont pas touchés.

La première mention d'une «maladie», alors encore inconnue en Suisse, qui colorait des forêts entières de mélèzes en brun jaune date de 1820 à Ardon, en Valais (COAZ 1894). Peu après, en 1829, l'annuaire du Club alpin suisse (CAS) mentionnait les «deux versants du Lötschenthal desséchés et brun rouge». Ce n'est qu'en 1857 qu'il fut possible d'établir un lien avec la cause de ce phénomène, lorsque l'inspecteur forestier Albert Davall informa plus en détail le monde forestier au sujet de ce phalène (DAVALL 1857). Davall imputa le «désastre» subi par les mélèzes de Sion jusqu'en Haut-Valais et dans les vallées latérales aux chenilles de «*Tortrix pinicolana*». Ce pullulement fut alors attribué au faible niveau des populations de passereaux en Valais, décimées par la chasse aux oiseaux en Italie voisine. Sur les versants de la Haute-Engadine aussi, les mélézins se coloraient régulièrement en plein été. La première documentation dans les Grisons date de 1855, dans la région de Zernez. Johann Coaz, inspecteur fédéral des forêts, y décrit pour la première fois en 1894 les gradations cycliques (pullulations) observées en Haute et Basse Engadine ainsi que dans le Val Mustair (COAZ 1894). Des attaques sont également documentées dans la région de l'Albula, de Davos et même sur le versant nord des Alpes dans le massif du Calanda près de Coire. On a longtemps considéré ces pullulations comme une sérieuse mise en danger des mélézins, étant donné que, souvent, de nombreux arbres dépérissaient par la suite.

Au milieu du XX^e siècle, alors que le tourisme reprenait lentement son essor après la Seconde Guerre mondiale, une gradation de la tordeuse du mélèze était à nouveau en cours. Les milieux touristiques de l'Engadine faisaient pression pour que les forêts, jugées inesthétiques, soient traitées avec un nouvel insecticide considéré alors comme produit miracle, le DDT. Des tests avec ce produit ont effectivement eu lieu plus tard en Valais, dans la vallée de Conches. Cette demande de traiter les forêts en 1948 fut le point de départ d'une étude de longue haleine qui durera plus de soixante ans et qui portera notamment la marque de Werner Baltensweiler de l'ETH Zurich. Les recherches ont généré plus de 130 travaux scientifiques et la tordeuse du mélèze est passée, dans la perception du public et des chercheurs, du statut de ravageur à celui d'artisan-paysagiste et d'objet d'étude passionnant.

Biologie

La tordeuse grise du mélèze est présente dans toute l'Europe moyenne et septentrionale et jusqu'en Sibérie. Il s'agit d'un petit papillon de la famille des Tortricidae (fig. 2) de 2 cm d'envergure tacheté de gris brun. Ses chenilles atteignent un centimètre et demi de long et sont de couleur variable: sur mélèze, elles sont claires au début, puis gris noir, avec une capsule céphalique noire (fig. 4a–c) alors que sur

arolle, les chenilles jaune gris ont une capsule jaune orangé (fig. 11). La biologie de la tordeuse du mélèze a été étudiée de façon approfondie en Engadine (MAKSYMOW 1959). Les œufs passent l'hiver en diapause sous les lichens ou les écailles de l'écorce et des cônes. Les jeunes chenilles éclosent mi-mai et se nourrissent d'abord des jeunes rosettes d'aiguilles sur les rameaux courts (fig. 4a). Aux troisième et quatrième stades larvaires, les chenilles



Fig. 2. Papillon de la tordeuse grise du mélèze.



Fig. 3. En cas de pullulation, les chenilles se déplacent sans relâche le long des rameaux et se contentent d'entamer les aiguilles. Ce faisant, elles abandonnent leurs déjections et des fils de soie. En se desséchant, les aiguilles donnent une coloration des couronnes visible de loin.

dévorent l'intérieur des faisceaux d'aiguilles rassemblées par des fils de soie et ouverts vers le haut (fig. 4b). Lorsque les aiguilles partiellement grignotées commencent à se dessécher, les chenilles passent à une nouvelle rosette. Début juillet, les chenilles traversent leur cinquième et dernier stade larvaire et commencent par dévorer la pointe des faisceaux, puis tissent un fourreau sur l'axe du rameau, d'où elles dévorent de nouvelles rosettes d'aiguilles (fig. 4c). Ce stade est le plus destructeur, car les chenilles changent plusieurs fois de rosettes, ne faisant qu'entamer les aiguilles qui vont ensuite sécher (fig. 3). Pour son développement, une chenille a besoin de 10 à 20 rosettes d'aiguilles, dont seulement la moitié de la quantité d'aiguilles est ingérée (gaspillage). En cas de pullulation, ces aiguilles desséchées colorent les peuplements de mélèzes en brun rouge dès mi-juin, sachant que l'in-

tensité de la coloration dépend aussi de la pluviosité. Lorsque les chenilles ne trouvent plus de nourriture sur un rameau, elles continuent leur progression ou, suspendues à un fil de soie, descendent sur des branches inférieures. Il en résulte un enchevêtrement de fils dans la couronne et sur le tronc des mélèzes infestés. Au terme de cette évolution qui dure environ quatre semaines, la chenille se laisse tomber au sol en chute libre ou suspendue à un fil de soie pour se nymphoser dans la litière pendant un mois (fig. 4d). Dès fin juillet et jusqu'en septembre, les papillons sortent de la chrysalide et volent au crépuscule jusqu'à minuit : à la fin de l'automne, les températures se rafraîchissant, ils volent plutôt en milieu de journée. L'accouplement a lieu durant ces vols. Selon la phase de gradation, les femelles pondent ensuite jusqu'à 300 œufs sur un laps de temps d'environ trois semaines.

À côté de la tordeuse de forme «mélèze», il existe une autre forme déjà mentionnée, la forme «arolle». Celle-ci peut se développer non seulement sur les mélèzes, mais aussi sur les arolles, les pins et les épicéas (cf. passage «Vitalité des divers écotypes»). Sur l'arolle et l'épicéa, les chenilles ne rongent que les jeunes aiguilles des pousses fraîches de l'année. Elles ne causent par conséquent pas de colorations marquées. Des infestations d'envergure par la tordeuse du mélèze sur l'épicéa sont connues en Europe de l'Est (BALTENSWEILER 1966), avec pour conséquence d'affaiblir les arbres et de les rendre vulnérables aux attaques ultérieures des scolytes.

Ennemis naturels

Au XIX^e siècle, les oiseaux et notamment les mésanges étaient considérés comme



Fig. 4. Développement de la tordeuse du mélèze: au début, les jeunes chenilles se nourrissent à l'intérieur d'une rosette de jeunes aiguilles rassemblées en un fourreau de fils de soie (a). Plus tard, elles rongent les faisceaux d'aiguilles à partir de la pointe (b). Durant le dernier stade, elles se déplacent le long des rameaux, protégées par le fourreau tissé et rongent les rosettes d'aiguilles de l'extérieur (c). Au terme de leur développement, les chenilles se laissent choir sur le sol et se nymphosent dans la litière (d).

les principaux ennemis naturels de la tordeuse du mélèze. COAZ (1894) déplorait la chasse aux oiseaux migrateurs pratiquée plus au sud, en Italie voisine. Il est vrai que les passereaux consomment une grande quantité de chenilles, en cas de pullulation, ce que fait également la fourmi *Formica aquilonia*, fréquente en Engadine. Les fourmis s'attaquent surtout aux chenilles les plus âgées en dehors des rosettes d'aiguilles ainsi que des chenilles au sol, avant qu'elles ne se nymphosent. Mais les ennemis naturels les plus impor-

tants sont un grand éventail de guêpes et de mouches parasites (DELUCCHI 1982). Ces insectes parasitent non pas les papillons mais tous les stades de développement (œuf, chenille, nymphe). Les principaux parasitoïdes du stade larvaire sont les trois espèces de guêpes chalcides *Sympiesis punctifrons*, *Dicladocerus westwoodii* et *Elachertus fenestratus* (Eulophidae) ainsi que l'ichneumon *Phytodietus griseanae* (Ichneumonidae; DELUCCHI 1982). Durant les neuf mois que dure le stade de l'œuf, les tordeuses du mélèze sont éga-

lement décimées par des prédateurs tels que des acariens ou des punaises (DELUCCHI *et al.* 1975). Enfin, elles sont parfois victimes de maladies telles que des viroses.

Les cycles des populations

Dans les Alpes en basse altitude et sur le Plateau suisse, les populations de tordeuses du mélèze restent faibles et discrètes. Les pullulations plus ou moins régulières ne s'observent que dans les vallées plus élevées, au climat plutôt continental.

La dynamique des populations de tordeuses du mélèze a été spécialement étudiée en Engadine dès 1949 (fig. 5). Il est apparu que les gradations se répétaient en moyenne tous les huit ans et demi (BALTENSWEILER et FISCHLIN 1988). En quatre à cinq générations, les densités des populations (abondance) peuvent alors se multiplier jusqu'à 30 000 fois. À l'apogée du cycle (culmination), plus de 20 000 chenilles occupent un arbre: on peut entendre leurs déjections pleuvoir sur le sol. Les arbres sont alors envahis de fils de soie et de chenilles qui se laissent pousser par le vent vers une nouvelle branche ou un nouvel arbre, à la recherche de nourriture. À l'image de la gradation, l'effondrement d'une population se produit aussi en quelques générations. Sous l'effet des antagonistes, de la concurrence et de la faim, la mortalité des chenilles atteint alors 99,98 pour cent (BALTENSWEILER et FISCHLIN 1988).

La coloration des mélézins ne se produit qu'à partir d'environ 100 chenilles par kilo de rameaux avec quelque 10 pour cent d'aiguilles endommagées (AUER 1975b). Ce seuil a été la plupart du temps largement dépassé jusqu'au milieu des années 1980 (cf. passage «La tordeuse du mélèze face au changement climatique»).

Les cycles réguliers en Engadine se limitent topographiquement à l'optimum de la tordeuse du mélèze, entre 1700 et 2000 mètres, et aux peuplements comportant une proportion suffisante de mélèzes (HARTL-MEIER *et al.* 2017). Pour le Haut-Valais, DAVALL (1857) a également précisé que les versants ne rougissaient qu'à une altitude d'environ 1700 mètres. De tels cycles ne sont pas seulement propres à l'Engadine, à la vallée de Conches et à quelques vallées latérales en Valais, mais s'observent aussi dans tout l'arc alpin, des Alpes maritimes françaises à la Carinthie autrichienne. Dans le canton

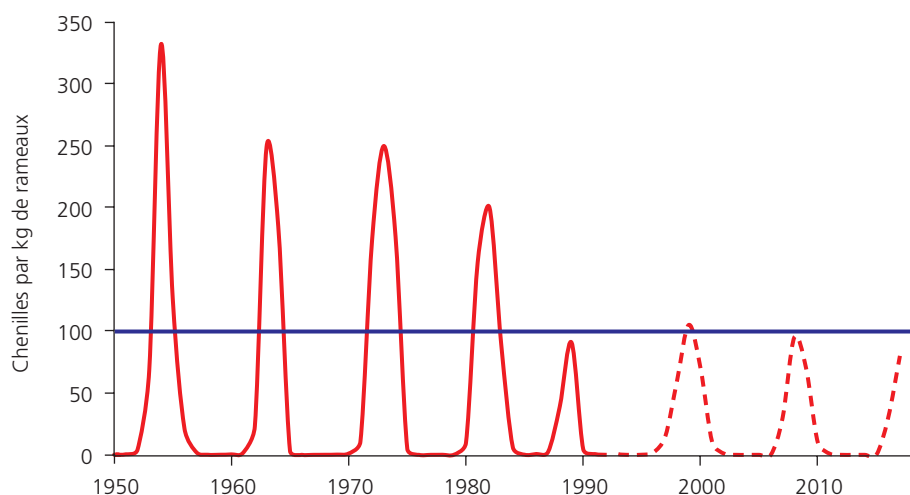


Fig. 5. Variation cyclique des populations de tordeuses du mélèze en Haute-Engadine. La périodicité est en moyenne de huit ans et demi, le seuil à partir duquel un mélézin se colore est de 100 chenilles par kilo de branchage (ligne bleue). La ligne rouge continue provient des données de BALTENSWEILER (1993a) et de BALTENSWEILER et RUBLI (1999), la ligne en pointillé est issue d'estimations faites sur le terrain.

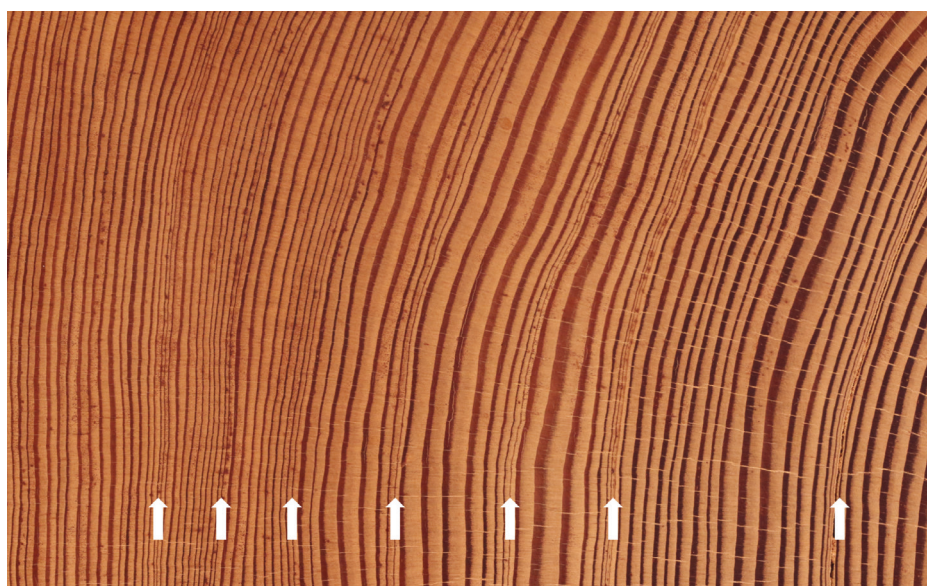


Fig. 6. Sur la partie frontale des troncs de vieux mélèzes, il est souvent possible d'observer le rythme régulier des cernes annuels plus étroits, reflétant les gradations de la tordeuse du mélèze.

des Grisons, des pullulations se sont produites occasionnellement dans des régions ouvertes au Nord telles que la vallée de l'Albula, l'Oberhalbstein, la vallée d'Avers, le Domleschg ainsi que la région de Davos et le Val Poschiavo (AUER 1975a).

Reconstitution de cycles passés

Il est vrai que le mélèze, qui perd ses aiguilles en hiver, parvient à compenser la destruction de ses aiguilles en été en cas d'infestation en débourrant une nouvelle fois grâce aux substances de réserve contenues dans le bois. Cependant, la croissance lors des années d'infestation est fortement réduite ce que reflètent des cernes annuels plus étroits du tronc (WEBER 1997, BALTENSWEILER *et al.* 2008). Ces années-là, le cerne contient moins de cellules de bois initial et sa zone de bois final reste étroite et constituée de cellules aux parois minces. Les rondelles de tronc de mélèze originaires de Haute-Engadine ou les poutres d'anciennes maisons valaisannes révèlent souvent un espace de huit à dix ans entre les cernes les plus minces (fig. 6). Cela reflète le cycle de la tordeuse du mélèze. Les recherches ont aussi montré que quatre ans après le début de sa gradation, cet insecte peut causer une réduction de biomasse de 1130 kg/ha (PETERS *et al.* 2017). Les cycles de la tordeuse du mélèze existent depuis fort longtemps: grâce à des échantillons de bois de mélèzes vivants et de poutres de bâtiments historiques, les études dendroécologiques en Valais ont permis de reconstituer ces cycles sur une durée de 1200 ans. Leur périodicité moyenne était de 9,3 ans (fig. 7; ESPER *et al.* 2007). Bien que l'intensité des infestations ait varié durant cette période, la périodicité des cycles est restée étonnamment constante. Ni le Moyen Âge plus chaud (du VI^e au XV^e siècle), ni ce qu'on appelle le Petit Âge glaciaire (du XV^e au XIX^e siècle) n'ont influencé ce cycle.

Qu'est-ce qui détermine les cycles?

L'étonnante régularité des cycles pose la question des mécanismes de régulation. La première étude détaillée d'une gradation en Engadine avait révélé que, lors de l'effondrement de leur population, les chenilles étaient infestées par un virus. C'est ainsi que cette virose a été considérée comme principal facteur de cette

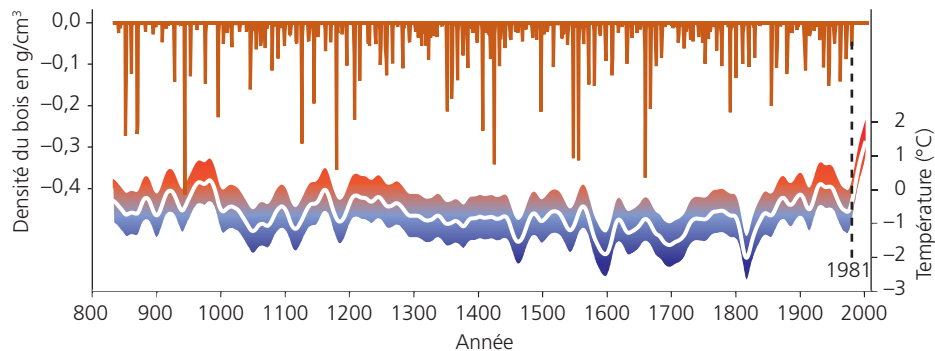


Fig. 7. Cycles des populations de tordeuses du mélèze en Valais reconstitués à l'aide de la densité des cernes annuels. Dans le haut de la figure, la différence de densité du bois entre arbres infestés et non infestés est indiquée comme mesure de l'intensité de l'infestation. La partie du bas représente l'écart de température moyenne par rapport à la période 1961-1990 (selon ESPER *et al.* 2007).

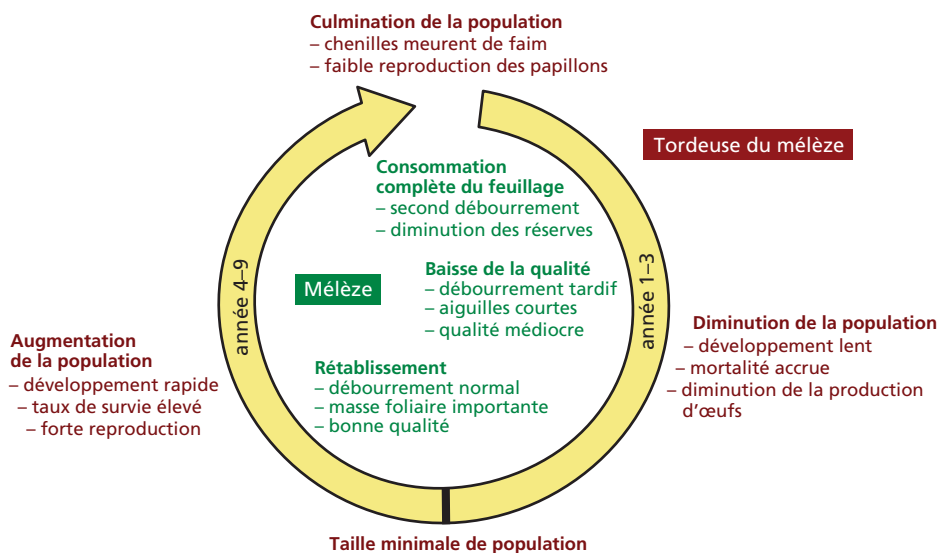


Fig. 8. Cycle de neuf ans des interactions entre le mélèze et la tordeuse du mélèze.

dynamique. Mais lors de la gradation suivante, cette virose n'a pratiquement plus joué de rôle et on a découvert plusieurs nouveaux processus en cours qui agissent sur les cycles.

Rétroaction négative de la qualité des aiguilles

Il existe une relation étroite entre le développement des chenilles et la qualité des aiguilles de mélèzes (fig. 8). Ces interactions ont fait l'objet de recherches approfondies (BENZ 1974).

Arrivées au point culminant de la gradation, les chenilles de la tordeuse du mélèze souffrent de la concurrence. La plus grande partie de la masse foliaire est dévorée ou se dessèche après un grignotage incomplet par les chenilles (cf. fig. 4). Leur ressource alimentaire s'épuise,

leur mortalité augmente et les rares papillons à se développer produisent nettement moins d'œufs en automne.

Ayant perdu de sa masse foliaire, le mélèze produit moins d'assimilats pour sa croissance et la formation de réserves. S'il perd plus de la moitié de ses aiguilles, il débouresse une seconde fois fin juillet et reverdit (fig. 9). Ce second débouressement se fait cependant aux dépens des réserves, qui ne pourront plus être reconstituées avant l'automne par la photosynthèse des nouvelles aiguilles. Ce sont des années où, pour compenser quelque peu les pertes de réserves, le mélèze retarde la chute de ses aiguilles jusqu'en fin d'automne, risquant ainsi de perdre ses aiguilles encore vertes sous l'action d'un gel précoce, avant d'avoir pu emmagasiner les éléments nutritifs et ressources énergétiques dans le bois et les racines pour l'hiver.

Conséquence logique du grignotage de la tordeuse du mélèze, la qualité des aiguilles suit, elle aussi, un cycle: le printemps suivant, en raison des faibles réserves, les mélèzes débourrent plus tard. Leurs aiguilles se développent plus lentement et leur taille est réduite de 30 à 70 pour cent. Elles contiennent davantage de fibres brutes et tendanciellement moins de protéines et d'azote que les années normales. Pour la tordeuse du mélèze comme pour toutes les chenilles phytophages hibernant au stade

de l'œuf, la synchronisation entre le débourrement et l'éclosion des jeunes chenilles est déterminante. Durant les années suivant une reproduction de masse, la synchronisation fonctionne moins bien et les aiguilles de mélèzes, encore fraîches et digestes, manquent aux jeunes chenilles qui éclosent normalement, en fonction de la température. C'est ainsi que meurent de faim les tordeuses du mélèze qui éclosent précocement. Les survivantes trouvent des aiguilles de moindre qualité, peu di-

gestes et moins nourrissantes. Elles se développent plus lentement, prennent moins de poids et sont sujettes à une mortalité plus élevée. Les papillons issus de telles chenilles pondent 90 pour cent d'œufs en moins. Cette rétroaction différée provoque un recul drastique de la densité de population.

Les mélèzes se rétablissent en trois ans environ. La population de tordeuses du mélèze profite de la nourriture de meilleure qualité et augmente à nouveau. Ces interactions entre l'arbre hôte et la tordeuse du mélèze sont un élément important des autres mécanismes de régulation décrits ci-après.



Fig. 9. Si plus de la moitié des aiguilles vient à manquer, le mélèze débourre une seconde fois fin juillet. À ce moment, les chenilles sont déjà nymphosées au sol.



Fig. 10. Chenille de tordeuse du mélèze portant l'œuf d'une guêpe parasite. Les insectes parasites sont l'un des principaux facteurs influant sur les cycles de la tordeuse du mélèze.

Régulation par les ennemis naturels

Les principaux ennemis naturels sont des guêpes et des mouches parasites (fig. 10), dont on connaît plus de 100 espèces (DELUCCHI 1982). L'éventail de ces espèces est fonction de l'altitude et de la phase de gradation. La mortalité causée par les parasitoïdes chez la tordeuse du mélèze est généralement inférieure à 10 pour cent au début d'une reproduction de masse, de 20 pour cent au point de culmination et jusqu'à 80 pour cent lors de l'effondrement de la population (BALTENSWEILER 1968, DELUCCHI 1982). Les cycles des ennemis naturels ont environ deux ans de retard par rapport à la tordeuse du mélèze. Les nouveaux modèles basés sur l'analyse de séries chronologiques montrent qu'avec un modèle simple hôte-parasitoïde (analogue au modèle prédateur-proie), on peut expliquer 90 pour cent des taux de croissance de la tordeuse du mélèze (TURCHIN *et al.* 2003). Si l'on introduit la rétroaction mentionnée avec la qualité des aiguilles, la concordance entre modèle et relevés de terrain s'améliore encore un peu (IYENGAR *et al.* 2016, TURCHIN *et al.* 2003). Le décalage des phases que l'on observe est typique des relations prédateur-proie (loi de Lotka-Volterra). Cela montre la forte influence des parasitoïdes sur le déroulement des cycles de la tordeuse du mélèze.

Vitalité de divers écotypes

La tordeuse du mélèze comprend deux écotypes (races) différents: la forme «mélèze» et la forme «arolle». Les chenilles gris noir de la première se nourrissent presque exclusivement d'aiguilles de mélèze et subissent une très forte mortalité si elles s'alimentent sur l'arolle. Sur le mé-

lèche et avec des aiguilles de bonne qualité, le développement de leurs œufs est nettement plus rapide et la mortalité des chenilles moindre que chez la forme «arolle» (DAY et BALTENSWEILER 1972). La forme «mélèze» produit une quantité d'œufs plus élevée, en outre mieux adaptés au moment du débourrement (synchronisation) qui se produit environ deux semaines plus tôt que la forme «arolle». Les chenilles jaune gris de la forme «arolle» (fig. 11) se nourrissent principalement des nouvelles pousses de cette essence, mais se retrouvent également sur les mélèzes, les pins et les épicéas. La forme «arolle» se développe nettement plus lentement et produit moins d'œufs que la forme «mélèze». Toutefois, sur les aiguilles de mélèze de mauvaise qualité, elle bénéficie d'un taux de survie supérieur à la forme «mélèze».

Ces deux écotypes présentent donc une vitalité écologique différente et leurs papillons réagissent même à des phéromones distinctes (GUERIN *et al.* 1984). Il existe des formes intermédiaires entre ces deux écotypes (formes de transition) qui se développent aussi bien sur le mélèze que sur l'arolle.

Les dominances respectives de ces deux écotypes se modifient au cours d'une gradation. La forme foncée «mélèze» domine dans une proportion de 80 pour cent au début d'une reproduction de masse, sur des aiguilles de mélèze de bonne qualité où elle se développe plus vite que la forme «arolle» ou intermédiaire. Après défoliation complète au point culminant de la gradation, les mélèzes débourrent plus tard mais les aiguilles sont de moindre qualité, ce qui favorise les formes «arolle» et les formes intermédiaires, qui éclosent plus tard et survivent mieux sur ces aiguilles. La proportion de ces dernières formes monte à 80 pour cent. Mais comme elles se reproduisent moins, la densité générale de tordeuses du mélèze continue de diminuer. C'est seulement lorsque la qualité des aiguilles s'est améliorée que la forme «mélèze», alors plus vigoureuse, peut s'imposer et voir son taux de reproduction augmenter à nouveau fortement (BALTENSWEILER 1993b).

On observe dans certaines parties des Alpes un cycle propre de la forme claire «arolle», qui se déroule en synchronisation et avec la même périodicité que sur le mélèze (DORMONT *et al.* 2006). Comme ces chenilles «arolle» ne consomment que les aiguilles des nouvelles pousses et ne provoquent pas de nouveau débourrement,

elles ne subissent pas l'influence d'une rétroaction négative par la qualité de la nourriture, à la différence de l'écotype «mélèze». Cela semble également indiquer une influence marquée des parasitoïdes sur le déroulement du cycle.

Migration et dispersion des papillons

Pendant une gradation, les populations de tordeuses du mélèze sont autant capables de migrations locales que de dispersion sur de longues distances (BALTENSWEILER et RUBLI 1999). Si une défoliation totale a lieu dans des zones d'optimum, les papillons des générations suivantes se déplacent vers des altitudes plus basses pour pondre sur des mélèzes encore épargnés par les chenilles. Les années suivantes, lorsque les arbres sont rétablis, les papillons remontent le soir contre les vents de vallée dominants vers les zones d'optimum en amont, où la synchronisation est meilleure. C'est là que l'on peut observer les cycles les plus réguliers.

À plus grande échelle, la dispersion de papillons par le vent se produit entre les vallées internes des Alpes. Après la défoliation généralisée des mélèzes, au sommet d'une gradation, les papillons quittent la région en masse et sont transportés vers les vallées voisines par le vent d'ouest sou-

vent dominant. C'est pourquoi les variations cycliques des populations de tordeuses du mélèze sont connues non seulement en Valais et en Engadine, mais aussi dans de nombreuses autres vallées de l'arc alpin (fig. 12). Les cycles sont cependant décalés dans le temps. Les premières gradations s'observent dans les vallées des Alpes maritimes françaises (Briançonnais), puis les années de culmination se déplacent vers l'est à une vitesse de 200 à 300 kilomètres par an (JOHNSON *et al.* 2004) sur environ 600 kilomètres à travers l'arc alpin: Alpes maritimes, vallée d'Aoste, Valais, Engadine, Valteline, Dolomites, Styrie. Le décalage des gradations dans le temps est de trois à quatre ans. Il a été possible de prouver, grâce à des pièges à lumière et à phéromones répartis dans tout l'espace alpin jusqu'au Plateau suisse, que d'innombrables papillons sont emportés durant les gradations par-dessus les cols vers les vallées voisines à l'est ou aussi sur le Plateau, où ils complètent les populations locales (BALTENSWEILER et FISCHLIN 1979; BJØRNSTAD *et al.* 2002). Cela explique pourquoi les populations des diverses vallées alpines sont étroitement apparentées (DELAMAIRE *et al.* 2010).

À l'intérieur de l'arc alpin, on a identifié deux «épïcètres» qui démontrent une



Fig. 11. À la différence de la chenille de l'écotype foncé «mélèze», (fig. 4c), la forme claire «arolle» est munie d'une capsule céphalique jaune orangé. En outre, son potentiel de reproduction est plus faible que celui de la forme «mélèze».

Le cycle de la tordeuse du mélèze en bref

Divers facteurs permettent d'expliquer les cycles réguliers des densités de population de chenilles de la tordeuse du mélèze. Un cycle se déroule à peu près comme suit: la meilleure synchronisation entre le débourrement des mélèzes et l'éclosion des jeunes chenilles a lieu dans les zones d'optimum en altitude (1700 à 2000 m) et les insectes se reproduisent rapidement. Il s'agit principalement de chenilles de la forme foncée «mélèze», dotées d'une forte vitalité écologique. À ce stade, l'effet régulateur des guêpes parasites n'est pas en mesure de contrer l'augmentation de la densité des populations de tordeuses du mélèze, dont le taux de multiplication annuel est supérieur à vingt. Au point culminant de la gradation, les grandes quantités de chenilles causent la destruction totale des aiguilles et par conséquent, un grand nombre de chenilles meurent de faim et les femelles survivantes pondent moins d'œufs. Les années suivantes, la qualité des aiguilles de mélèzes se dégrade nettement et le débourrement est retardé. Cela favorise les formes «arolles» et les formes intermédiaires, qui s'alimentent également sur le mélèze et dont la vitalité est meilleure dans ces conditions. Mais en raison du fort taux de mortalité des chenilles et d'une reproduction réduite des papillons, les populations de tordeuses du mélèze diminuent. En outre, c'est à ce moment que l'effet des populations accrues des guêpes parasites se déploie pleinement et que la mortalité

des chenilles approche les 100 pour cent. De nombreux papillons migrent vers des zones plus basses où les descendants seront confrontés l'année suivante à une synchronisation moins favorable avec leur arbre-hôte, mais où la qualité de la nourriture sera meilleure. Une grande partie de ces papillons se laissent porter par les vents d'ouest vers les vallées alpines limitrophes, ce qui engendre une onde de propagation des gradations d'ouest en est à travers les Alpes. Trois ou quatre ans plus tard, les populations régionales de tordeuses du mélèze ont atteint leur niveau le plus bas alors que la période de débourrement et la qualité des aiguilles de mélèze se sont à nouveau normalisées. Les populations des guêpes parasites se sont effondrées en raison du manque d'hôtes et, localement, les papillons des zones inférieures ont rejoint les zones d'optimum. Les chenilles claires de la forme «arolle» passent au second plan et sont remplacées par la forme «mélèze» qui se reproduit à nouveau plus fortement.

Les mécanismes fondamentaux s'inscrivent donc au niveau local et sont fonction principalement de la régulation par les ennemis naturels et des rétroactions négatives avec la qualité nutritive des aiguilles de mélèze. Le transport longue distance des papillons à travers l'arc alpin stabilise et synchronise les cycles de la tordeuse du mélèze. Ces mécanismes sont expliqués en détail dans le texte.

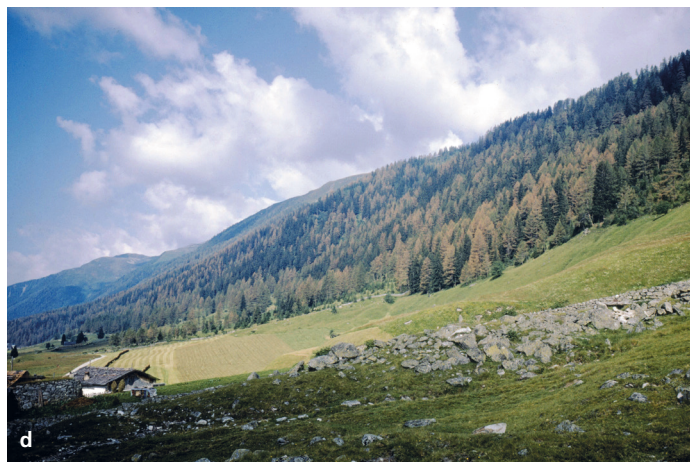


Fig. 12. Au point culminant d'une gradation de tordeuses du mélèze, les mélézins se colorent de brun rouge en plein été. Les papillons quittent ensuite ces régions et se laissent porter vers les vallées voisines à l'est. Cela provoque une onde d'infestations d'ouest en est, à partir des Alpes occidentales françaises, pour arriver environ quatre ans plus tard dans le Tyrol du Sud et en Carinthie. Photos historiques de 1964 à 1979 provenant de a) Val Guisane, France; b) Vallée de Saas, Valais; c) Engadine, Grisons; d) Val Aurina, Italie.

certaine dynamique propre et dont les ondes de propagation recouvrent le mouvement d'ouest en est. Les deux foyers principaux sont le Briançonnais en France (fig. 13) et la région des Alpes orientales Engadine/Val Venosta (BALTENSWEILER et RUBLI 1999; JOHNSON *et al.* 2004; SAULNIER *et al.* 2017). Ces régions se caractérisent par un haut degré d'interconnexion, autrement dit par une proximité géographique d'habitats favorables et peu d'habitats intermédiaires moins favorables (JOHNSON *et al.* 2004).

La tordeuse du mélèze face au changement climatique

Comme les densités de population maximales des trois derniers cycles (1989, 1999, 2009) en Engadine n'ont même pas atteint la moitié des valeurs précédentes (fig. 5), les colorations des mélèzins à large échelle ne se sont généralement pas produites. En France également, les maxima de ces périodes sont restés à un niveau beaucoup plus bas. En Valais aussi, peu d'infestations ont été observées durant ces périodes, à l'exception d'un cas isolé dans la vallée de Zermatt. En conséquence, la réduction de la densité des cernes annuels ne s'observe plus en Valais depuis 1981 (fig. 7). Par contre, la périodicité d'environ neuf ans ne s'est modifiée ni en Engadine, ni en France. Les cycles se poursuivent avec régularité, mais avec moins d'amplitude. Les causes de la baisse des maxima ne sont pas élucidées, mais elles devraient être liées à l'augmentation des températures durant ces dernières décennies (JOHNSON *et al.* 2010). Avec les automnes plus chauds et les hivers plus doux, l'activité respiratoire des œufs en hibernation s'intensifie et il est possible que leur réserves énergétiques s'épuisent prématurément (BALTENSWEILER 1993a). Mais surtout, il se pourrait que la synchronisation décisive du débourrement et de l'éclosion des chenilles au printemps se soit altérée. Si une partie des chenilles éclosent avant le débourrement et meurent de faim, la densité des populations s'en ressent fortement. Les températures estivales plus élevées des 30 dernières années ont probablement aussi accru la mortalité des œufs lors des hivers qui ont suivi (BALTENSWEILER *et al.* 1971). En outre, les analyses de cernes sur les 200 dernières années a révélé que dans tout l'arc alpin, lorsque les températures augmen-



Fig. 13. Après trois cycles de tordeuse du mélèze et près de 40 ans sans coloration perceptible des mélèzins, une gradation accompagnée de colorations nettement visibles a débuté en 2016 dans les Alpes maritimes françaises (Barcelonnette 2016).

tent, les intensités maximales d'infestations se déplacent en altitude (JOHNSON *et al.* 2010, SAULNIER *et al.* 2017).

Importance de la tordeuse du mélèze

Alors que la littérature ancienne désigne la tordeuse du mélèze comme «ravageur dans tous les sens du terme» (COAZ 1894), les recherches intensives ont mené à une nette relativisation de ce terme. Comme le mélèze débourre une seconde fois fin juillet après une forte défoliation, il est capable de compenser au moins partiellement la réduction de l'activité photosynthétique. Toutefois, il en résulte une perte d'accroissement en bois et, les années sèches, une défoliation totale peut mener au dépérissement de mélèzes (BALTENSWEILER *et al.* 2008). Les recherches effectuées en Haute-Engadine montrent cependant que le taux de mortalité des mélèzes reste normalement au-dessous d'un pour cent et que la perte d'accroissement est négligeable (BALTENSWEILER et RUBLI 1984). Les longues séries d'analyses dendrochronologiques (fig. 7) prouvent que le mélèze et la tordeuse du mélèze coexistent déjà depuis des millénaires.

Au milieu du XX^e siècle, la coloration à grande échelle des mélèzes faisait surtout

craindre une diminution du nombre de touristes (AUER 1974; fig. 15) mais on n'a pas observé d'effets dans ce sens.



Fig. 14. Au point culminant d'une gradation, les chenilles de la tordeuse du mélèze se laissent choir des mélèzes totalement défoliés le long d'un fil de soie et endommagent les jeunes ardoises et épicéas en sous-bois.



Fig. 15. Même si les mélèzes infestés ont l'air «malades» pour les personnes non averties, ce phénomène millénaire représente un processus naturel inhérent à la dynamique des forêts de mélèzes et d'arolles. Généralement, seul un petit nombre d'arbres dépérissent (Val Bever 1999).

Si les mélèzes sont aujourd'hui dominants en de nombreux endroits, c'est qu'ils ont pu autrefois profiter de perturbations grâce à leur qualité d'essence pionnière. Au Moyen Âge, les forêts d'épicéas et d'arolles ont souvent été coupées à blanc, des incendies ont fait rage durant les périodes de guerre et l'arolle a été utilisé de tout temps pour les boiseries. Le rajeunissement de ces essences a par ailleurs souffert du pâturage en forêt et de la récolte de litière jusqu'à la fin du XIX^e siècle (COAZ 1894, BALTENSWEILER et RUBLI 1984). C'est pourquoi le mélèze, essence de lumière pionnière à croissance rapide, s'est bien établi. Mais lorsqu'un mélézain devient dense et âgé, il ne parvient plus à se rajeunir par lui-même et il fait habituellement place à une forêt composée d'essences tolérant l'ombre telles que l'arolle et l'épicéa. Ceux-ci forment la forêt climacique aussi longtemps que de nouvelles perturbations n'ont pas lieu.

Les pullulations cycliques de tordeuses du mélèze portent régulièrement atteinte aux arolles et épicéas du sous-bois (fig. 14). Comme la forme «arolle» ne se nourrit que sur les rameaux frais de l'année, l'arolle subit surtout des dommages causés par la forme intermédiaire liée au «mélèze», qui ronge également des aiguilles plus âgées (BALTENSWEILER et RUBLI 1984). Après une défoliation complète des mélèzes, les chenilles de cette forme intermédiaire rejoignent le sol suspendues à un fil

de soie et accèdent ainsi aux arolles du sous-bois. Alors que le mélèze peut compenser la défoliation par un nouveau dé-

bourrement, l'arolle ne le peut que dans une mesure limitée et les zones de couronne touchées dépérissent. Les dommages les plus graves s'observent sur les arolles de moins de cinq mètres (BALTENSWEILER et RUBLI 1984). Les études menées après la pullulation de la tordeuse du mélèze de 1972 ont montré que la moitié des arolles défoliées à plus de 90 pour cent ont péri au bout de deux ans. Il est probable que des pertes supplémentaires sont survenues les années suivantes (BALTENSWEILER 1975). Les arbres ayant subi une défoliation totale notamment au stade du rajeunissement dépérissent de suite. Les arolles plus âgées sont affaiblis et souvent, une partie de leur pousse principale meurt, ce qui crée un port en buisson. Ces arbres affaiblis sont souvent attaqués par des charançons tels que le pissode *Pissodes pini* ou par des scolytes et des pucerons. Le dépérissement des arolles favorise alors les mélèzes, qui profitent de l'espace et de la lumière. Ces processus limitent le développement des arolles dans la zone d'optimum de la tordeuse du mélèze et retardent ainsi la transition entre mélézins et forêts climaciques de mélèzes et

Confusions possibles

En montagne, d'autres facteurs que la tordeuse du mélèze peuvent causer des colorations marquées des couronnes.

- **Gel tardif**: en cas de gel tardif au printemps, les aiguilles ou pointes d'aiguilles gelées confèrent une coloration jaune aux couronnes de mélèzes. Généralement, seules les aiguilles des rameaux courts, qui débourrent tôt, sont touchées. Les rameaux longs se développent plus tard et sont souvent épargnés. Le rétablissement des mélèzes par un nouveau débourrement débute nettement plus tôt qu'après une infestation de tordeuses du mélèze.
- **Teigne minière du mélèze** (*Coleophora laricella*): les chenilles de ce petit papillon minent les aiguilles de mélèze. Elles colonisent de préférence les mélèzes sur des stations ensoleillées (p. ex. en lisière). Souvent, l'infestation est plus forte dans la partie inférieure du houppier. À l'aide des aiguilles évidées, les chenilles les plus âgées confectionnent un petit fourreau caractéristique d'environ 3 à 4 mm de long pour s'y protéger.
- **Nonne** (*Lymantria monacha*): Il arrive que les infestations de chenilles du soient visibles, surtout en Valais. De tels effets remarquables, dus à la destruction des aiguilles, ne touchent généralement que peu d'hectares. Lors des reproductions de masse, les chenilles tachetées de gris blanc et atteignant 6 cm de long produisent des déjections qui couvrent le sol forestier.
- **Chermès de l'épicéa** (*Adelges* spp., *Sacchiphantes* spp.): certaines espèces de ces pucerons obéissent à une alternance obligatoire d'hôte entre l'épicéa et le mélèze. *Adelges geniculatus* ne se développe même que sur le mélèze. La succion des pucerons coude les aiguilles, qui jaunissent à l'endroit du pli. Les pucerons excrètent également une laine cireuse caractéristique servant principalement à protéger les œufs.
- **Champignons des aiguilles**: les infections fongiques par *Meria laricis* et *Mycosphaerella laricina* peuvent causer des colorations des couronnes de mélèzes en été. En observant les aiguilles à la loupe, on découvre des petites taches et des fructifications. Le plus souvent, l'infestation ne se manifeste nettement qu'en plein été et les mélèzes touchés ne débourrent pas une seconde fois.

Informations: www.wsl.ch/diagnoseonline

d'arolles. La tordeuse du mélèze joue donc un rôle écologique important pour les mélézins des vallées intérieures des Alpes.

La perte momentanément complète des aiguilles au point culminant de la gradation exerce naturellement aussi des effets sur d'autres insectes consommant les aiguilles, comme les chenilles de papillons ou de tenthrèdes qui disparaissent presque complètement les années où les tordeuses du mélèze culminent (LOVIS 1975). Celles-ci ont donc aussi une influence essentielle sur l'entomofaune des mélézins concernés.

Mesures

Comme déjà mentionné, la voracité de la tordeuse du mélèze a des effets négatifs minimes sur les mélézins et ne justifie aucune mesure. Pour des raisons scientifiques, des essais de traitement au DDT et avec d'autres insecticides ont eu lieu dans la vallée de Conches et en France en 1963. Les effets n'ont duré qu'une saison et n'ont pas influencé le cycle de la tordeuse du mélèze (AUER 1974), car les importants mouvements migratoires des papillons avaient remplacé les populations détruites. Aujourd'hui, les pesticides sont en principe interdits dans les forêts suisses.

En cas de forte infestation, il est important d'informer à temps la population locale et les vacanciers, d'expliquer la cause des colorations brunes des forêts et de favoriser l'acceptation de ce phénomène spectaculaire.

Bibliographie

- AUER, C., 1974: Ein Feldversuch zur gezielten Veränderung zyklischer Insektenpopulationsbewegungen – Quantitative Ergebnisse von Grossversuchen mit DDT und Phosphamidon gegen den grauen Lärchenwickler (*Zeiraphera diniana* Gn.) im Goms, Kanton Wallis, 1963–1972. Schweiz. Z. Forstwes. 125: 333–358.
- AUER, C., 1975a: Jährliche und langfristige Dichteveränderungen bei Lärchenwicklerpopulationen (*Zeiraphera diniana* Gn.) ausserhalb des Optimumgebietes. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 48: 47–58.
- AUER, C., 1975b: Ziel und Stand der Forschungen über den grauen Lärchenwickler (LW) 1949–1974. Bündner Wald 1: 7–32.
- BALTENSWEILER, W., 1966: Zur Erklärung der Massenvermehrung des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera griseana* Hb. = *diniana* Gn.) I. Die Massenvermehrungen in Mitteleuropa. Schweiz. Z. Forstwes. 117: 466–491.
- BALTENSWEILER, W., 1968: Ein Modellobjekt tierökologischer Forschung: der Graue Lärchenwickler, *Zeiraphera griseana* (= *Semasia diniana*). Biol. Rundschau 6: 160–167.
- BALTENSWEILER, W.; GIESE, R.L.; AUER, C., 1971: The grey larch bud moth: its population fluctuation in optimum and suboptimum areas. Sampling and modeling biological populations and population dynamics 2: 401–420.
- BALTENSWEILER, W., 1975: Zur Bedeutung des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera diniana* Gn.) für die Lebensgemeinschaft des Lärchen-Arvenwaldes. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 48: 5–12.
- BALTENSWEILER, W.; FISCHLIN, A., 1979: The rôle of migration for the population dynamics of the larch bud moth, *Zeiraphera diniana* Gn. (Lep. Tortricidae). Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 52: 259–271.
- BALTENSWEILER, W.; RUBLI, D., 1984: Forstliche Aspekte der Lärchenwickler-Massenvermehrungen im Oberengadin. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Vers.wes. 60: 5–148.
- BALTENSWEILER, W.; FISCHLIN, A., 1988: The larch bud moth in the Alps. In: BERRYMAN, A.A. (Ed.), Dynamics of forest insect populations. New York, Plenum Press. 331–351.
- BALTENSWEILER, W., 1993a: Why the larch bud-moth cycle collapsed in the subalpine larch-cembra pine forests in the year 1990 for the first time since 1850. Oecologia 94: 62–66.
- BALTENSWEILER, W., 1993b: A contribution to the explanation of the larch bud moth cycle, the polymorphic fitness hypothesis. Oecologia 93: 251–255.
- BALTENSWEILER, W.; RUBLI, D., 1999: Dispersal: an important driving force of the cyclic population dynamics of the larch bud moth, *Zeiraphera diniana* Gn. For. Snow Landsc. Res. 74: 3–153.
- BALTENSWEILER, W.; WEBER, U.M.; CHERUBINI, P., 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.
- BENZ, G., 1974: Negative Rückkoppelungen durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische Veränderung der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, *Zeiraphera diniana* (Guenée) (Lep., Tortricidae). Z. Ang. Entomol. 76: 196–228.
- BJØRNSTAD, O.N.; PELTONEN, M.; LIEBHOLD, A.M.; BALTENSWEILER, W., 2002: Waves of larch budmoth outbreaks in the European Alps. Science 298: 1020–1023.
- COAZ, J., 1894: Über das Auftreten des grauen Lärchenwicklers (*Steganoptycha pinicolana* Zell.) als Schädling in der Schweiz und den angrenzenden Staaten. Bern, Stämpfli. 21 S.
- DAVALL, A., 1857: *Tortrix pinicolana* Zeller. Nouvelle phalène du mélèze. Schweiz. Forst-Journal 8: 197–210.
- DAY, K.R.; BALTENSWEILER, W., 1972: Change in proportion of larval colourtypes of the larchform *Zeiraphera diniana* when reared on two media. Entomol. Exp. Appl. 15: 287–298.
- DELAMAIRE, S.; ESSELINK, G.D.; SAMIEI, L.; COURTIN, C.; MAGNOUX, E.; ROUSSELET, J.; SMULDERS, M.J., 2010: Isolation and characterization of six microsatellite loci in the larch budmoth *Zeiraphera diniana* (Lepidoptera: Tortricidae). Eur. J. Entomol. 107: 267.
- DELUCCHI, V.; AESCHLIMANN, J.P.; GRAF, E., 1975: The regulating action of egg predators on the populations of *Zeiraphera diniana* Guénée (Lep. Tortricidae). Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 48: 37–45.
- DELUCCHI, V., 1982: Parasitoids and hyperparasitoids of *Zeiraphera diniana* [Lep., Tortricidae] and their role in population control in outbreak areas. Entomophaga 27: 77–92.
- DORMONT, L.; BALTENSWEILER, W.; CHOQUET, R.; ROQUES, A., 2006: Larch- and pine-feeding host races of the larch bud moth (*Zeiraphera diniana*) have cyclic and synchronous population fluctuations. Oikos 115: 299–307.
- ESPER, J.; BÜNTGEN, U.; FRANK, D.C.; NIEVERGELT, D.; LIEBHOLD, A., 2007: 1200 years of regular outbreaks in alpine insects. Proc. Royal Soc. London B 274: 671–679.
- GUERIN, P.M.; BALTENSWEILER, W.; ARN, H.; BUSER, H.R., 1984: Host race pheromone polymorphism in the larch budmoth. Experientia 40: 892–894.
- HARTL-MEIER, C.; ESPER, J.; LIEBHOLD, A.; KONTTER, O.; ROTHE, A.; BÜNTGEN, U., 2017: Effects of host abundance on larch budmoth outbreaks in the European Alps. Agric. For. Entomol. 19: 376–387.
- IYENGAR, S.V.; BALAKRISHNAN, J.; KURTHS, J., 2016: Impact of climate change on larch budmoth cyclic outbreaks. Scientific Reports 6: 27845.
- JOHNSON, D.M.; BJØRNSTAD, O.N.; LIEBHOLD, A.M., 2004: Landscape geometry and travelling waves in the larch budmoth. Ecol. Letters 7: 967–974.
- JOHNSON, D.M.; BÜNTGEN, U.; FRANK, D.C.; KAUSRUD, K.; HAYNES, K.J.; LIEBHOLD, A.M.; ESPER, J.; STENSETH, N.C., 2010: Climatic warming disrupts recurrent Alpine insect outbreaks. PNAS 107: 20576–20581.
- LOVIS, C., 1975: Contribution à l'étude des tenthrèdes du mélèze (Hymenoptera: Symphyta) en relations avec l'évolution dynamique des populations de *Zeiraphera diniana* Guénée (Lepidoptera: Tortricidae) en Haute-Engadine. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 48: 181–192.

MAKSYMOW, J.K., 1959: Beitrag zur Biologie und Ökologie des Grauen Lärchenwicklers *Zeiraphera griseana* (Hb.) (Lepidoptera, Tortricidae) im Engadin. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes. 35: 277–315.

PETERS, R.L.; KLESSE, S.; FONTI, P.; FRANK, D.C., 2017: Contribution of climate vs. larch budmoth outbreaks in regulating biomass accumulation in high-elevation forests. For. Ecol. Manage. 401: 147–158.

SAULNIER, M.; ROQUES, A.; GUIBAL, F.; ROZENBERG, P.; SARACCO, G.; CORONA, C.; EDOUARD, J.L., 2017: Spatiotemporal heterogeneity of larch budmoth outbreaks in the French Alps over the last 500 years. Can. J. For. Res. 47: 667–680.

TURCHIN, P.; WOOD, S.N.; ELLNER, S.P.; KENDALL, B.E.; MURDOCH, W.W.; FISCHLIN, A.; CASAS, J.; MCCAULEY, E.; BRIGGS, C.J., 2003: Dynamical effects of plant quality and para-

sitism on population cycles of larch budmoth. Ecology 84: 1207–1214.

WEBER, U.M., 1997: Dendroecological reconstruction and interpretation of larch budmoth (*Zeiraphera diniana*) outbreaks in two central alpine valleys of Switzerland from 1470–1990. Trees 11: 277–290.

Cette notice s'appuie sur un chapitre du livre (en allemand): Insectes en forêt – Diversité, fonctions et importance (2017, B. Wermelinger). Haupt, Bern, Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf; 367 S.

Contact

Beat Wermelinger
Institut fédéral de recherches WSL
Zürcherstrasse 111
CH-8903 Birmensdorf
beat.wermelinger@wsl.ch

Photos

Beat Wermelinger (fig. 1, 2, 3, 4, 6, 9, 14, 15), Beat Forster (fig. 11,13), Beat Fecker (fig. 10), Waldentomologie WSL (fig.12)

Citation

WERMELINGER, B.; FORSTER, B.; NIEVERGELT., D., 2018: Cycles et importance de la tordeuse du mélèze. Not. prat. 61. 12 p.

Notice pour le praticien ISSN 1012-6554

Concept

Les résultats de la recherche sont élaborés pour constituer des pôles de savoir et des guides d'action à l'intention des acteurs de la pratique. Cette série s'adresse aux milieux de la foresterie et de la protection de la nature, aux autorités, aux écoles ainsi qu'aux non-initiés.

La version allemande de cette série est intitulée

Merkblatt für die Praxis ISSN 1422-2876.

Les éditions italiennes paraissent occasionnellement dans le périodique

Notizie per la pratica (ISSN 1422-2914).

Les dernières parutions (consultez www.wsl.ch/notices)

N° 60: Le sol forestier vit – diversité et fonctions des organismes vivants du sol.

WALSER, M. *et al.* 2018. 12 p.

N° 59: La forêt suisse face aux changements climatiques: quelles évolutions attendre?

B. ALLGAIER LEUCH *et al.* 2017. 12 p.

N° 58: Chalcographe et micrographie. B. FORSTER 2017. 8 p.

N° 57: Le dépérissement des pousses du frêne. Biologie, symptômes et recommandations pour la gestion. D. RIGLING *et al.* 2016. 8 p.

N° 56: Développement urbain et paysager dans les zones proches des agglomérations.

Exigences spatiales de l'être humain et de la nature. S. TOBIAS *et al.* 2016. 16 p.

N° 55: Le chêne face aux changements climatiques. Perspectives d'avenir d'une essence.

P. BONFILS *et al.* 2015. 12 p.

N° 54: Le chancre de l'écorce du châtaignier. Symptômes, biologie et mesures pour le combattre. D. RIGLING *et al.* 2014. 8 p.

N° 53: Mise en réseau des habitats dans le paysage agricole. Chances et risques.

D. CSENSICS *et al.* 2014. 8 p.

N° 52: Bois mort en forêt. Formation, importance et conservation. T. LACHAT *et al.* 2013.

12 p.

N° 51: Relevé dans l'espace des loisirs de proximité. M. BUCHECKER *et al.* 2013. 8 p.

Managing Editor

Martin Moritzi
Institut fédéral de recherches WSL
Zürcherstrasse 111
CH-8903 Birmensdorf
martin.moritzi@wsl.ch
www.wsl.ch/notices

Le WSL est un institut de recherche du
Domaine des EPF.

Traduction: Philippe Domont, Zurich
Mise en page: Jacqueline Annen, WSL
Impression: Rüegg Media AG



climatiquement neutre

powered by ClimatePartner®

Impression | ID 11726-1503-1001



Sources mixtes

Groupe de produits provenant de forêts bien
gérées et d'autres sources contrôlées
www.fsc.org Cert no. SGS-COC-100271
©1996 Forest Stewardship Council