

# Mémoire

Présenté par COURS Jérémy

Dans le cadre de la dominante d'approfondissement  
**Gestion Forestière**

Apprentissage effectué du 01/10/2016 au 31/09/2019  
à l'Office national des forêts (ONF) - Direction forêts et risques naturels (DFRN) - Gestion durable et  
multifonctionnelle des forêts (GDMF)

## Thème

---

**Etude de la niche écologique du hanneton forestier (*Melolontha hippocastani* Fabr. 1801) dans les forêts du massif des Vosges du Nord**

---

Pour l'obtention du :  
**DIPLÔME D'INGENIEUR AGROPARISTECH**

**Enseignant-tuteur responsable d'apprentissage : Yves Ehrhart**

**Maîtres d'apprentissage : Thierry Sardin & Régine Touffait**

**Soutenu le : 02/09/2019**



**English version of this report in appendix A, page 73**

Document réalisé avec L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X.

Photos de couverture : Jérémy Cours ; à gauche = larve de hanneton forestier au 3ème stade de développement (L3); à droite : hannetons forestiers adultes consommant des feuilles de chêne sessile (*Quercus petraea*).

# Mémoire

Présenté par COURS Jérémy

Dans le cadre de la dominante d'approfondissement

**Gestion Forestière**

Apprentissage effectué du 01/10/2016 au 31/09/2019

à l'Office national des forêts (ONF) - Direction forêts et risques naturels (DFRN) - Gestion durable et multifonctionnelle des forêts (GDMF)

## Thème

---

**Étude de la niche écologique du hanneton forestier (*Melolontha hippocastani* Fabr. 1801) dans les forêts du massif des Vosges du Nord**

---

Pour l'obtention du :

**DIPLÔME D'INGENIEUR AGROPARISTECH**

**Enseignant-tuteur responsable d'apprentissage : Yves Ehrhart**

**Maîtres d'apprentissage : Thierry Sardin & Régine Touffait**

**Soutenu le : 02/09/2019**

*“Ainsi vous qui luttez parmi la foule humaine,  
Qui prétendez vous faire une place au soleil,  
Dans l’ornière longtemps le destin vous enchaîne,  
Brisés par les efforts et les nuits sans sommeil.*

*Mais l’idéal échappe aux entraves mortelles ;  
Si vous avez la foi, vous persévérez ;  
Luttez, montez, ô vous qui vous sentez des ailes,  
Jusqu’en haut du calvaire où vous les ouvrirez !”*

— Léon Advier - À propos d’un hanneton (1880)

*“Labor omnia vincit improbus”  
“Un travail acharné vient à bout de tout.”*

— Virgile - *Georgica*

**Fiche signalétique d'un mémoire**  
rédigé dans le cadre d'études à AgroParisTech

Titre : Etude de la niche écologique du hanneton forestier (*Melolontha hippocastani* Fabr. 1801) dans les forêts du massif des Vosges du Nord

Auteur : Jérémy Cours

Mots clés : hanneton, forêt, santé des forêts, dépérissement, écologie, niche écologique, entomologie, insectes, lutte, sylviculture

Stage assistant ingénieur

Date de fin de rédaction : 03 Septembre 2019

Dominante d'approfondissement

CEI

Autre

Caractéristiques : 1 volume(s) ; 215 pages ; 182 figures ; 6 annexes ; bibliographie.

Organisme d'accueil : Office national des forêts (ONF) – Direction forêts et risques naturels (DFRN) – Département gestion durable et multifonctionnelle des forêts (GDMF)

Nom du maître d'apprentissage : Thierry Sardin et Régine Touffait

Fonctions dans l'organisme : Expert national sylviculture (Thierry Sardin) et experte nationale travaux (Régine Touffait)

Nom du référent AgroParisTech : Yves Ehrhart

Résumés français et en d'autres langues :

Résumé

Le hanneton forestier (*Melolontha hippocastani* Fabr.) est un insecte coléoptère bien connu en Europe pour les dégâts qu'il peut causer dans les régénérations et pour ses vols crépusculaires impressionnant au printemps. Nous avons cherché dans ce mémoire à caractériser le choix du lieu de ponte effectué par le hanneton forestier femelle. Pour cela, nous nous sommes appuyés sur le vol d'émergence des hannetons forestiers adultes en 2019, dans les forêts du massif des Vosges du Nord. Il semble que différents éléments constitutifs des peuplements forestiers aient leur importance dans le choix du lieu de ponte. Tout d'abord, une strate arbustive basse dense semble opérer un effet barrière efficace contre les femelles hanneton. Les peuplements dont la canopée est relativement ouverte ( $\geq 15-20\%$ ) sont infestés par un plus grand nombre de pontes de hanneton. Il en est de même des peuplements mélangeant des chênes (en majorité) avec des essences résineuses. Finalement, les peuplements les plus infestés sont les peuplements ouverts, présentant un mélange chênes-résineux.

Abstract

Forest cockchafer (*Melolontha hippocastani* Fabr.) is a coleopteran insect well known in Europe for its damage that it may cause within forest seedlings and for its impressive dusk flight at spring. In this memoir, we tried to determine the choice of egg-laying place realized by female forest cockchafer. To this end, we studied forest cockchafer mass flight of 2019 which took place inside forests of North Vosges mountains. It seems that several parts of forest ecosystem have their importance in the choice of egg-laying place. Firstly, a dense low shrub layer seems have a great "barrier effect" against forest cockchafer female. Forest stands characterised by relatively open canopy ( $\geq 15-20\%$ ) are much more infested by egg-laying than more shaded place. Furthermore, oaks-coniferous mixture stands are also more infected by egg-laying. Finally, most infected stands are opened forest stands compound by oaks and coniferous.



## Engagement de non-plagiat

### ❶ Principes

- Le plagiat se définit comme l'action d'un individu qui présente comme sien ce qu'il a pris à autrui.
- Le plagiat de tout ou parties de documents existants constitue une violation des droits d'auteur ainsi qu'une fraude caractérisée
- Le plagiat concerne entre autres : des phrases, une partie d'un document, des données, des tableaux, des graphiques, des images et illustrations.
- Le plagiat se situe plus particulièrement à deux niveaux : ne pas citer la provenance du texte que l'on utilise, ce qui revient à le faire passer pour sien de manière passive ; recopier quasi intégralement un texte ou une partie de texte, sans véritable contribution personnelle, même si la source est citée.

### ❷ Consignes

- Il est rappelé que la rédaction fait partie du travail de création d'un rapport ou d'un mémoire, en conséquence lorsque l'auteur s'appuie sur un document existant, il ne doit pas recopier les parties l'intéressant mais il doit les synthétiser, les rédiger à sa façon dans son propre texte.
- Vous devez systématiquement et correctement citer les sources des textes, parties de textes, images et autres informations reprises sur d'autres documents, trouvés sur quelque support que ce soit, papier ou numérique en particulier sur internet.
- Vous êtes autorisés à reprendre d'un autre document de très courts passages *in extenso*, mais à la stricte condition de les faire figurer entièrement entre guillemets et bien sûr d'en citer la source.

### ❸ Sanctions

- En cas de manquement à ces consignes, la DEVE ou le correcteur se réservent le droit d'exiger la réécriture du document sans préjuger d'éventuelles sanctions disciplinaires.

### ❹ Engagement

Je soussigné (e) Cours Jérémy,

reconnais avoir lu et m'engage à respecter l'engagement de non-plagiat.

À Montreuil (93) le 03 septembre 2019.

Signature :





## Remerciements

Je me dois tout d'abord de remercier l'Office national des forêts (ONF) et principalement le département Gestion durable et multifonctionnelle des forêts (GDMF) de la Direction forêts et risques naturels (DFRN) et messieurs Patrice Mengin-Lecreulx et Albert Maillat. Merci pour la grande liberté dont j'ai eu droit pour mettre en œuvre tous ces projets passionnants concernant l'écologie du hanneton forestier et les moyens de résistance face à « cet Attila des forêts ».

Cependant, dans sa première partie, mon apprentissage n'était pas tourné vers le hanneton forestier. Ma première année et demie a été accompagnée de travaux sur le hêtre commun en Normandie et dans le Cantal (15). Je remercie très chaleureusement Thierry Sardin, expert national sylviculture à l'ONF, qui m'a fort bien accompagné durant cette première année et demie.

Pour la période suivante, je remercie Régine Touffait, experte nationale travaux à l'ONF, qui a continué à m'accompagner dans cet apprentissage pendant l'année et demie restante. Merci de m'avoir mis le pied à l'étrier sur un sujet qui s'est avéré très varié, qui m'a permis d'aller à la rencontre de chercheurs étrangers eux aussi confronter à des pullulations de hanneton forestier et qui m'a obligé à développer des sujets qui m'étaient trop lointains : écologie forestière, entomologie, interactions, statistiques ...

Merci à Vincent Boulanger, responsable du pôle Recherche, développement et innovation (RDI) de l'ONF à Fontainebleau, pour ses éclaircissements dans le domaine de l'écologie forestière et des statistiques ainsi que toutes les remarques constructives concernant la création des deux protocoles d'étude.

Merci à Louis-Michel Nageleisen, expert entomologie du Département santé des forêts (DSF) pour son expertise sur le sujet et surtout la mise en place de ce sujet « hanneton » car c'est lui le premier, après la rédaction d'une première note de synthèse complète concernant la biologie et l'écologie du hanneton forestier, qui a coordonné sur une vaste surface une étude sur l'habitat du hanneton forestier sur le massif des Vosges du Nord.

Merci à Claudine Richter, aujourd'hui directrice du pôle RDI national de l'ONF, pour sa participation au sein du groupe de coordination national « hanneton forestier » regroupant les forestiers de l'ONF confrontés au coléoptère et son aide précieuse dans l'organisation du workshop BENCHAFOR.

De même, merci à Nathalie Bréda pour le prêt du matériel d'évaluation de l'éclaircissement relatif en 2018, pour ses conseils concernant les 2 protocoles d'étude et pour son aide précieuse à l'organisation du Workshop.

Merci à Hubert Schmuck, correspondant observateur du DSF à l'Agence ONF de Sarrebourg, pour son accessibilité et les discussions partagées au sujet du hanneton forestier, de l'état sanitaire des forêts des Vosges du Nord et des problématiques fortes de déséquilibres forêt-ongulés.

Un GRAND merci à l'Agence ONF Nord-Alsace en les personnes de Benoit Cuillier (directeur d'agence) et Benoit Donzé (directeur du service Forêt) pour l'aide logistique sur le terrain : merci pour le prêt des véhicules, du matériel utilisé sur le terrain et pour le financement de la participation d'ouvriers forestiers au protocole de 2018.

À la suite, un autre grand merci aux ouvriers forestiers de l'Agence travaux Nord-Alsace m'ayant accompagné et aidé sur le terrain à la bonne mise en œuvre du protocole. Il n'aurait pas pu m'être possible sans vous de terminer la mise en œuvre du protocole de 2018.

Merci à Stéphane Brault, correspondant observateur du DSF dans les forêts domaniales de Compiègne-Laigue pour les données de son expérience de 2016 sur le choix du lieu de ponte par le hanneton femelle.

Et plus généralement, merci à tous ceux qui m'ont accompagné sur le terrain, qui ont participé aux discussions sur le hanneton forestier, sur les protocoles, les hypothèses de recherche ...

Merci à tous !



## Résumé

Le hanneton forestier (*Melolontha hippocastani* Fabr.) est un insecte coléoptère bien connu en Europe pour les dégâts qu'il peut causer dans les régénérations et pour ses vols crépusculaires impressionnant au printemps. Nous avons cherché dans ce mémoire à caractériser le choix du lieu de ponte effectué par le hanneton forestier femelle. Pour cela, nous nous sommes appuyés sur le vol d'émergence des hannetons forestiers adultes en 2019, dans les forêts du massif des Vosges du Nord. Il semble que différents éléments constitutifs des peuplements forestiers aient leur importance dans le choix du lieu de ponte. Tout d'abord, une strate arbustive basse dense semble opérer un effet barrière efficace contre les femelles hanneton. Les peuplements dont la canopée est relativement ouverte ( $\geq 15-20\%$ ) sont infestés par un plus grand nombre de pontes de hanneton. Il en est de même des peuplements mélangeant des chênes (en majorité) avec des essences résineuses. Finalement, les peuplements les plus infestés sont les peuplements ouverts, présentant un mélange chênes-résineux.

## Abstract

Forest cockchafer (*Melolontha hippocastani* Fabr.) is a coleopteran insect well known in Europe for its damage that it may cause within forest seedlings and for its impressive dusk flies at spring. In this memoir, we tried to determine the choice of egg-laying place realized by female forest cockchafer. To this end, we studied forest cockchafer mass flight of 2019 which took place inside forests of North Vosges mountains. It seems that several parts of forest ecosystem have their importance in the choice of egg-laying place. Firstly, a dense low shrub layer seems to have a great "barrier effect" against forest cockchafer female. Forest stands characterised by relatively open canopy ( $\geq 15-20\%$ ) are much more infested by egg-laying than more shaded places. Furthermore, oak-coniferous mixture stands are also more infected by egg-laying. Finally, most infected stands are opened forest stands composed by oaks and coniferous.



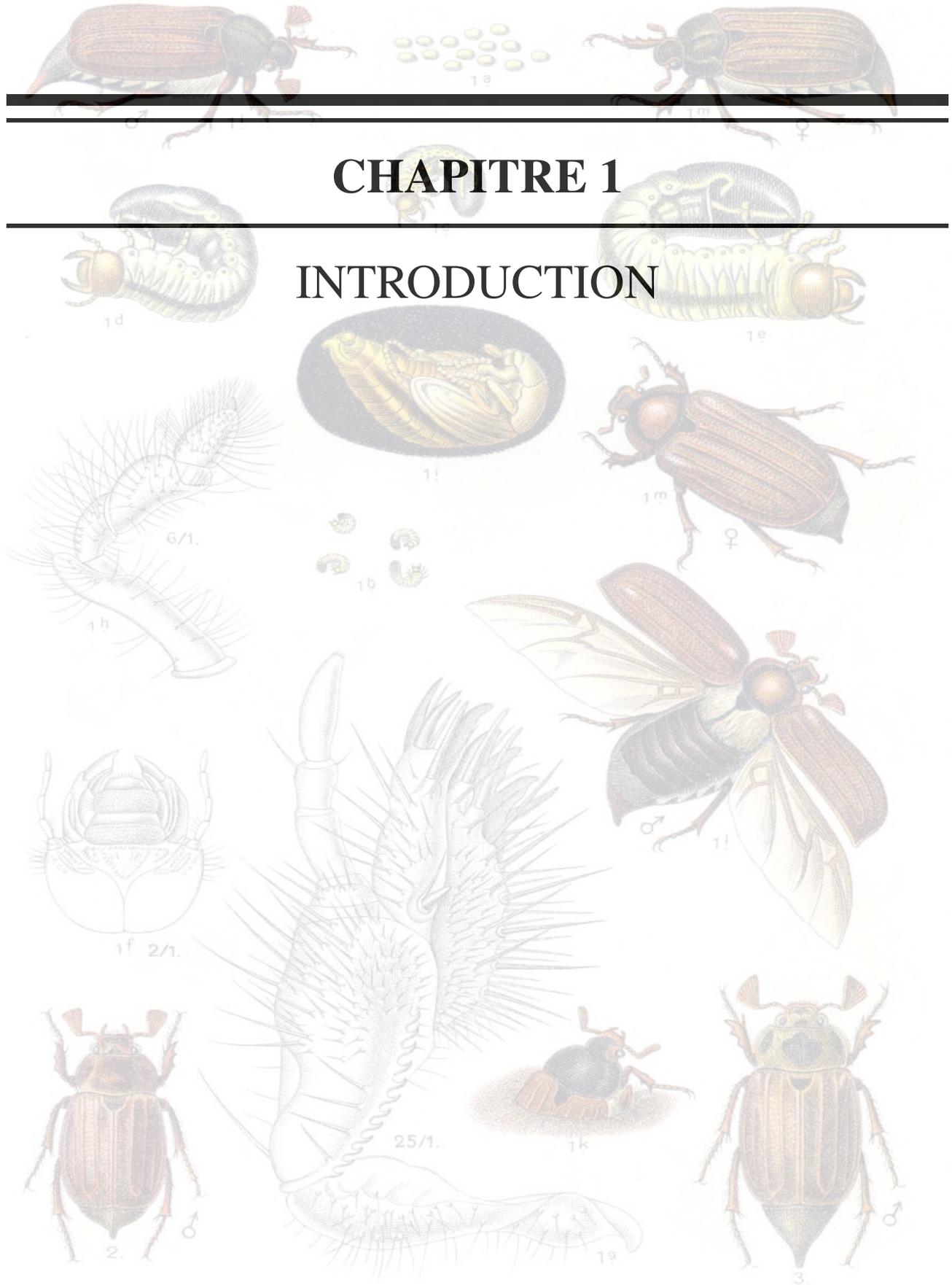
---

# TABLE DES MATIÈRES

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>1</b>
1.1	Présentation de l'établissement . . . . .	2
1.2	La problématique . . . . .	2
<b>2</b>	<b>Matériels et méthodes</b>	<b>5</b>
2.1	Préambule et objectifs de l'étude . . . . .	6
2.2	Contexte de l'étude . . . . .	6
2.3	Choix d'implantation des placettes . . . . .	7
2.4	Variables mesurées et moyens d'analyse . . . . .	9
2.5	Distribution de la variable mesurée (nombre de pontes) et conséquences sur l'analyse . . . . .	10
<b>3</b>	<b>Résultats</b>	<b>13</b>
3.1	Bilan général de l'échantillonnage . . . . .	14
3.2	Vérification des différentes hypothèses . . . . .	16
3.2.1	Résultat du nombre de pontes moyen selon présence-absence d'une strate arbustive basse abondante . . . . .	16
3.2.2	Résultat du nombre de pontes moyen selon présence-abondance d'arbres d'essence résineuse . . . . .	17
3.2.3	Résultat du nombre de pontes moyen selon l'ouverture de la canopée . . . . .	19
3.2.4	Résultat du nombre de pontes moyen selon la surface terrière de chêne . . . . .	21
3.3	Choix du lieu de ponte par la femelle hanneton forestier dans les forêts des Vosges du Nord en 2019 . . . . .	23
3.3.1	Modèle binomiale d'absence - présence de pontes de hanneton dans le sol . . . . .	23
3.3.2	Modèle d'abondance des pontes de hanneton dans le sol . . . . .	24
	Modèle de quasi-Poisson . . . . .	25
	Modèle linéaire généralisé mixte . . . . .	27
	Arbre de régression . . . . .	29
3.3.3	Méthodologie Bayésienne . . . . .	30
<b>4</b>	<b>Discussion</b>	<b>35</b>
4.1	Bilan des connaissances . . . . .	36

## TABLE DES MATIÈRES

4.2	Modèle général de choix du lieu de ponte par la femelle hanneton forestier . . . . .	36
4.2.1	Etude du sous-étage . . . . .	36
4.2.2	Etude du peuplement forestier . . . . .	39
	Composition et structure du peuplement forestier . . . . .	39
	Ouverture de la canopée . . . . .	42
4.2.3	Bilan à l'attention du gestionnaire forestier . . . . .	45
4.3	Réalisation d'une carte de prédiction du nombre de pontes de hanneton dans les forêts du massif des Vosges du Nord . . . . .	46
<b>5</b>	<b>Conclusion</b>	<b>55</b>
	<b>Bibliographie</b>	<b>57</b>
	<b>Liste des tableaux</b>	<b>63</b>
	<b>Table des figures</b>	<b>65</b>
<b>A</b>	<b>Study of forest cockchafer (<i>Melolontha hippocastani</i>) general habitat in forests of Northern Vosges mountain.</b>	<b>73</b>
A.1	Introduction . . . . .	74
A.2	Materials and methods . . . . .	75
A.3	Results . . . . .	80
A.4	Discussion . . . . .	82
A.5	Conclusion . . . . .	90
<b>B</b>	<b>Etude de l'habitat du hanneton forestier (<i>Melolontha hippocastani</i>). Etude réalisée dans les forêts du massif des Vosges du Nord en 2018</b>	<b>91</b>
<b>C</b>	<b>Study on forest cockchafer (<i>Melolontha hippocastani</i>) habitat. Study realised in North Vosges mountains in 2018. English version.</b>	<b>137</b>
<b>D</b>	<b>Etude exploratoire des éléments déterminant une plus forte abondance de larves de hanneton forestier (<i>Melolontha hippocastani</i>) dans le sol - Données issues de l'étude réalisée dans le Massif des Vosges du Nord en 2014.</b>	<b>165</b>
<b>E</b>	<b>Synthèse des connaissances sur le hanneton forestier outre les éléments présentés ci-avant. Biologie, morphologie et répartition spatiale</b>	<b>185</b>
<b>F</b>	<b>Eléments d'observation de l'émergence de hanneton forestier au printemps 2019 dans les Vosges du Nord.</b>	<b>197</b>



## CHAPITRE 1

## INTRODUCTION

**Melolontha, Maikäfer.** 1. *M. melolontha* (vulgaris): a) Eier, b-e) Larven, f-h) Kopf, Unterkiefer und Bein der Larve, i-l) Männchen, m u. n) Weibchen. (Fig. f-h nach Schiödte, die anderen Figuren nach Rösel von Rosenhof.) 2. *M. hippocastani*, 3. *M. pectoralis*.

## 1.1 Présentation de l'établissement

L'Office national des forêts (ONF) est un EPIC (établissement public à caractère industriel et commercial) qui a pour mission légale la gestion des forêts publiques (Etat et collectivités) en mettant en application le Régime forestier. Sa création fait suite à la loi Pisani de 1963. Cette loi a résulté en la division de l'administration des eaux et forêts en plusieurs organismes. Les CRPF pour la forêt privée, l'ONEMA pour la gestion et la police de l'eau et l'ONF en 1964 pour la gestion des forêts publiques.

La forêt publique française métropolitaine est constituée à la fois des forêts domaniales (au nombre de 1 300 sur une surface de 1,7 millions d'ha) qui sont la propriété de l'Etat français et des forêts des collectivités (au nombre de 15 600 sur une surface de 2,9 millions d'ha) lesquelles sont la propriété des collectivités territoriales (communes en majorité). Au total, les forêts publiques représentent 26% de la surface forestière française totale avec 9% de forêts domaniales et 17% de forêts des collectivités, soit 4,6 millions d'ha en métropole. En outre, les territoires confiés en gestion à l'ONF s'étendent sur 6,4 millions d'ha supplémentaires en outre-mer. Par conséquent, l'ONF gère 11 millions d'ha.

## 1.2 La problématique

Après trois études mises en œuvre depuis 2014 dans les forêts du massif des Vosges du Nord, il apparaissait opportun de réaliser un bilan des résultats de ces dites études et d'essayer d'en tirer une compréhension plus générale de l'écologie du hanneton forestier (*Melolontha hippocastani* Fabr. 1801). Cette espèce de hanneton est plus forestière que son cousin, le hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.) et son cycle est plus long d'une année : 4 ans pour le hanneton forestier contre 3 ans pour le hanneton commun. Ces quatre années décrivent la vie du hanneton forestier, de la forme d'œuf jusqu'à la forme finale d'imago ou insecte parfait. Ces quatre années sont dominées par trois ans de forme larvaire. La larve de hanneton, suite à la ponte souterraine par la femelle adulte, a un mode de vie exclusivement souterrain : pendant ces quatre années, la larve se nourrit des racines des végétaux (régime alimentaire rhizophage). Cette consommation racinaire a pour conséquence de réduire la capacité de la plante à résister au stress hydrique et plus généralement à s'alimenter en eau. En cas de pullulation des larves de hanneton (vers blanc), ce sont les arbres de faibles diamètres qui en pâtissent les premiers car leurs systèmes racinaires sont moins développés que ceux des arbres adultes. La biologie de l'espèce est mieux explicitée en annexe E.

Depuis une dizaine d'années, des phases de pullulation sont observées dans différentes forêts du nord de la France : en Picardie (Compiègne-Laigue, Chantilly ...) et dans le nord-est : vallée du Rhin (avec la forêt indivise de Haguenau en France) et massif des Vosges du Nord. La surface forestière publique impactée par cette phase de pullulation est aujourd'hui estimée à 60 000 ha. Ces pullulations réduisent à néant sur un nombre important de parcelles, la possibilité de régénérer les forêts, base de la gestion durable. À terme, elles fragilisent aussi les arbres adultes qui n'ont plus la capacité de réagir aux stress (tel que le stress hydrique) et plus généralement, réduisent très certainement la productivité des forêts.

Dès lors, il est apparu important d'étudier l'écologie de l'espèce afin de potentiellement mieux comprendre les mécanismes de ces phases de pullulation et à terme mettre en œuvre des pratiques (sylvicoles par exemple) pouvant amener à un retour à une situation endémique (endémie car le hanneton, qu'il soit commun ou forestier, est tout à fait indigène de nos contrées et y est décrit depuis de nombreuses années (cf. section E)).

Ce mémoire s'appuie sur la bibliographie ainsi que trois études mises en œuvre sur les forêts du massif des

Vosges du Nord (cf. Tab.1.1).

<b>Etude de 2014</b>	<b>Etude de 2018</b>	<b>Etude de 2019</b>
Coordonnée par L.M. Nageleisen	Coordonnée par J. Cours	Mise en œuvre par J. Cours
<p>Objectifs :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>— Cartographier la zone de présence du hanneton forestier dans les Vosges du Nord;</li> <li>— Identifier les variables écologiques liées au nombre de larves L3.</li> </ul>	<p>Objectifs :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>— Préciser les liens entre abondance de larves et surface terrière;</li> <li>— Préciser la niche écologique du hanneton forestier au stade larvaire L3 selon les résultats de 2014.</li> </ul>	<p>Objectifs :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>— Préciser les résultats de 2018 au moment de la ponte concernant la composition du peuplement et l'impact de la strate arbustive;</li> <li>— Améliorer les connaissances concernant le choix du lieu de ponte.</li> </ul>
cf. Annexe D	cf. Annexe B	cf. présent mémoire

TABLE 1.1 – *Présentation des 3 études mises en œuvre dans les forêts du massif des Vosges du Nord depuis 2014.*

Ce présent mémoire comporte 3 parties :

- 1<sup>re</sup> partie :** présentation et analyse de la dernière étude réalisée en 2019 et visant à mieux comprendre le choix de lieu de ponte opéré par la femelle adulte;
- 2<sup>e</sup> partie :** mise en commun des résultats dans une discussion finale;
- 3<sup>e</sup> partie :** annexes présentant et analysant les études précédentes (cf. sections B et D); il y est aussi décrit plus en détail les éléments de connaissance bibliographique qui existent sur le hanneton forestier (cf. section E).



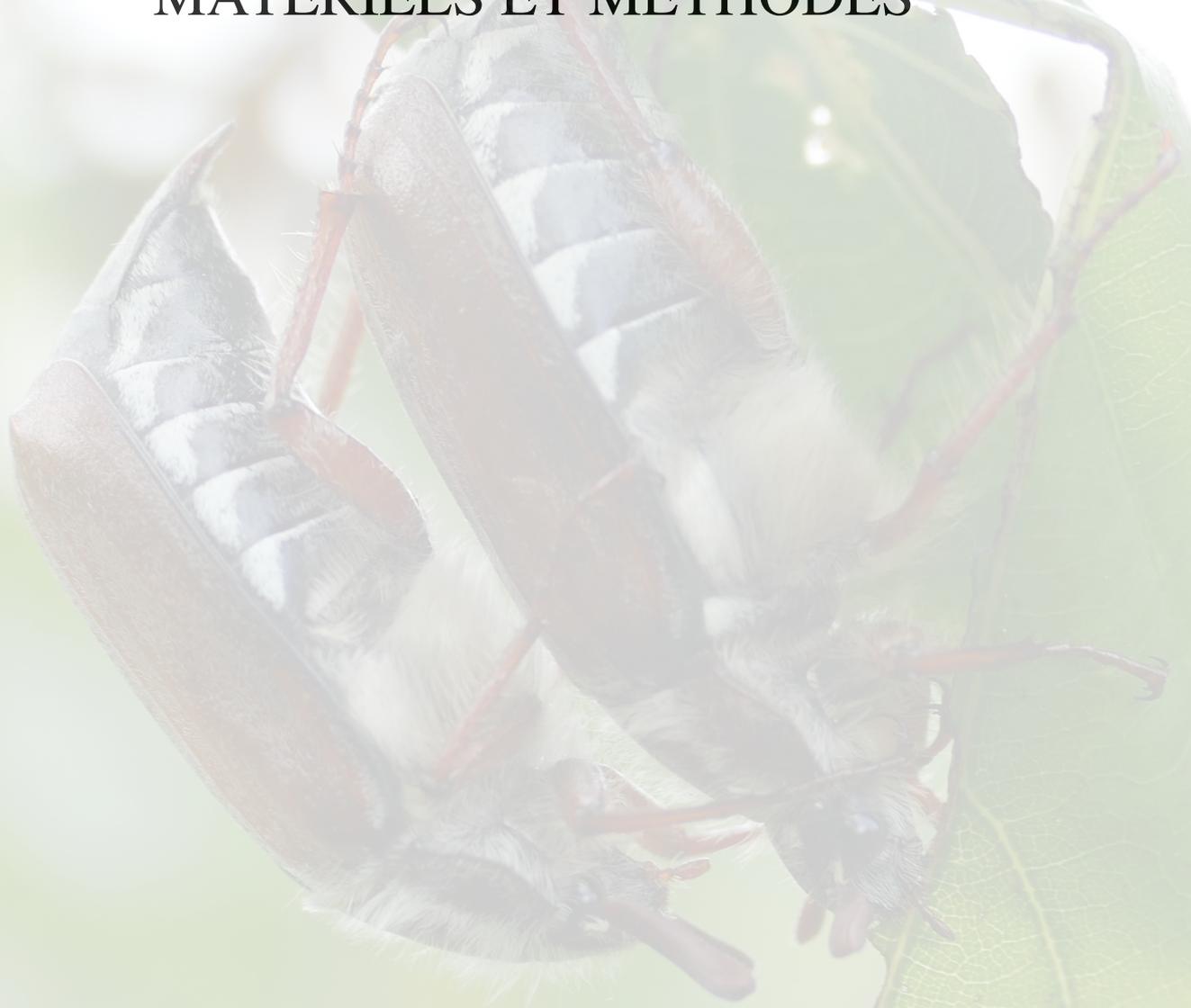
---

---

## CHAPITRE 2

---

### MATÉRIELS ET MÉTHODES



## 2.1 Préambule et objectifs de l'étude

Il va être décrit ici le protocole de l'étude menée en 2019, visant à mieux comprendre le choix du lieu de ponte par la femelle hanneton forestier. Il s'inscrit dans le cadre du vol d'émergence observé dans les forêts du massif des Vosges du Nord en 2019 (cf. section F). Cette étude s'intègre dans la suite de 2 autres études antérieures, l'une d'abord réalisée en 2014 et l'autre en 2018. Pour plus de précisions concernant les protocoles de ces études, se référer aux matériels et méthodes développées pour chacune d'elles en annexe (cf. sections D et B). Ici, contrairement aux études de 2014 et 2018, on ne s'intéresse pas au nombre de larve L3 dans le sol (nombre issu du choix du lieu de ponte ainsi que de la survie des larves) mais au nombre de pontes et d'oeufs dans le sol suite au vol d'émergence des hannetons adultes au printemps 2019. Ainsi, nous nous concentrons ici au seul choix du lieu de ponte effectué par le hanneton femelle.

À l'origine, les objectifs de ce protocole était de vérifier les résultats issus de l'étude de 2018, résultats s'intégrant dans une sélection de peuplements où la densité de larves était la plus élevée en 2014<sup>1</sup>. Dans cette étude, 2 résultats principaux avaient été identifiés :

**1<sup>re</sup> observation :** moindre densité de larves L3 dans les milieux forestiers où la densité d'une strate arbustive basse (entre 0,3 et 2 mètres de haut) est très abondante ( $\geq 50\%$  de recouvrement) ;

**2<sup>e</sup> observation :** baisse de la densité de larves L3 à mesure qu'augmente la proportion de pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.).

À cela s'est ajouté, au début de la mise en oeuvre de l'étude, deux questions : lien entre le nombre de pontes et la présence - abondance de chênes (dont les feuilles apparaissent être la nourriture favorite des hannetons adultes [98] [99] [101]) ; lien entre le nombre de pontes et l'ouverture de la canopée du peuplement (élément déjà étudié par Niemczyk et al. (2017) [62]). Il s'agit là des 4 facteurs que nous voulons évaluer dans le présent mémoire.

Il émane de ces questions 4 hypothèses que nous testons dans ce mémoire :

**1<sup>re</sup> hypothèse :** moindre abondance de pontes dans les milieux forestiers où la densité d'une strate arbustive basse (entre 0,3 et 2 mètres de haut) est très abondante ( $\geq 50\%$  de recouvrement) ;

**2<sup>e</sup> hypothèse :** baisse de l'abondance de pontes à mesure qu'augmente la proportion de pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) et plus généralement la proportion de résineux ;

**3<sup>e</sup> hypothèse :** augmentation de l'abondance de pontes en parallèle d'une augmentation de l'ouverture de la canopée ;

**4<sup>e</sup> hypothèse :** augmentation de l'abondance de pontes selon présence - quantité de chênes (*Quercus robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl. et *Q. rubra* L.).

Globalement, il était ici visé la meilleure compréhension des mécanismes guidant les femelles hanneton forestier à pondre en un endroit et non pas en un autre. Cette approche de comptage des pontes et des oeufs suite au vol d'émergence est, dans la littérature lue (en langue française et anglaise), totalement originale.

## 2.2 Contexte de l'étude

Les informations qui suivent relèvent d'une synthèse de la fiche de description de la sylvoécocorégion D11 « Massif vosgien central » [43].

---

1. Il s'agit de peuplements adultes (à dominante gros bois), présentant un mélange feuillu-résineux avec une majorité de feuillu (cf. sections D et B).

Notre territoire d'étude et celui où une pullulation de hanneton forestier (*Melolontha hippocastani* Fabr.) est décrite depuis une dizaine d'années, est la région forestière des « Basses-Vosges gréseuses ». Le territoire est constitué de 75% de forêts, principalement résineuses et mixtes.

Le climat est continental en présentant des contrastes saisonniers élevés : hivers longs et rigoureux ; étés pouvant être court, très chauds et orageux. Dans les Basses-Vosges gréseuses, les précipitations sont plus faibles que sur le reste du massif des Vosges : le cumul moyen est de 920 mm/an (alors qu'il est de 1220 mm/an dans les Hautes-Vosges gréseuses et de 1500 mm/an dans les Vosges cristallines). Elles sont néanmoins bien réparties tout au long de l'année.

Dans les Vosges du Nord, le pin sylvestre est majoritaire (surtout en versant sud) et souvent en mélange avec des essences de chênes dans les peuplements mixtes. Le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) est présent partout en plus ou moins grande proportion.

Concernant la géologie, le grès rose Vosgien caractéristique des Vosges du Nord donne des sols riches en silice et pauvres en argile et de fait majoritairement pauvres chimiquement. Dans ce cadre, les podzosols sont dominants au même titre que les humus de type mor ou moder.

### 2.3 Choix d'implantation des placettes

Le choix d'implantation des placettes sur le terrain a suivi une logique stratifiée : l'objectif était de pouvoir couvrir l'ensemble des gradients des différents facteurs étudiés. Par exemple, pour le facteur de pourcentage de surface terrière résineuse sur une placette, l'objectif était d'avoir autant de placettes où le pourcentage est à 0 et à 1. Malgré cette recherche de gradient, la réalité du terrain nous a bien souvent rattrapé puisque les peuplements mélangés feuillus-résineux sont majoritaires dans les forêts du massif des Vosges du Nord. De ce fait, il peut exister des déséquilibres dans les gradients de chaque variable (cf. Fig.2.1).

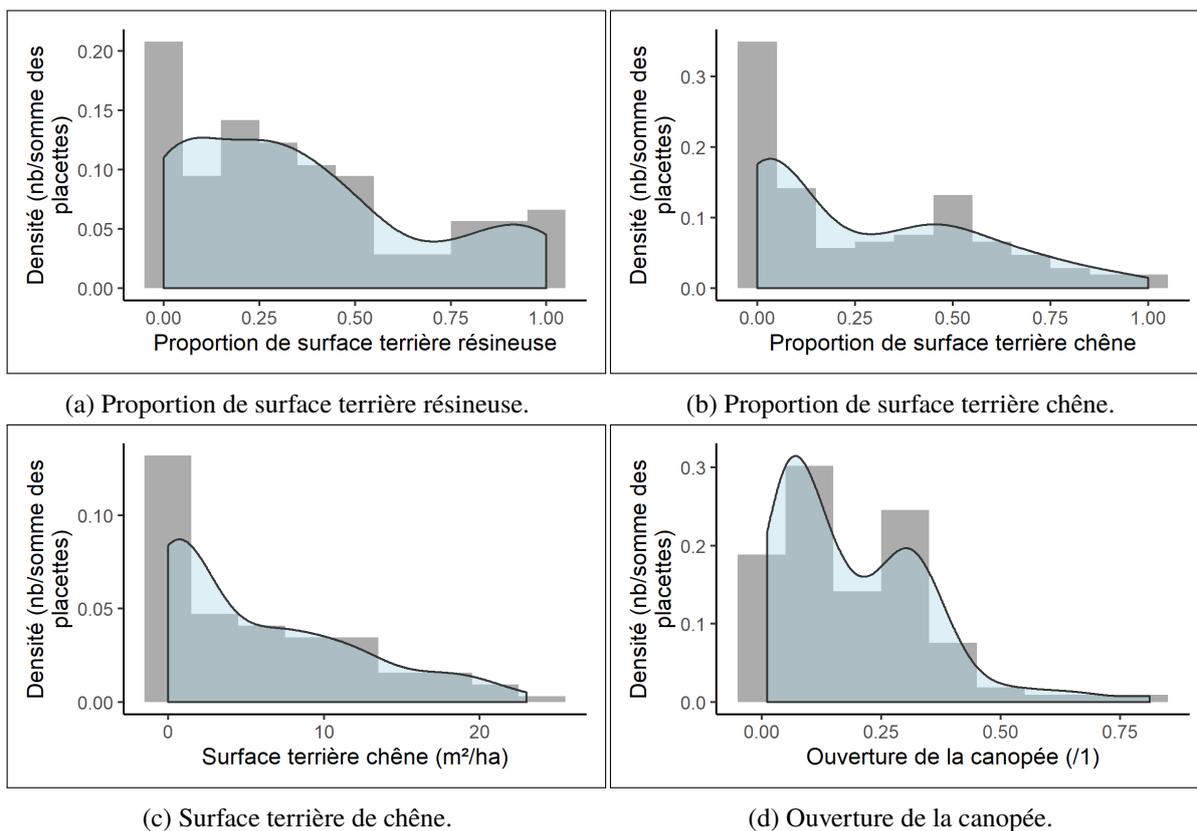


FIGURE 2.1 – Courbe de densité (distribution) et histogramme de plusieurs variables de l'étude.

De plus, l'objectif était de disposer des placettes partout sur le massif forestier impacté par la présence du hanneton forestier dans les Vosges du Nord. L'intention était de couvrir une surface la plus large possible afin que les résultats potentiels aient une nature relativement générale. En parallèle, nous voulions rester dans la zone de présence du hanneton forestier : zone cartographiée une première fois en 2014 (cf. annexe D). Dans ce cadre, la zone étudiée s'étend sur les forêts domaniales d'Ingwiller, La Petite Pierre Sud et Nord ainsi que les forêts communales d'Ingwiller et de Sparsbach pour un total de 106 placettes de mesure (cf. Fig.2.2).

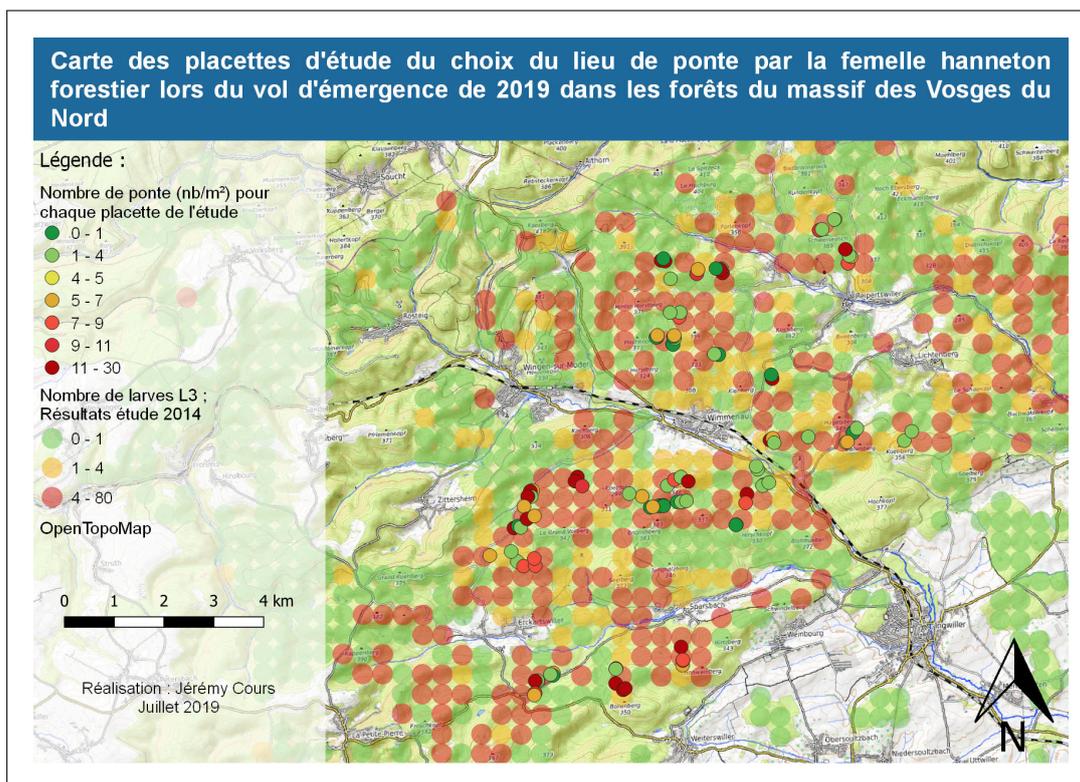


FIGURE 2.2 – Carte des placettes d'étude du choix du lieu de ponte par la femelle hanneton forestier lors du vol d'émergence de 2019 dans les forêts du massif des Vosges du Nord. On peut facilement observer les différents "groupes" de placettes. Points transparents : résultats de l'étude de 2014 (cf. annexe D).

Par ailleurs, au sein d'une même zone, plusieurs placettes étaient mises en oeuvre selon les différentes variables mesurées. Schématiquement, relativement proche les unes des autres, une placettes était installée en milieu relativement ouvert, une autre dans un milieu fermé puis une autre dans une tâche de fourré. Sur la carte 2.2, nous pouvons observer ces groupes de placettes.

## 2.4 Variables mesurées et moyens d'analyse

Au moment de la réalisation du protocole, différentes variables étaient mesurées sur le terrain :

- 1<sup>re</sup> variable :** un tour relascopique était réalisé au centre de la placette et la surface terrière de chaque essence était notée. Pour cela, un relascope à chaînette était utilisé au facteur 1 ;
- 2<sup>e</sup> variable :** une photo hémisphérique (180°) était prise au centre de chaque placette, à 1 mètre de haut, afin de caractériser l'ouverture de la canopée. Pour cela, il a été utilisé un kit d'objectif hémisphérique adaptable grâce à une pince sur un téléphone. Le téléphone utilisé était un iPhone 6S de 2015. Les photos prises ont été traitées avec le logiciel Gap Light Analyzer. Ce dernier permet grâce à un algorithme de traitement des images par seuil de transformer une photo « couleur » en photo noir (canopée) et blanc (ciel). Ce même logiciel calcule alors la proportion de pixels blancs afin de fournir une donnée d'ouverture de la canopée (un peuplement très fermé et ne laissant pas passer de lumière aura une ouverture de la canopée proche de 0) [87] ;
- 3<sup>e</sup> variable :** il était par ailleurs noté si la placette se trouvait au milieu d'une zone de strate arbustive basse (de 0,3 à 2 mètres) très abondante ( $\geq 75\%$  de recouvrement sur un rayon de 3 mètres). Dans ce cas, la composition et la hauteur de la végétation arbustive était notée ;

**4<sup>e</sup> variable :** des informations générales étaient notées → le nom de la forêt, le numéro de parcelle, les coordonnées géographiques (dans notre cas en WGS 84). Dans ce cadre, l'application Iphigénie a été utilisée sur le même iPhone 6S daté de 2015 ;

**5<sup>e</sup> variable :** le nombre de pontes et d'oeufs était noté. Pour cela, 2 fosses cubiques mesurant 50×50×40 cm étaient creusées de part et d'autre du centre de la placette. La distance du centre était variable et se situait entre 1 et 4 mètres. Cette distance différenciée permettait de s'adapter à chaque situation rencontrée sur le terrain : il était évité les zones de tassement dû au passage d'engins forestiers ou encore les milieux présentant une végétation au sol (strate herbacée et/ou arbustive). Le nombre de pontes et d'oeufs est la somme des résultats des deux fosses lui-même multiplié par 2 : cette transformation permet d'atteindre une densité au m<sup>2</sup>.

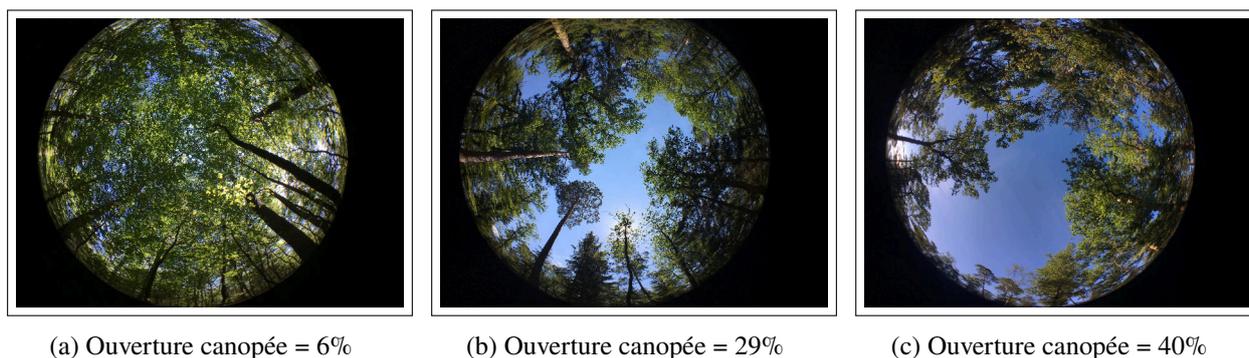


FIGURE 2.3 – Exemple de photos hémisphériques et les pourcentages d'ouverture de la canopée associée selon le logiciel Gap Light Analyzer (GLA).

Par ailleurs, certaines covariables ont été volontairement fixées à des seuils permettant de limiter leurs impacts dans les résultats finaux :

- Les peuplements recherchés étaient matures (classes bois moyen (BM<sup>2</sup>) et gros bois (GB<sup>3</sup>); bien que 3 points d'échantillonnage aient été réalisés dans des parcelles au stade jeune futaie de chêne<sup>4</sup>);
- Les placettes étaient installées dans des zones planes ou présentant une pente douce (pente < 10%).

## 2.5 Distribution de la variable mesurée (nombre de pontes) et conséquences sur l'analyse

Avant toute analyse, nous devons observer la distribution de la variable étudiée : le nombre de pontes de hanneton par m<sup>2</sup>.

2. BM = diamètres de 27,5 cm à 47,5 cm

3. GB = diamètre ≥ 47,5 cm

4. L'objectif étant de vérifier la présence de pontes ou non dans ce type de peuplement : on sait de l'étude de 2014 qu'il y a un plus faible nombre de larves L3 dans les peuplements à dominance petit bois (PB = diamètres de 17,5 cm à 27,5 cm ; cf. annexe D)

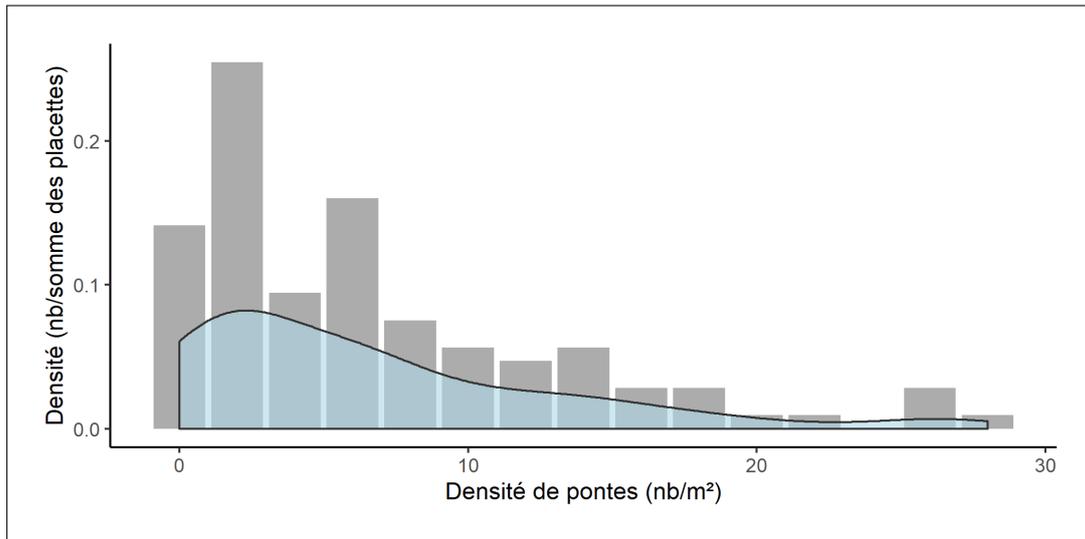


FIGURE 2.4 – Courbe de densité (distribution) et histogramme du nombre de pontes de hanneton forestier comptabilisées dans chaque placette de l'étude.

La distribution de notre variable étudiée est asymétrique vers les valeurs les plus faibles. Cette asymétrie a été démontrée à travers l'utilisation d'un test de Shapiro-Wilk sur notre variable ([74] ;  $p < 0,001$  avec hypothèse  $H_0$  : la distribution suit une loi Normale). Par ailleurs, il s'agit de données de comptage, c'est à dire que notre variable est quantitative discrète (elle n'est pas continue : nous ne pouvons pas avoir de « demi-pontes ») et qu'elle ne peut pas être négative. Ces deux caractéristiques nous amènent à délaisser le modèle linéaire au profit du modèle linéaire généralisé avec famille de Poisson [61] (distribution poissonnienne de nos données). Ce modèle est particulièrement bien adapté aux variables  $y$  de comptage [4].

Selon la loi de Poisson, la probabilité d'observer une valeur  $y$  vaut [26] [95] :

$$P(Y = y) = \frac{e^{-\mu} \mu^y}{y!} \quad y = 0, 1, 2, \dots \quad (2.1)$$

Où  $\mu$  est la moyenne de la distribution et également sa variance (l'égalité entre la moyenne et la variance de la distribution est une caractéristique de la loi de Poisson  $E(Y) = Var(Y) = \mu$ ).

La fonction de lien d'une régression de Poisson est généralement la fonction log :  $f(y) = \log(y)$ ; il s'agit donc d'un modèle log-linéaire [95].

$$\log(E(y)) = \alpha + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_i x_i \quad (2.2)$$

Pouvant se réécrire :

$$E(y) = e^{\alpha + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_i x_i} \quad (2.3)$$

Où  $E(y)$  est l'espérance de la variable  $y$ ;  $\alpha$  est l'intercept (ou terme constant);  $\beta_i$  est le coefficient associé à la  $i^{eme}$  variable explicative  $x_i$ .

Les analyses statistiques sont réalisées à l'aide de l'outil R [72].

Concernant l'analyse du nombre de pontes par  $m^2$ , nous avons précédemment précisé que l'une des caractéristiques de la loi de Poisson est l'égalité entre la moyenne ( $\mu$ ) et la variance ( $Var(Y)$ ) de la distribution. Dans le cas de la distribution du nombre de pontes : la moyenne (sans fourrés) est de 7,5 pontes/ $m^2$  tandis que la variance

est de 43,7, c'est à dire 5,83 fois supérieure à la moyenne. Il est donc fort probable que nous soyons témoin d'un problème de surdispersion de la régression Poissonnienne : les écart-types des variables du modèles risquent d'être sous-estimés et de fait, des variables non discriminantes risquent d'être sélectionnées dans le modèle [53].

En réponse à cette surdispersion des données (en plus de certains déséquilibres dans les effectifs), les comparaisons de moyennes effectuées au sein du présent document sont réalisées à partir des moyennes ajustées (least square means) et grâce à la librairie *lsmeans* sur R [50]. Les moyennes ajustées et les comparaisons le sont à partir d'un modèle de quasipoisson (prenant en compte la surdispersion) pour chacune des variables comparées. L'utilisation de la famille de modèle « quasipoisson » concernant les comparaisons de moyenne est une exigence statistique supplémentaire en comparaison des tests de comparaison mis en oeuvre lors de l'étude de 2018 utilisant la seule famille de Poisson (ne prenant pas en compte la surdispersion) <sup>5</sup>. Enfin, les comparaisons sont réalisées selon la méthode de comparaison multiple de Tukey permettant de mettre en évidence les groupes « significativement » différents <sup>6</sup>.

---

5. Utilisation obligatoire afin de pouvoir mettre en avant les différences nettes entre groupes. L'utilisation des moyennes ajustées pour les comparaisons est et était déjà un critère d'exigence méthodologique.

6. Dans les graphiques, les groupes significativement différents sont différenciés grâce à l'utilisation de lettres différentes (a, b, c ...) et la p.valeur marquant la différence est précisé par la lettre "p" (comme "p < 0.05 \*" signifiant que les groupes sont différents au seuil  $\alpha$  de 5%).

---

## CHAPITRE 3

---

### RÉSULTATS



### 3.1 Bilan général de l'échantillonnage

En premier lieu, nous devons rappeler les conditions du vol d'émergence de 2019 dans les forêts du massif des Vosges du Nord. L'année 2019 a été marquée par un début d'année chaud, à l'image de la 2<sup>e</sup> quinzaine d'avril caractérisée par un écart à la normale très positif (cf. Fig.3.1). Dans ce contexte, le vol d'émergence a débuté comme attendu aux alentours du 15 avril, suite à une somme des températures journalières moyennes positives depuis le 1<sup>er</sup> mars, de 335°C (cf. Fig.3.2) [60] [86]. Cependant, une vague de froid exceptionnelle a caractérisé la 1<sup>re</sup> quinzaine de mai (cf. Fig.3.2). Sur le terrain, il a été observé une brusque baisse d'activité des insectes. Cette dernière nous avait d'ailleurs donné l'espoir d'un retour à l'endémie. Finalement, nous pensons que les insectes adultes se sont cachés : sous les feuilles pour certains, la plupart semble s'être réenterré dans le sol. Cette possibilité de réenterrement avait par exemple été observée par Heer (1944) : « *Si, pendant la saison du vol, au contraire, le temps est frais et humide, les hannetons se tiennent cachés sous les feuilles des arbres, ou bien ils retournent dans la terre où ils attendent, avec ceux qui n'étaient pas encore sortis, un temps plus favorable. Ce mauvais temps fait donc durer davantage la période du vol, de sorte qu'on peut voir des hannetons durant tout le mois de mai et quelquefois même encore au mois de juin ; comme cela est arrivé en 1837, année où les hannetons commencèrent à paraître le 25 mai. Il est donc évident que ces insectes se cachent pour attendre le temps convenable à leur reproduction.* » [37]. Cette même observation nous a été transmise par une chercheuse polonaise : en 2011, une vague de froid est survenue au printemps et les hannetons sortis sont retournés en terre (Niemczyk, communication personnelle).

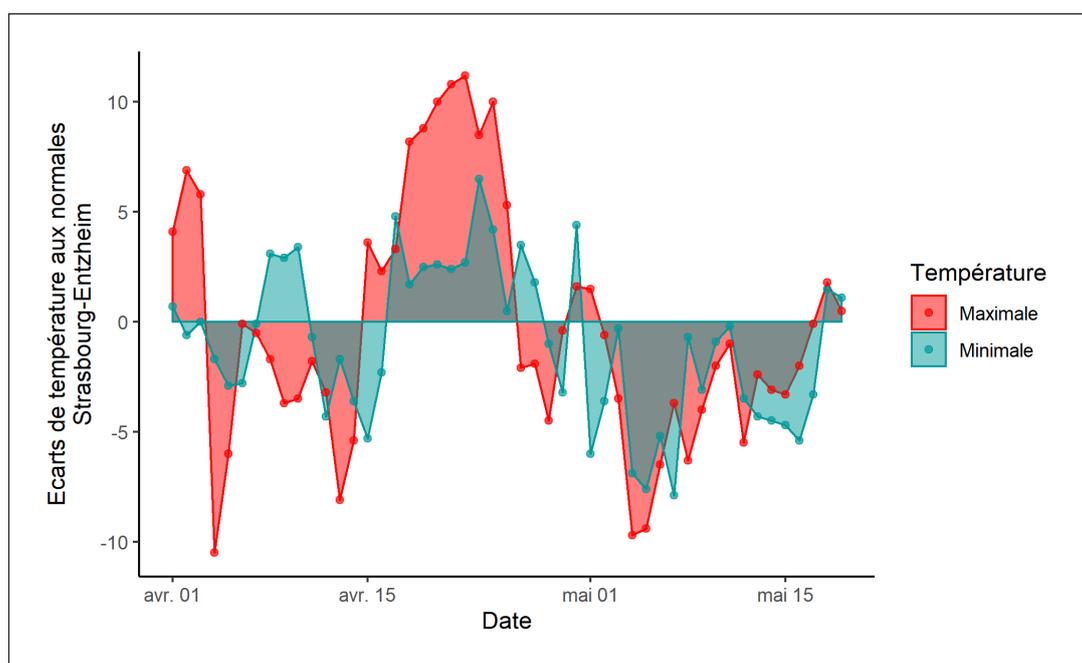


FIGURE 3.1 – *Écarts aux normales des températures minimales et maximales pour la station météorologique de Strasbourg-Entzheim. Les données météorologiques sont issues du site infoclimat.*

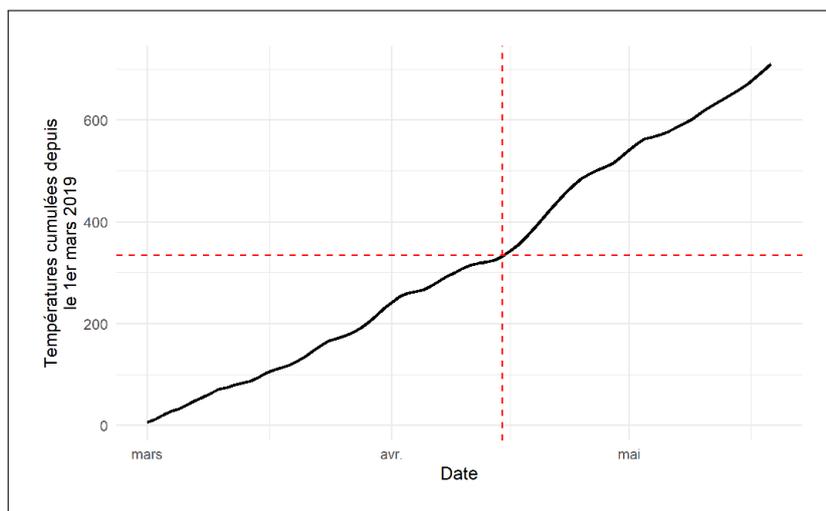


FIGURE 3.2 – Cumul des températures moyennes journalières sur la commune de Lemberg (57), présente à 6 km au nord de la commune de Wimmenau (67). Les lignes rouges représentent la correspondance entre la date du 15 avril 2019 et le cumul de 335°C depuis le 1er mars. Les données météorologiques sont issues du site infoclimat. Les températures moyennes permettant le calcul du cumul sont calculées selon la moyenne entre la température minimale et la température maximale.

Finalement, après réalisation de fosses tout autour de Wimmenau (67), sur une surface d'environ 4500 ha, l'ensemble du territoire semble infesté et par un nombre relativement important de pontes (et donc d'oeufs) (cf. Fig.3.3). Hors placettes présentes en fourré (strate arbustive basse très abondante) où l'on retrouve généralement moins de pontes, la moyenne du nombre de pontes est d'environ 7,5 par m<sup>2</sup> pour un nombre d'oeufs d'environ 166,7 par m<sup>2</sup>. De ce fait, le nombre d'oeufs est en moyenne de 22 par pontes. De ce fait, malgré la vague de froid marquant le vol d'émergence du printemps 2019, il semble que la densité de pontes et donc le futur nombre de larves dans le sol, soit importante.

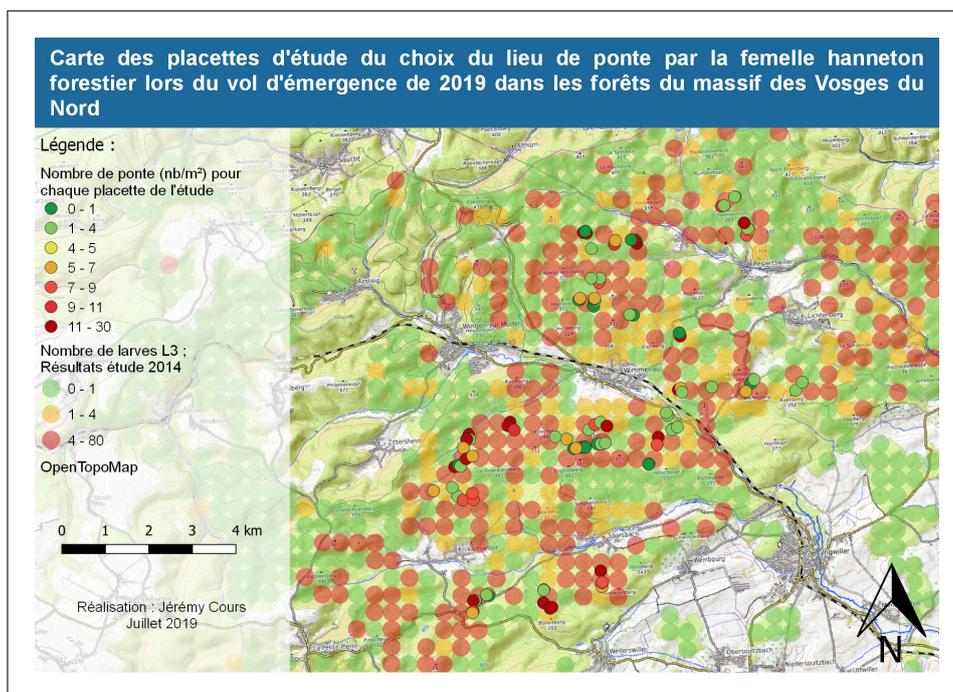


FIGURE 3.3 – Carte des placettes d'étude du choix du lieu de ponte par le hanneton forestier femelle lors du vol d'émergence de 2019 dans les forêts du massif des Vosges du Nord. On peut facilement observe les différents "groupes" de placettes. Points transparents : résultats de l'étude de 2014 (cf. annexe D).

## 3.2 Vérification des différentes hypothèses

Avant tout, nous ne parlerons dans la suite de ce rapport que de « nombre de pontes » et non pas de « nombre d'œufs » de hanneton car la deuxième valeur est plus dispersée : le nombre d'œufs par ponte n'est pas figé. Cependant, ce qui nous intéresse ici est bien le choix du lieu de ponte effectué par la femelle hanneton et non le nombre d'œufs qu'elle pond ensuite.

### 3.2.1 Résultat du nombre de pontes moyen selon présence-absence d'une strate arbustive basse abondante

Cette étude a d'abord eu pour objectif de préciser et confirmer l'un des résultats principaux de l'étude de 2018 (cf. annexe B), c'est à dire une densité de larves L3 plus faible dans les milieux où le recouvrement par une strate arbustive basse <sup>1</sup> est très fort (cf. Fig.3.4). En 2018, nous identifions 2 explications (pouvant interagir) à cette plus faible densité :

- l'effet barrière joué par un recouvrement très important du sol sur la femelle adulte : nous rappelons le vol « maladroit » du hanneton adulte ;
- le microclimat sous cette végétation dense plus favorable aux entomopathogènes pouvant parasiter les larves de hanneton et causer leur mort [62].

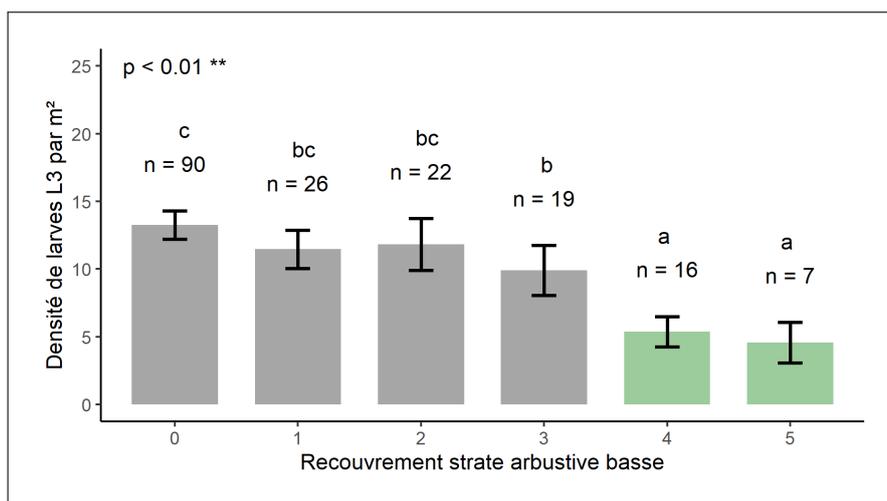


FIGURE 3.4 – Densité moyenne de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive basse. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les couleurs différencient la classe de recouvrement « Ouvert » (gris) et « Fermé » (vert). Résultat de l'étude de 2018 <sup>2</sup>.

Pour tester l'hypothèse de l'effet barrière <sup>3</sup>, nous avons installé 14 placettes présentes dans des zones de très fort recouvrement de la strate arbustive basse (fourré). Ce fourré était constitué de hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) et/ou d'épicéa commun (*Picea abies* (L.) H. Karst), deux essences présentant un couvert relativement important. La hauteur de la végétation s'étend de 1,5 mètres à 5 mètres selon ce qu'il a été trouvé sur le terrain.

À la suite du vol d'émergence de 2019 et aux pontes qui ont suivi, ces dernières sont moins nombreuses sous fourré dense. De ce fait, l'hypothèse de l'effet barrière joué par une végétation arbustive dense est confortée par cette nouvelle étude (cf. Fig.3.5). Hors fourré, la moyenne du nombre de pontes est de 7,5 pontes/m<sup>2</sup> tandis qu'elle est légèrement inférieure à 2 pontes/m<sup>2</sup> sous fourré. De plus, sous fourré, les valeurs sont largement

1. Hauteur de la végétation comprise entre 0,3 et 2 mètres

3. Les femelles venant de pondre, nous excluons la mortalité par parasitisme des larves.

asymétriques vers zéro et de manière générale, les pontes sont présentes lorsque la hauteur de la végétation arbustive dépasse 3 mètres (cf. Fig.3.6).

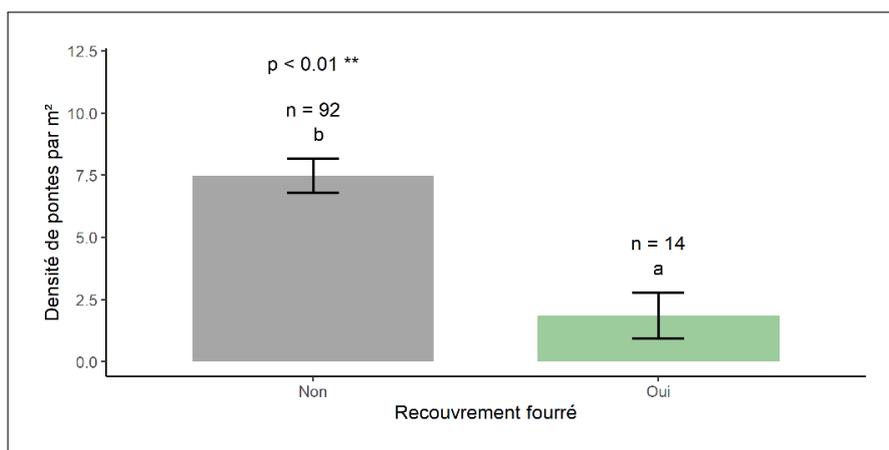


FIGURE 3.5 – Densité moyenne de pontes selon la présence ou non d’une strate arbustive très couvrante. Les barres d’erreurs représentent l’erreur standard.

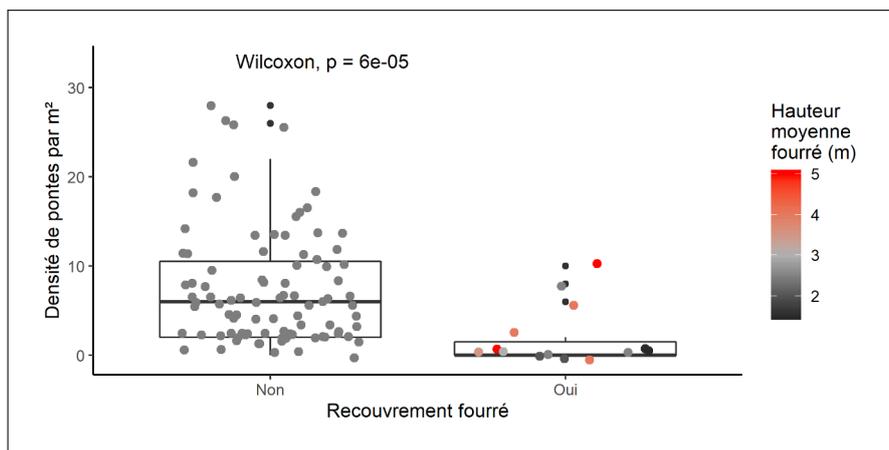


FIGURE 3.6 – Boxplot du nombre de pontes selon la présence ou non d’une strate arbustive très couvrante et hauteur moyenne de celle-ci. Attention, le boxplot représente les 1<sup>er</sup> et 3<sup>e</sup> quartiles ainsi que la médiane (et non la moyenne).

### 3.2.2 Résultat du nombre de pontes moyen selon présence-abondance d’arbres d’essence résineuse

Lors de l’étude de 2018, nous avons mis en évidence que dans les peuplements adultes présentant un mélange feuillus-résineux, plus la proportion de pin sylvestre était élevée et moins il y avait de larves L3 dans le sol (cf. annexe B et Fig.3.7).

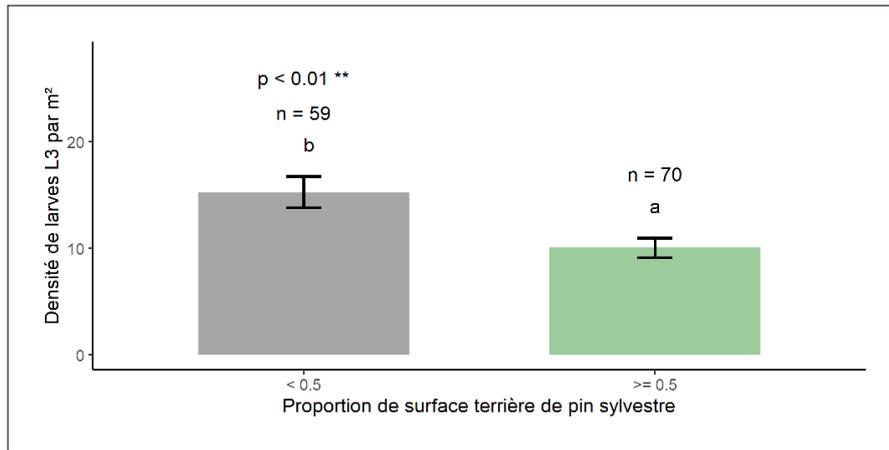


FIGURE 3.7 – Densité moyenne de larves L3 selon que la proportion de surface terrière de pin sylvestre soit inférieure ou supérieure à 50%. Les barres d’erreurs représentent l’erreur standard. Résultat de l’étude de 2018.

Concernant les données de 2019, nous constatons une très légère baisse du nombre de pontes selon que la surface terrière résineuse augmente. Néanmoins, le coefficient de corrélation ( $R^2$ ) reste très faible (à peine plus de 3%) (cf. Fig.3.8). De manière générale, il n’existe pas de tendance corrélative entre le nombre de pontes et les variables liées aux essences résineuses.

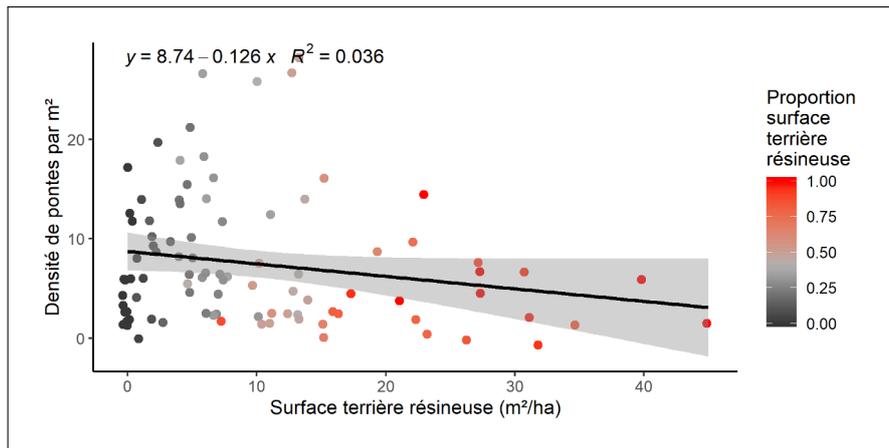


FIGURE 3.8 – Relation entre la densité de pontes et la surface terrière résineuse et celle de pin sylvestre. La zone grisée correspond à l’intervalle de confiance de 95%.

Si l’on sépare la proportion de surface terrière résineuse en trois catégories distinctes (absence de tiges résineuses, < 50% et ≥ 50% de la surface terrière totale), nous remarquons, d’après les tests de comparaison des médianes non paramétriques <sup>4</sup> de Kruskal-Wallis (comparaisons multiples) et de Wilcoxon (comparaisons simples), que nous avons plus de pontes de hanneton dans les peuplements où il y a des tiges résineuses mais en proportion inférieure à 50% de la surface terrière (cf. Fig.3.9). Pour information, cette différence n’apparaît pas lorsque l’on met en œuvre une comparaison multiple par la méthode Tukey avec des moyennes ajustées selon une régression Quasi-Poissonienne. Il s’agit donc d’une différence dans les faits mais trop faible pour apparaître lors d’un test plus rigoureux (manque possible d’échantillons).

4. Utilisation de tests non-paramétriques en réponse à la distribution non-normale de la densité de pontes.

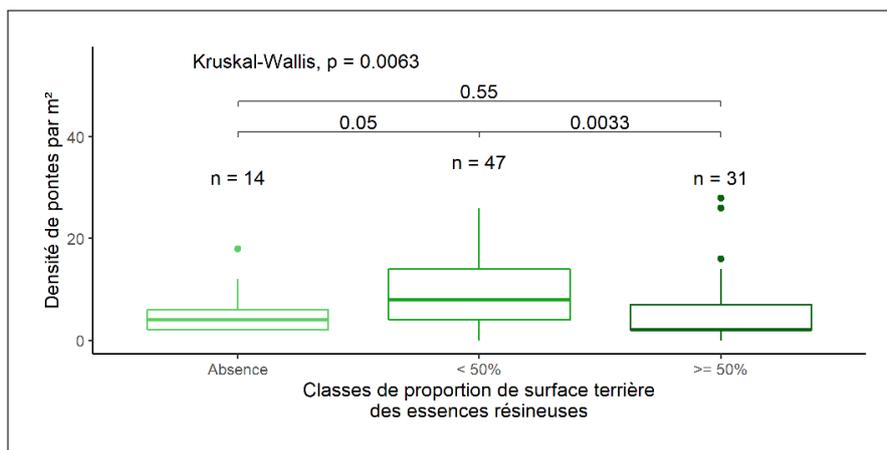


FIGURE 3.9 – Différences dans le nombre de pontes de hanneton selon les différentes classes de proportion de surface terrière résineuse. Les "n =" représentent le nombre d'échantillons au sein de chacune des classes. Attention, le boxplot représente les 1<sup>er</sup> et 3<sup>e</sup> quartiles ainsi que la médiane (et non la moyenne).

### 3.2.3 Résultat du nombre de pontes moyen selon l'ouverture de la canopée

Une autre hypothèse, exprimée depuis le début du cycle de pullulation du hanneton est l'impact de l'ouverture des peuplements sur les populations de hanneton forestier. La forêt vosgienne s'inscrit dans un processus de décapitalisation des peuplements depuis une vingtaine d'années :

- suite à la tempête Lothar en 1999, nombre de peuplements ont été fortement ouverts : pour la seule région Basses-Vosges gréseuses, 6,6% de la forêt domaniale et 3,9% de la forêt communale ont été touchées à plus de 50% de la surface ; dégâts principalement localisés au sud de la route D919, reliant Wingen-sur-Moder (67) à Ingwiller (67), notre zone d'étude et d'observation de la pullulation de hanneton forestier (cf. Fig.3.10) [16] ;
- suite à de nouvelles pratiques sylvicoles motivées par le besoin de résilience des peuplements forestiers au changement climatique <sup>5</sup>. La gestion des forêts à travers la dynamisation de la sylviculture et la baisse de la surface foliaire doit mener à une meilleure résilience des peuplements par une moindre concurrence pour l'eau [49] [22].

5. Les travaux du GIEC (Groupe d'expert intergouvernemental sur l'évolution du climat) et d'autres chercheurs montrent que le changement climatique se traduit par une augmentation de la fréquence des vagues de chaleurs [34]. Concernant la pluviométrie, elle devrait être plus abondante au niveau des hautes latitudes mais certainement moins bien distribuées au cours de l'année [34] : diminution en période de végétation et augmentation en période de repos végétatif [49]. Enfin, le changement climatique exacerbe les sécheresses en augmentant leur fréquence, durée et surface [81] [2].

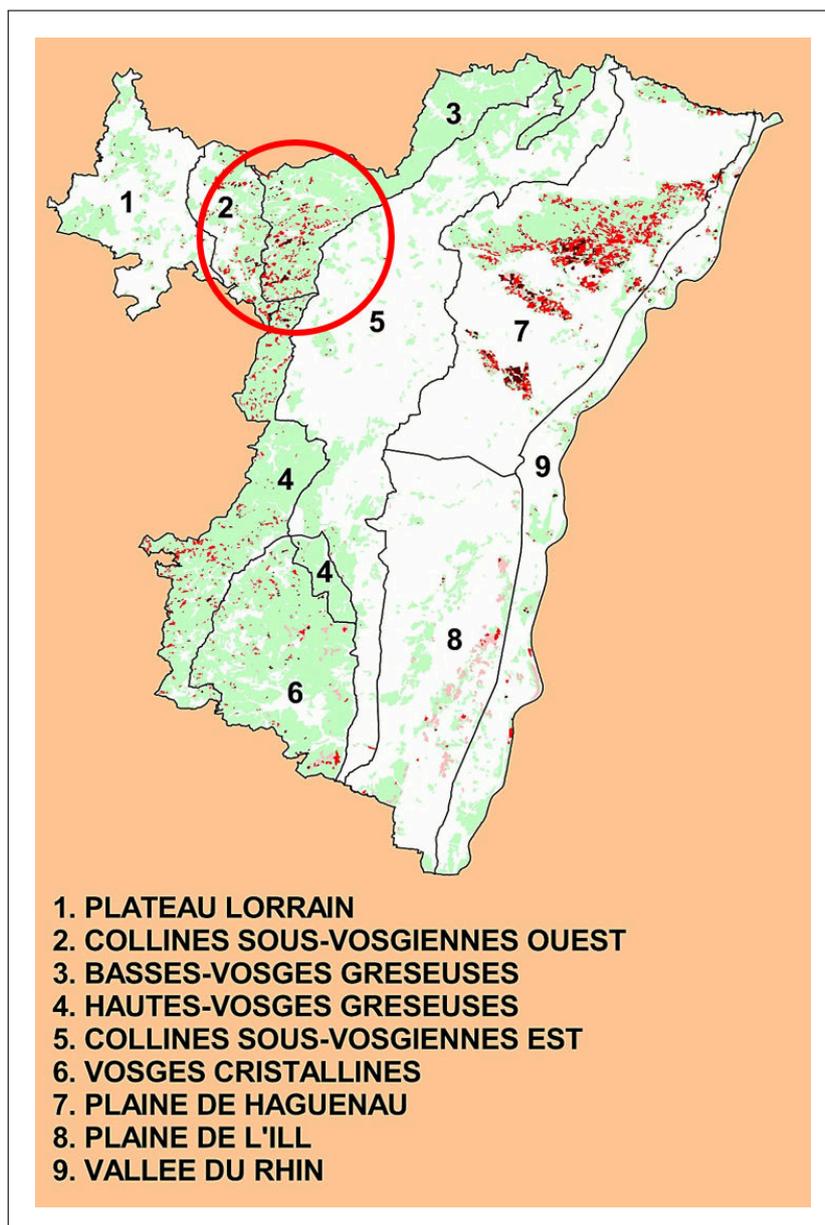


FIGURE 3.10 – Carte des dégâts causés par la tempête Lothar, du 25 au 26 décembre 1999, dans le département du Bas-Rhin (67). La zone géographique d'étude au sein des Basses-Vosges gréseuses est ici entourée en rouge. Légende : vert clair ■ = peuplements indemnes ; rouge clair ■ = dégâts de 10 à 50% ; rouge vif ■ et écarlate ■ = dégâts de plus de 50%. Figure issue de Colin (2003).

Pour le vol de l'année 2019, l'ouverture de la canopée semble influencer sur le nombre de pontes dans le sol : généralement, plus la canopée est ouverte et plus la densité de pontes est élevée (cf. Fig.3.11). Cette relation suit une courbe logarithmique : passé 15% d'ouverture de la canopée, décroissance du nombre de pontes selon l'ouverture de la canopée avec des maximums de nombre de pontes observés entre 20 et 40% d'ouverture (cf. Fig.3.11).

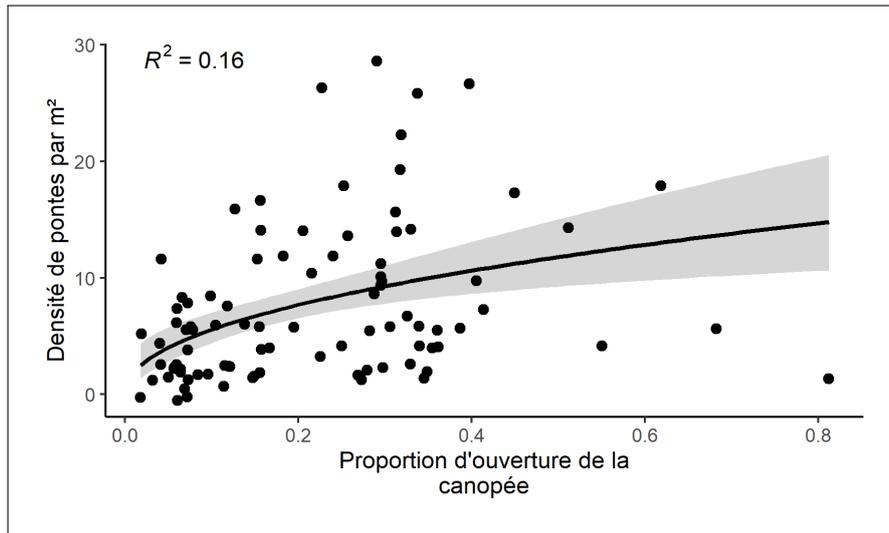


FIGURE 3.11 – Relation entre la densité de pontes ( $nb/m^2$ ) et l'ouverture de la canopée (1 étant une ouverture maximale et 0 représentant une canopée totalement fermée). Droite de régression de quasi-Poisson. La zone grisée correspond à l'intervalle de confiance de 95%.

### 3.2.4 Résultat du nombre de pontes moyen selon la surface terrière de chêne

Nous savons de longue date à travers l'observation et depuis plus récemment par l'alimentation en laboratoire, que le chêne est l'aliment favoris des hannetons, autant sous forme adulte que sous forme de larves [88] [99] [100] [98] [101]. Les essences de chênes (*Quercus robur*, *Q. petraea* et *Q. rubra*) permettent une survie plus longue des individus, un meilleur développement et une meilleure fertilité des femelles hannetons.

Suite à l'étude de 2019, nous remarquons que de manière générale, les densités de pontes dans le sol sont supérieures lorsque des chênes sont présents (cf. Fig.3.12) à proximité et plus encore s'ils sont abondants (cf. Fig.3.13). Ainsi, d'après le test de comparaison des médianes de Wilcoxon, il y a généralement plus de pontes en présence de chêne au seuil de risque  $\alpha$  de 5% ( $p.valeur = 0,027$ ).

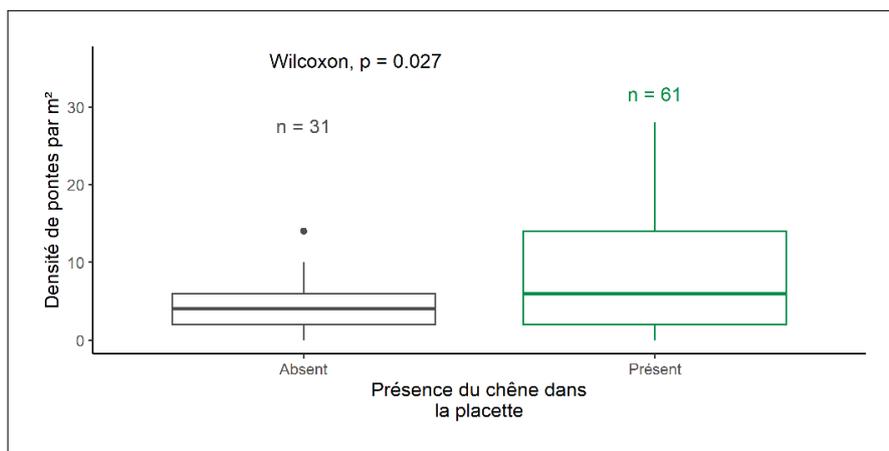


FIGURE 3.12 – Boxplot du nombre de pontes selon la présence/absence du chêne dans le relevé relascopique. Les "n =" représentent le nombre d'échantillons au sein de chacune des classes. Attention, le boxplot représente les 1<sup>er</sup> et 3<sup>e</sup> quartiles ainsi que la médiane (et non la moyenne).

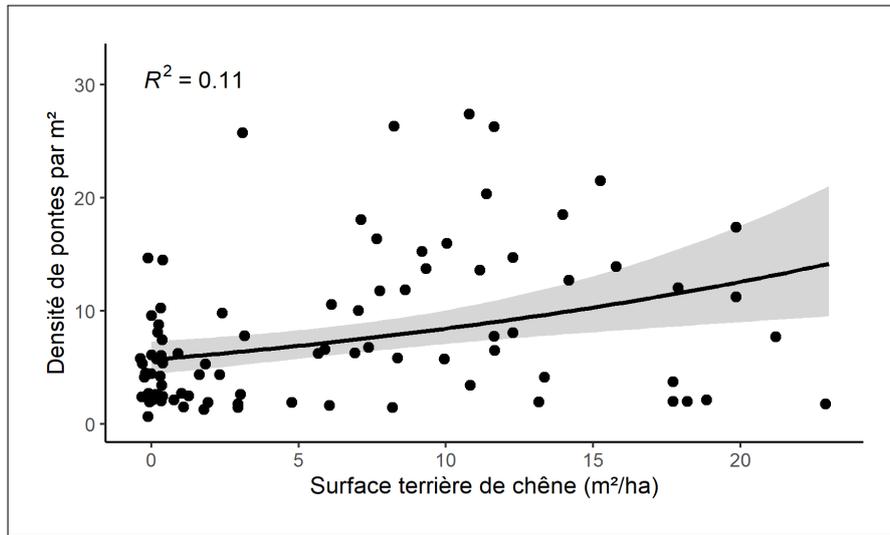


FIGURE 3.13 – Relation entre la densité de pontes (nb/m<sup>2</sup>) et la surface terrière en chêne. Droite de régression de quasi-Poisson. La zone grisée correspond à l’interval de confiance de 95%.

Si nous modélisons par une régression Quasi-Poissonienne la densité de pontes selon qu’il y ait présence ou absence de chêne, nous obtenons une p.valeur de 0,58% (< 0,01 \*\*), c’est à dire qu’il y a une différence certaine entre ces deux catégories (cf. Fig.3.14). Il y a donc une densité supérieure de pontes à proximité de chênes. On remarque par ailleurs qu’il existe une gradation vers une densité de pontes de plus en plus élevée à mesure que la proportion de chêne est plus élevée (cf. Fig.3.16). Les lettres marquent les groupes différents au seuil p = 1% et sont issus de la méthode de comparaison multiples de Tukey à partir d’un modèle Quasi-Poissonien de l’absence/présence et proportion de chêne.

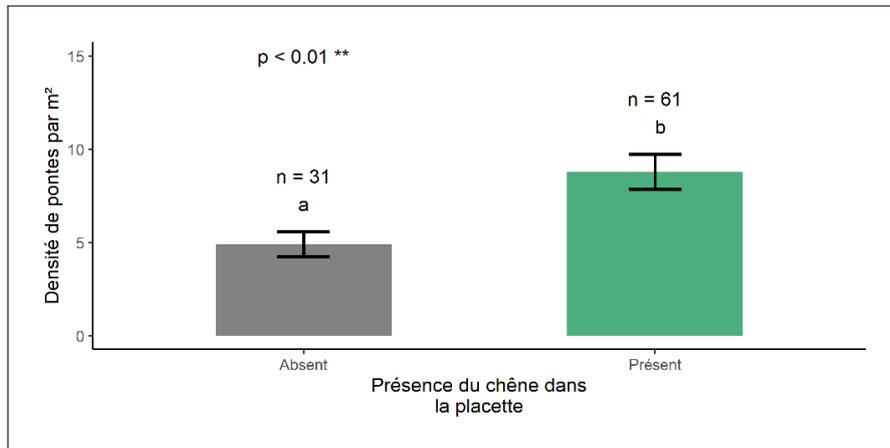


FIGURE 3.14 – Densité moyenne de pontes selon la présence/absence du chêne dans le relevé relascopique. Les barres d’erreur représentent l’erreur standard. Les "n =" représentent le nombre d’échantillons au sein de chacune des classes.

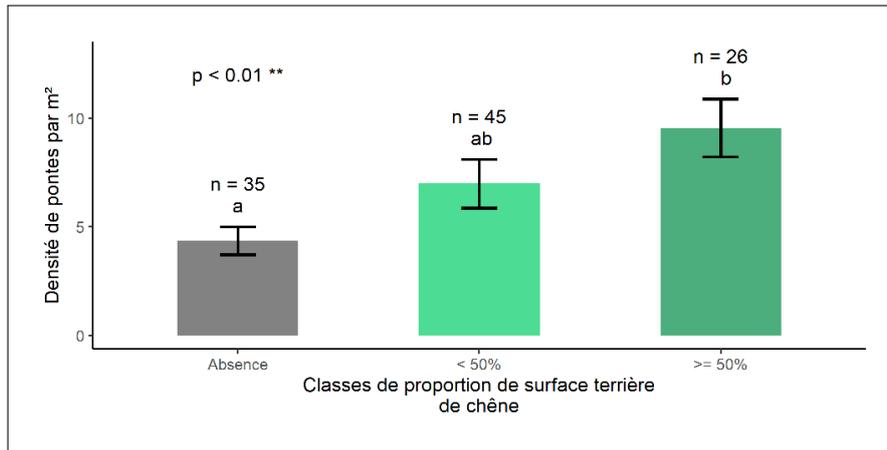


FIGURE 3.15 – Densité moyenne de pontes selon les classes de proportion du chêne dans le relevé relascopique. Les barres d’erreur représentent l’erreur standard. Les "n =" représentent le nombre d’échantillons au sein de chacune des classes.

### 3.3 Choix du lieu de ponte par la femelle hanneton forestier dans les forêts des Vosges du Nord en 2019

Nous venons de relever différentes variables (présence de fourré, proportion d’essences résineuses, ouverture de la canopée et surface terrière des chênes) et venons de montrer leur implication possible concernant le choix du lieu de ponte par le hanneton femelle. Afin de mettre de concert cet ensemble de variables, il convient de mettre en œuvre différents modèles. Le premier modèle paramétré est un modèle binomial de présence/absence suivi de différents modèles de prédiction de l’abondance de pontes.

Par ailleurs, afin de pouvoir comparer et hiérarchiser les variables entre elles selon les coefficients des modèles, nous effectuons un centrage-réduction des variables quantitatives. Cela revient à soustraire la moyenne de la distribution d’une variable, à chacune de ses valeurs puis de diviser chacune d’elles par l’écart-type de la distribution (cf. Equation 3.1).

$$x = \frac{X - \mu}{\sigma} \tag{3.1}$$

Où  $x$  est la valeur centrée-réduite,  $X$  la valeur avant transformation,  $\mu$  la moyenne de la distribution de la variable et  $\sigma$  l’écart-type de la distribution de la variable.

#### 3.3.1 Modèle binomiale d’absence - présence de pontes de hanneton dans le sol

Le modèle binomial permet la modélisation d’une variable binaire (2 modalités), dans notre cas : de la présence de pontes de hanneton ou non. Dans le cas de ce modèle de prédiction des présences-absences de pontes, deux variables sont relevées comme étant « significatives » (cf. Tab.3.1) :

- La présence de fourré ;
- La surface terrière de tiges résineuses.

D’après Faraway (2016), le coefficient de détermination  $R^2$  (qui dans un modèle linéaire est le « pourcentage de variance expliquée » par le modèle), peut être approché en utilisant la déviance nulle et résiduelle du modèle

[26] :

$$R^2 = 1 - \frac{D_{résiduelle}}{D_{nulle}} \quad (3.2)$$

Avec D = déviance. La déviance est en quelque sorte la généralisation de la notion de variance.

Dans le cas de ce modèle, la coefficient de détermination est égale à 40,3%.

Variables	Coefficients	Erreur standard	p.value
Intercept	3,885	0,577	< 0,001 ***
Présence fourré : Oui	- 4,626	0,954	< 0,001 ***
Surface terrière résineuse	- 0,72	0,35	< 0,05 *

TABLE 3.1 – Variables significatives du modèle binomial de prédiction de la présence/absence de pontes. Pouvoir explicatif du modèle de 40,3% (pseudo –  $R^2$  ; déviance nulle : 86,43 ; déviance résiduelle : 51,62).

### 3.3.2 Modèle d’abondance des pontes de hanneton dans le sol

Pour modéliser la densité de pontes de hanneton dans le sol, nous avons tout d’abord mis en œuvre une régression poissonnienne à l’aide de la fonction « glm » de la librairie « stat » sur R [73] [26].

Dans le cadre de ce modèle, l’ouverture de la canopée semble être une variable importante concernant la prédiction de la densité de pontes de hanneton dans le sol. Néanmoins, elle n’est pas informée dans le cadre des placettes réalisées dans les fourrés à cause de la couverture du dit fourré. De fait, nous supprimons ces points qui finalement, modélisent très bien la présence/absence de pontes dans le modèle binomial.

Par ailleurs, dans notre modèle poissonnien, la déviance résiduelle reste élevée en comparaison des degrés de liberté (déviance résiduelle = 302,38 pour 86 degrés de liberté). C’est un premier indice de surdispersion de notre modèle.

Par défaut, le paramètre de dispersion ( $\phi$ ) d’une régression de Poisson est de 1 et cette contrainte ne permet donc pas de prendre en compte un coefficient de surdispersion [53] [15] [69]. La surdispersion a lieu lorsque la variance observée est supérieur à la variance modélisée car la dispersion de cette dernière est égale à une constante contrainte par le type de modèle [53].

Cette dispersion contrainte est inhérente à la loi de Poisson, la variance  $var(\mu)$  est égale à la moyenne  $\mu$ . Au contraire, dans nos données, la variance de la distribution du nombre de pontes est 5,8 fois plus grande que la moyenne du nombre de pontes.

Il existe d’ailleurs un test proposé par Dean [21] testant la surdispersion d’un modèle et basé sur l’équation  $var(Y_i) = \mu_i(1 + \tau\mu_i)$  où  $E(Y_i) = \mu_i$ . Les hypothèses étant finalement  $H_0 : \tau = 0$  et  $H_1 : \tau \neq 0$ . Ce test est dans le cas de notre modèle hautement significatif ( $p < 2,2e-16$ ) et sur les valeurs supérieures, il y a donc surdispersion.

La surdispersion n’amène pas à une mauvaise estimation des coefficients  $\beta$  du modèle mais ne pas la prendre en compte amène à sous-estimer les erreurs standards de chacun de ces coefficients. Ceci peut en rendre certains significatifs alors qu’ils ne le sont pas en réalité (risque de première espèce augmenté : faux positif) [69]. Il est alors possible d’estimer le paramètre de dispersion. La première estimation est simple à mettre en œuvre, il s’agit du calcul de la déviance résiduelle sur les degrés de liberté ( $D/dof$ ) et ce qui donne dans le cas de notre

modèle Poissonien 3,52 (302,38 <sup>6</sup>/86). Il existe une autre estimation plus « exacte » :

$$\hat{\phi} = \frac{\chi^2}{ddl} \tag{3.3}$$

Où  $\hat{\phi}$  est l'estimation du paramètre de dispersion,  $ddl$  les degrés de liberté ( $n - p$ ,  $n$  étant l'effectif et  $p$  le nombre de paramètres (variables)),  $\chi^2$  le khi-deux de Pearson ( $\chi^2 = \sum(residus\ de\ Pearson)^2$  et  $residus\ de\ Pearson = (y - \hat{y}/s)$  avec  $y$  : observations;  $\hat{y}$  : valeurs prédites;  $s =$  écart-type estimé de  $y$ ).

Par cette estimation, nous trouvons un paramètre de dispersion de 3,51 très proche de celui calculé avec la déviance résiduelle. Pour prendre en compte la surdispersion, nous allons maintenant utiliser une régression de quasi-Poisson (qui reste une loi de Poisson où  $\phi \neq 1$ ). Dans ce dernier cas, les coefficients ne changent pas [69], seules les erreurs standards le sont à travers une multiplication par la racine carrée du paramètre de dispersion ( $\sqrt{\phi} = \sqrt{3,51} = 1,87$ ).

### Modèle de quasi-Poisson

En mettant en oeuvre un modèle quasi-Poissonien, nous relevons différentes variables significatives (cf. Tab.3.2) :

- le logarithme népérien d'ouverture de la canopée;
- la surface terrière des chênes;
- l'interaction entre la surface terrière des chênes et la proportion de surface terrière résineuse;
- à savoir que puisque l'interaction décrit bien la densité de pontes, nous sommes dans l'obligation de conserver la variable non-significative « proportion de surface terrière résineuse ».

Variabiles	Coefficients	Erreur standard	p.value Anova II
Intercept	3,885	0,088	
ln(Ouverture de la canopée)	0,351	0,84	< 0,001 ***
Surface terrière chênes	0,453	0,093	< 0,01 **
Proportion de surface terrière résineuse	0,129	0,099	> 0,05
Interaction surface terrière chêne et proportion de surface terrière résineuse	0,332	0,097	< 0,001 ***

TABLE 3.2 – Variables significatives du modèle Quasi-Poissonien de prédiction de la densité de pontes. Pouvoir explicatif du modèle de 37,3% (déviante nulle : 492,2 ; déviante résiduelle : 308,4).

En utilisant l'équation de calcul du coefficient de détermination  $R^2$  à partir de l'équation A.5, nous obtenons un résultat de 37,3%. Dans le cadre de données écologiques, sujettes à une forte dispersion, ce modèle nous retourne un résultat relativement précis.

Nous pouvons remarquer l'interaction, en simplifiant, entre les classes de proportion de surface terrière résineuse et de chêne dans la figure ci-dessous. On remarque que pour des niveaux faibles de résineux et de chêne, la densité de pontes est faible. Au contraire, elle devient élevée lorsque la proportion de tiges résineuse est inférieure à 50% et plus encore à mesure que la part du chêne augmente. Au contraire, la densité devient relativement basse lorsqu'il n'y a pas de chêne et une forte proportion de tiges résineuses. Cependant, la densité de pontes moyennes est relativement importante lorsque la densité de tiges résineuse est élevée ( $\geq 50\%$ ) est

6. Il s'agit de la déviante résiduelle de notre régressions poissonnienne.

qu'il y a moins de 50% de chêne (cf. Fig.3.16). Ici, la puissance statistique est moins élevée puisque que pour les différents groupes de différence, nous avons dû utiliser une régression poissonnienne au lieu de la régression quasi-poissonnienne (prenant en compte la surdispersion).

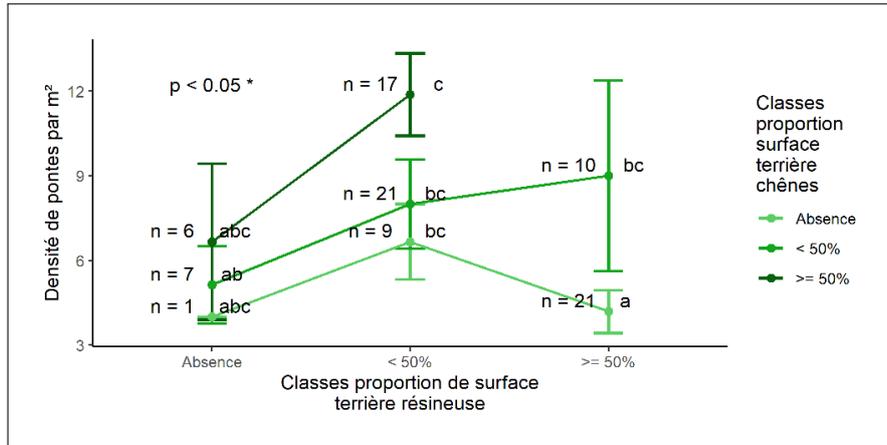


FIGURE 3.16 – Interaction entre les classes de proportion de surface terrière résineuse et chêne. Les points représentent les moyennes de densité de pontes selon les 2 variables qualitatives. Les "n =" représentent le nombre d'échantillons au sein de chacune des classes.

Généralement, malgré quelques points, nous remarquons que plus il y a de surface terrière de chêne et plus il y a de pontes dans le sol (les points rouges étant principalement présent sur le haut de la droite de régression logarithmique; cf. Fig.3.17). Ce nombre plus élevé de pontes selon la quantité de chêne est mieux représenté ensuite : plus la proportion de chêne est élevée et plus le nombre de pontes est lui aussi élevé (cf. Fig.3.18).

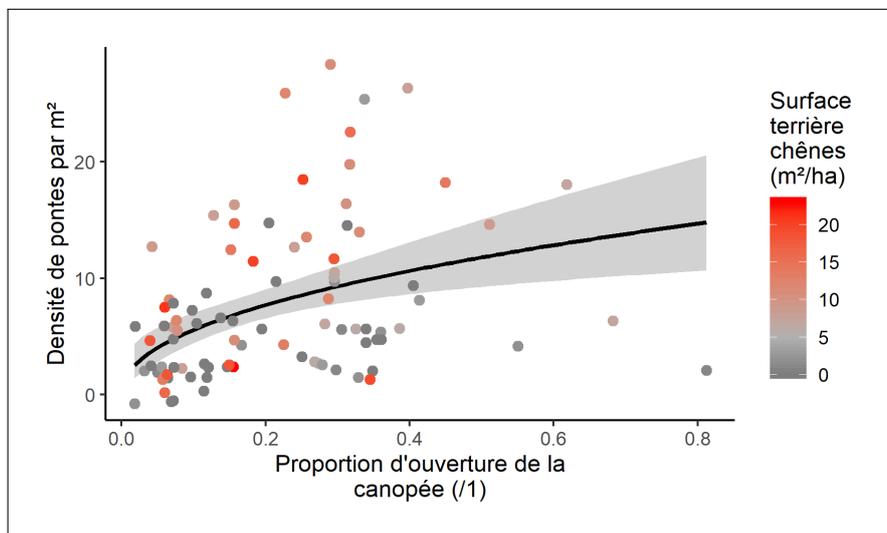


FIGURE 3.17 – Relation entre la densité de pontes, l'ouverture de la canopée et la surface terrière de chêne. Droite de régression de quasi-Poisson. La zone grisée correspond à l'intervalle de confiance de 95%.

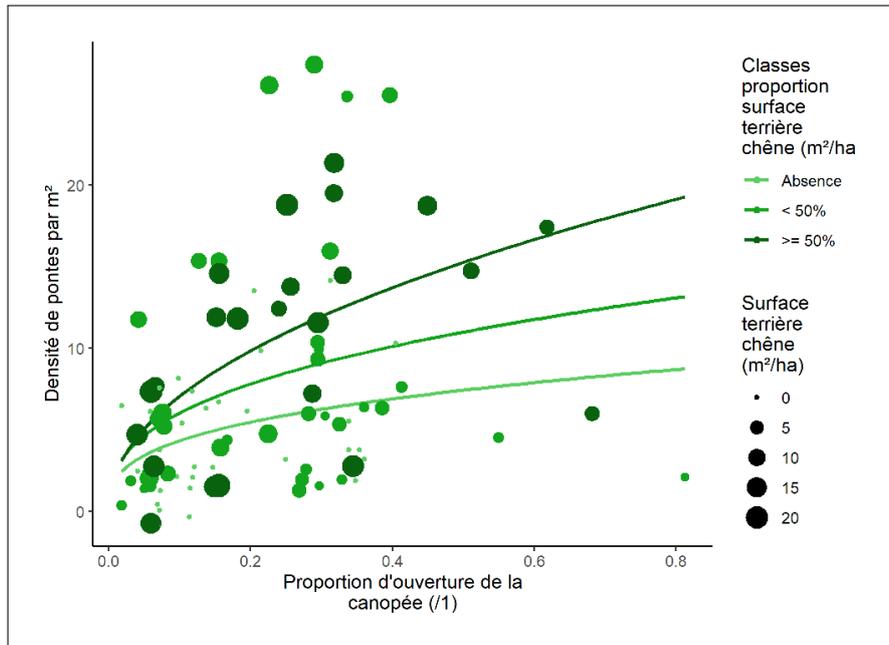


FIGURE 3.18 – Relation entre la densité de pontes, l'ouverture de la canopée et la surface terrière de chêne. La taille des points représente la surface terrière de chêne tandis que les couleurs représentent sa proportion dans le total de surface terrière. Droites de régression de quasi-Poisson.

### Modèle linéaire généralisé mixte

Afin d'ajouter les effets possiblement dus aux nombreuses zones utilisées, nous pouvons mettre en œuvre un modèle mixte. Les modèles mixtes (linéaires et linéaires généralisés) permettent d'utiliser deux types de variables :

- Variables à effet fixe : dans un modèle linéaire, il s'agit de la partie « connue », celle issue de mesures ; leurs niveaux sont fixés et ils sont associés à des paramètres que nous cherchons à estimer ;
- Variables à effet aléatoire : on ne peut pas directement estimer cet effet qui a lieu lorsque les données sont groupées ou hiérarchiser. Cela conduit à une « structuration corrélative » de l'erreur (la partie inconnue du modèle  $\epsilon$ ) [26].

Dans notre cas, l'effet aléatoire est le groupement des placettes proches les unes des autres sur l'ensemble du territoire prospecté (cf. Fig.3.19). Cela nous amène donc à 14 zones plus ou moins éloignées les unes des autres.

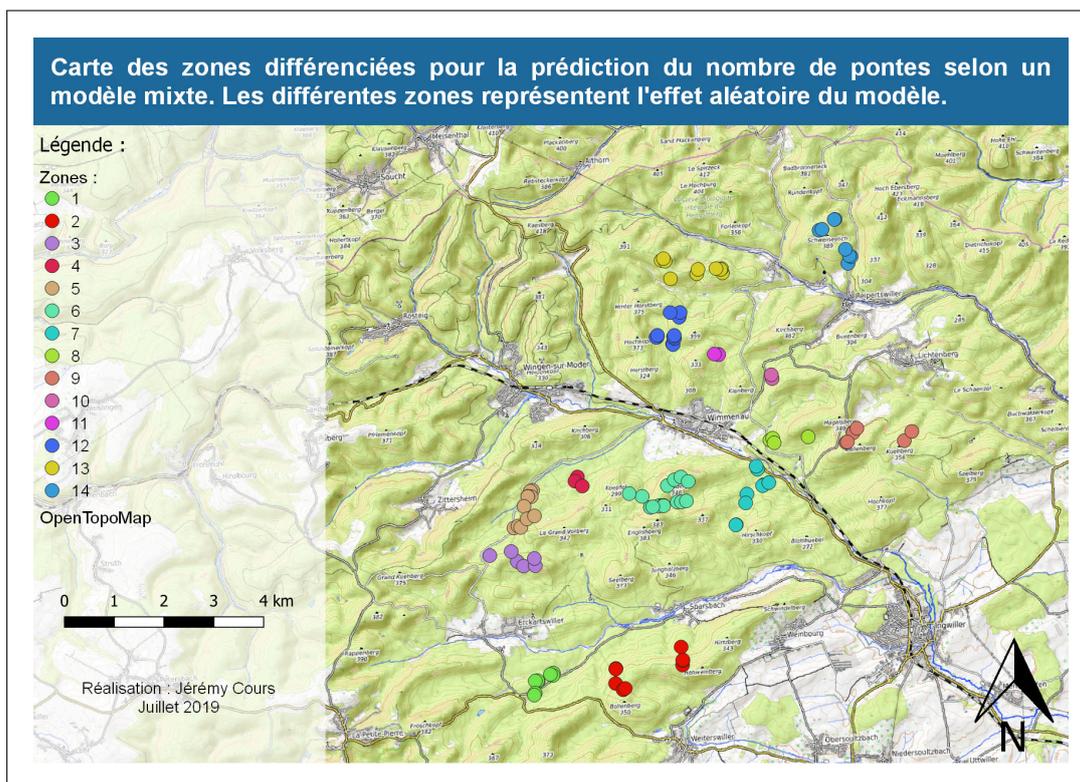


FIGURE 3.19 – Carte des zones différenciées pour la prédiction du nombre de pontes selon un modèle mixte. Les différentes zones représentent l’effet aléatoire du modèle.

La surdispersion doit être prise en compte y-compris dans ce type de modèle : s’il apporte une nouvelle dimension d’explication du phénomène (en précisant potentiellement une partie de l’erreur), il continue bien évidemment de s’appuyer sur des lois statistiques. Dans notre cas, il existe peu de solutions pour mettre en œuvre une régression quasi-Poissonnienne dans un modèle mixte. Par contre, il existe une régression très similaire qui est la régression binomiale-négative qui peut être facilement mise en œuvre dans un modèle linéaire généralisé mixte à l’aide de la librairie « glmmTMB » [51]. Donc, nous mettons en œuvre ici un modèle linéaire généralisé mixte suivant une régression binomiale-négative pour laquelle la variance augmente quadratiquement avec la moyenne. Les variables significatives sont les mêmes que le modèle de régression quasi-Poissonnien avec des coefficients très similaires (cf. Tab.3.3 et Tab.3.2).

Variabes	Coefficients	Erreur standard	p.value Anova II
Intercept	2,041	0,091	
ln(Ouverture de la canopée)	0,35	0,811	< 0,001 ***
Surface terrière chêne	0,424	0,109	< 0,01 **
Proportion de surface terrière résineuse	0,104	0,108	> 0,05
Interaction surface terrière chêne et proportion de surface terrière résineuse	0,312	0,104	< 0,01 **

TABLE 3.3 – Variables significatives du modèle linéaire généralisé mixte avec régression binomiale-négative de prédiction de la densité de pontes.

Dans le cadre de cette librairie R, il n’est pas possible de calculer le coefficient de détermination  $R^2$  comme décrit précédemment. Nous procédons alors différemment en prédisant le nombre de pontes d’après le modèle mixte, directement sur notre table de données puis nous observons la corrélation entre le nombre prédit et celui observé. Dans ce cadre, ce que nous pouvons approcher comme étant un le  $R^2$  du modèle est égale à 37%, soit le

même que le modèle quasi-Poissonien. De même, lorsque l'on compare les deux modèles à l'aide d'un test de Chi-deux  $\chi^2$ , on ne trouve pas de différence entre les deux. Ainsi, la prise en compte de zones n'améliore pas la précision du modèle : nous pouvons traduire cela par la généralité de nos résultats sur l'ensemble des zones prospectées.

**Arbre de régression**

Afin de poursuivre notre analyse, nous avons mis en œuvre la méthode de construction d'un arbre de régression (CART = Classification and regression trees). Dans le but d'exposer son utilisation, revenons à la base : nous cherchons à expliquer une variable  $Y$  par un ensemble de variables explicatives  $X$ , vecteur de taille  $p$  ( $p$  étant le nombre de variables explicatives). Le modèle prend alors la forme  $Y = \beta X$  et les méthodes statistiques cherchent à estimer les coefficients  $\beta$ . Dans ce cadre, nous pouvons utiliser des modèles paramétriques liées à des hypothèses sur la distribution de la variable à expliquer (par exemple, nous avons précédemment utilisé des modèles liés à l'hypothèse que le nombre de larves dans le sol suit une distribution Poissonnienne). La méthode CART est une méthode non-paramétrique et donc plus facile à utiliser mais associée à une puissance statistique plus faible. Ici, elle nous permet de valider les modèles présentés ci-avant et d'apporter un éclairage sur le type de peuplement favorable au choix du lieu de ponte fait par le hanneton femelle. La méthode CART partitionne l'espace formé par l'ensemble des variables explicative  $X$  en tentant de réduire la variance de chaque partie créée (que l'on retrouve sous forme de nœuds dans l'arbre de régression) [33]. Cette méthode permet de créer un modèle non-paramétrique sous une forme visuelle facilement interprétable (cf. Fig.3.20). Elle a été théorisée par Breiman et al. en 1984 [13]. Contrairement à une régression linéaire dont la pente est par définition linéaire ; dans le cas d'un modèle CART, la pente d'estimation de la valeur  $Y$  se trouve sous forme d'escalier (chaque marche représentant la moyenne  $Y$  pour chaque sous-ensemble de l'ensemble des variables explicatives  $X$ ) [13].

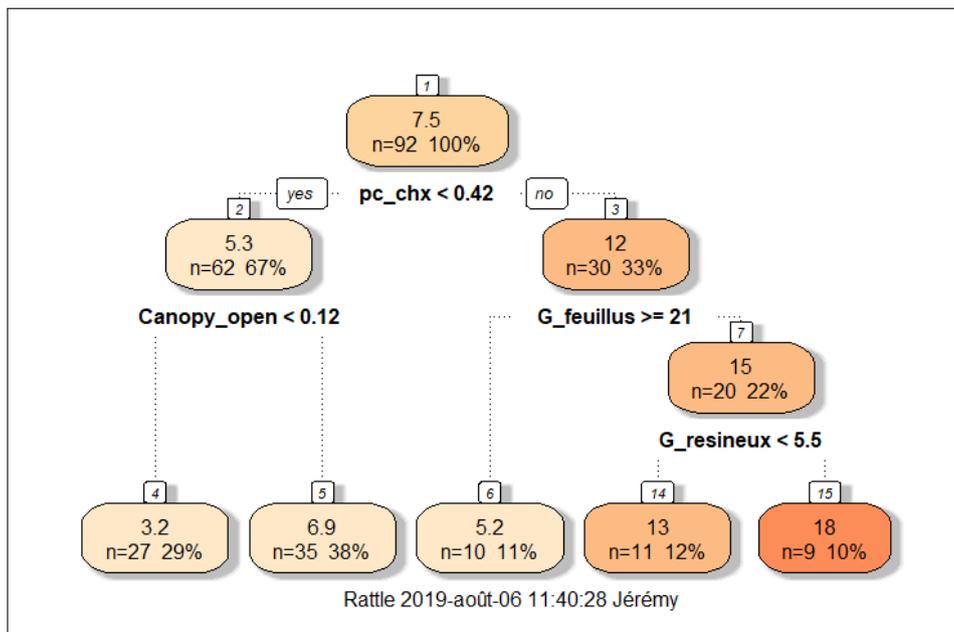


FIGURE 3.20 – Arbre de régression prédisant le nombre de pontes de hanneton dans le sol selon notre table de données. Les couleurs représentent le nombre de pontes moyen pour chacun des sous-groupes : du orange clair où il y en a relativement peu, au orange foncé où il y en a le plus. Le chiffre au sein de chaque nœud représente la moyenne du nombre de pontes pour chacun d'eux ; «n=» le nombre d'échantillons ; le pourcentage d'échantillon à la vue de l'échantillonnage totale (n = 92).

Pour le modèle d'arbre de régression, la variable qui lui semble la plus importante est la proportion de chêne sur le tour relascopique. Si cette proportion est faible ( $< 0,42$ ), il y a généralement moins de pontes observées. L'une des variables secondaires est l'ouverture de la canopée : elle est discriminante dans le cas où la proportion en chêne est relativement faible. Si le peuplement est refermé ( $< 0,12$ ) : le nombre moyen de ponte est de 3,2 alors que ce dernier est de 6,9 si le peuplement est plus ouvert (ouverture de la canopée  $\geq 0,12$ ).

Si la proportion de chêne est supérieure à 42%, la deuxième variable importante est la surface terrière feuillus : si elle est supérieure ou égale à 21 m<sup>2</sup>/ha, le nombre de pontes est relativement faible (5,2 en moyenne). Si cette dernière variable est inférieure à 21 m<sup>2</sup>/ha, la dernière variable importante est la surface terrière résineuse : à plus de 6 m<sup>2</sup>/ha, le niveau de ponte est le plus élevé. Nous retrouvons ici l'importance que semble jouer le mélange feuillus-résineux dans l'attractivité des peuplements forestiers pour le hanneton forestier : avec ce mélange, les peuplements sont plus fortement infestés.

### 3.3.3 Méthodologie Bayésienne

Les modèles mis en œuvre précédemment appartiennent à la méthodologie fréquentiste. Aujourd'hui et plus généralement depuis près de deux siècles, deux définitions des probabilités existent :

**Vision fréquentiste :** d'après les fréquentistes, une probabilité représente la fréquence d'un événement donné sur un très long terme (l'infini). Par exemple, on sait que la probabilité d'obtenir un « 6 » sur un lancer de dé est égale 1/6 soit 16,667%. Néanmoins, cette probabilité n'apparaîtra qu'à partir d'un nombre relativement important de lancers de dé.

**Vision bayésienne :** d'après les bayésiens, une probabilité représente la crédence (degré de croyance) que l'on peut exprimer pour une hypothèse donnée en prenant en compte un « a priori », c'est à dire des connaissances sur lesquels nous nous appuyons.

Ces deux visions ne sont pas antinomiques : dans la méthode scientifique, si la vision fréquentiste est largement employée depuis les travaux de Ronald Fisher au début du XX<sup>e</sup> dans l'analyse de chaque étude ; la vision bayésienne reste intuitivement mise en pratique lorsque l'on exprime des hypothèses de recherche (issue d'observations et/ou de la bibliographie). Dès lors, nous accordons plus ou moins de crédence à ces hypothèses et cette crédence est augmentée ou réduite selon les résultats d'une nouvelle étude. La crédence en certaines hypothèses sur le monde qui nous entoure amène aussi les chercheurs à s'interroger sur la vraisemblance des données collectées dans le cadre d'une étude particulière. C'est par exemple ce qui est arrivé en 2011 lorsqu'une étude mettait en évidence que des neutrinos se déplaçaient à une vitesse plus grande que la lumière (limite pourtant de la relativité restreinte d'Einstein, théorie solide sur le monde physique). Ce résultat inattendu a mené à une grande prudence concernant ce résultat ; ce dernier qui a d'ailleurs finalement trouvé sa cause dans un branchement défectueux.

La vision bayésienne des probabilités prend sa source dans une simple équation, celle des probabilités conditionnelles enseignée au collège :

$$P[H_A|D] = \frac{P[D|H_A] \times P[H_A]}{P[H_A] \times P[D|H_A] + P[H_B] \times P[D|H_B]} \quad (3.4)$$

Où  $H_A$  est l'hypothèse (ou proposition) A,  $H_B$  est l'hypothèse (ou proposition) B qui est l'inverse de A et D représente les données collectées. On dit de  $P[H_A|D]$  qu'il s'agit de la probabilité conditionnelle de l'hypothèse  $H_A$  prenant en considération les nouvelles données D. L'a priori de l'hypothèse  $H_A$  est présent dans l'numérateur de l'équation :  $P[H_A]$  = probabilité a priori de l'hypothèse  $H_A$ . Le dénominateur peut être résumé

par l'expression  $P[D]$  représentant la totalité des probabilités des données  $D$  prenant en compte toutes les hypothèses possibles [68].

Et nous pouvons appliquer cette équation au calcul des paramètres d'un modèle d'inférence basé sur nos données. Dans le cadre de la méthode fréquentiste, les paramètres des modèles calculés précédemment le sont par la méthode du maximum de vraisemblance : d'après les données récoltées, les paramètres des variables explicatives  $x$  sont estimés comme étant les plus « vraisemblables », c'est à dire caractérisant au mieux la distribution de la variable à expliquer  $y$ . Ces paramètres, selon la vision fréquentiste, sont ponctuels et ne sont donc pas distribués selon une courbe de distribution. Les tests de significativité qui leurs sont appliqués ne permettent que de les différencier ou non de 0. Dans le cas où le paramètre de la variable explicative  $x$  est égal à 0, alors il n'a pas d'impact sur la variable  $y$  à expliquer.

Au contraire, dans l'approche bayésienne, la valeur la plus probable du paramètre d'une même variable explicative  $x$  est associée à une incertitude représentée par l'ensemble des valeurs possibles du paramètre sur une courbe de distribution. La distribution des paramètres est calculée selon différentes méthodes. Sur le logiciel R, une méthode en particulier est principalement utilisée : la méthode Monte Carlo par chaînes de Markov (MCMC) qui est une méthode itérative. La méthode MCMC permet de générer des échantillons aléatoires (algorithme Monte Carlo) à partir de la distribution à priori (issue des données collectées). La chaîne de Markov émet des probabilités pour chaque échantillon aléatoire issue de l'algorithme Monte Carlo à partir des distributions à priori et observé. Dans le cadre de ce travail, nous avons testé plusieurs librairies R et une nous permettant de prendre en compte l'asymétrie et la surdispersion de la distribution du nombre de ponte a été utilisée. Il s'agit de la librairie « brms » [14]. Cette librairie utilise un langage Stan qui est un logiciel indépendant de statistique permettant d'effectuer des inférences Bayésienne [32]. La famille de distribution utilisée est la famille binomiale négative utilisée dans le cadre de variables de comptage et surdispersées. Cette librairie utilise un algorithme dérivée du MCMC : le « Hamiltonian Monte Carlo » (HMC) partant d'une distribution donnée (a priori) des paramètres. Cela permet de baisser le nombre d'itérations nécessaires pour déterminer la distribution de chaque paramètre. La méthode HMC met 4 fois en œuvre 1000 itérations soit finalement 4000 contrairement à plus de 10 000 pour la MCMC.

Cette méthode nous permet d'estimer la distribution des paramètres de chaque variable (cf. Tab.3.4 et Fig.3.21 et 3.22); ces dernières, comme dans le cadre des modèles précédemment paramétrés, sont centrées-réduites et donc comparable les unes avec les autres. De plus, l'a priori concernant l'intercept et les paramètres des variables a été défini selon une distribution normal centré-réduite, c'est à dire de moyenne 0 et d'écart-type 1.

Variabiles	Coefficients	Intervalle de confiance 95%	$\hat{R}$
Intercept	2,048	[1,865 ; 2,227]	1,000
ln(Ouverture de la canopée)	0,350	[0,181 ; 0,517]	1,000
Surface terrière chêne	0,424	[0,203 ; 0,653]	1,002
Proportion surface terrière résineuse	0,102	[- 0,123 ; 0,332]	1,002
Interaction surface terrière chêne et proportion surface terrière résineuse	0,313	[0,103 ; 0,541]	1,001

TABLE 3.4 – Moyenne et distribution des variables du modèle d'inférence bayésienne.

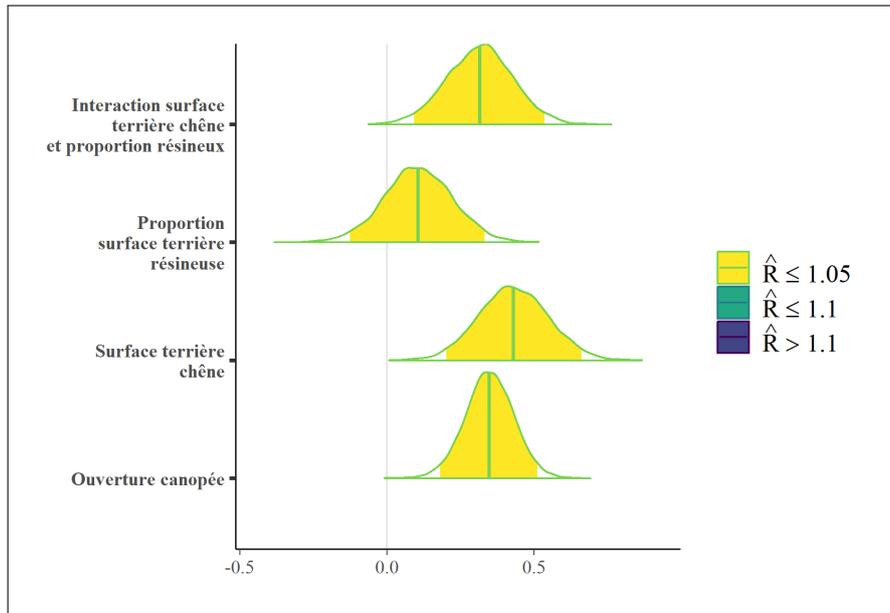


FIGURE 3.21 – Schéma de la moyenne et de la distribution des paramètres de chaque variable du modèle d'inférence bayésienne. La surface en jaune représente l'intégrale de la probabilité de 95% d'observation du paramètre considéré.

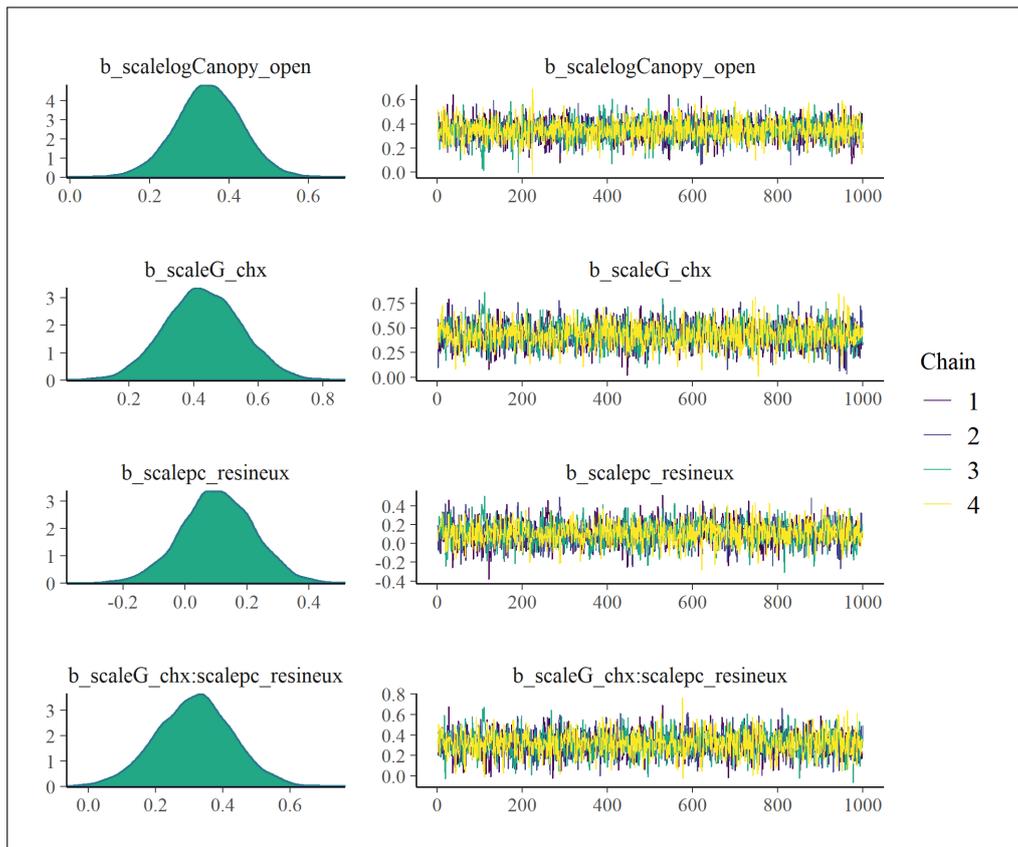


FIGURE 3.22 – Schéma de distribution des paramètres de chaque variable du modèle d'inférence bayésienne et de la convergence de ces derniers vers une valeur moyenne. Significations : Canopy\_open  $\rightarrow$  Ouverture de la canopée ; G\_chx  $\rightarrow$  Surface terrière chêne ; pc\_resineux  $\rightarrow$  proportion surface terrière résineuse.

Nous retrouvons des valeurs moyennes de paramètres très proches des valeurs issues des méthodes fréquentistes. Cependant, la méthode bayésienne nous permet d'observer la variabilité relativement forte de ces

paramètres. Malgré cette variabilité, la convergence vers les valeurs moyennes est très bonne ( $\hat{R}$  égale ou très proche de 1) : depuis nos hypothèses d'a priori centrées-réduites, les algorithmes ont très rapidement convergés vers les valeurs moyennes (cf. Tab.3.4 et Fig.3.21 et 3.22).

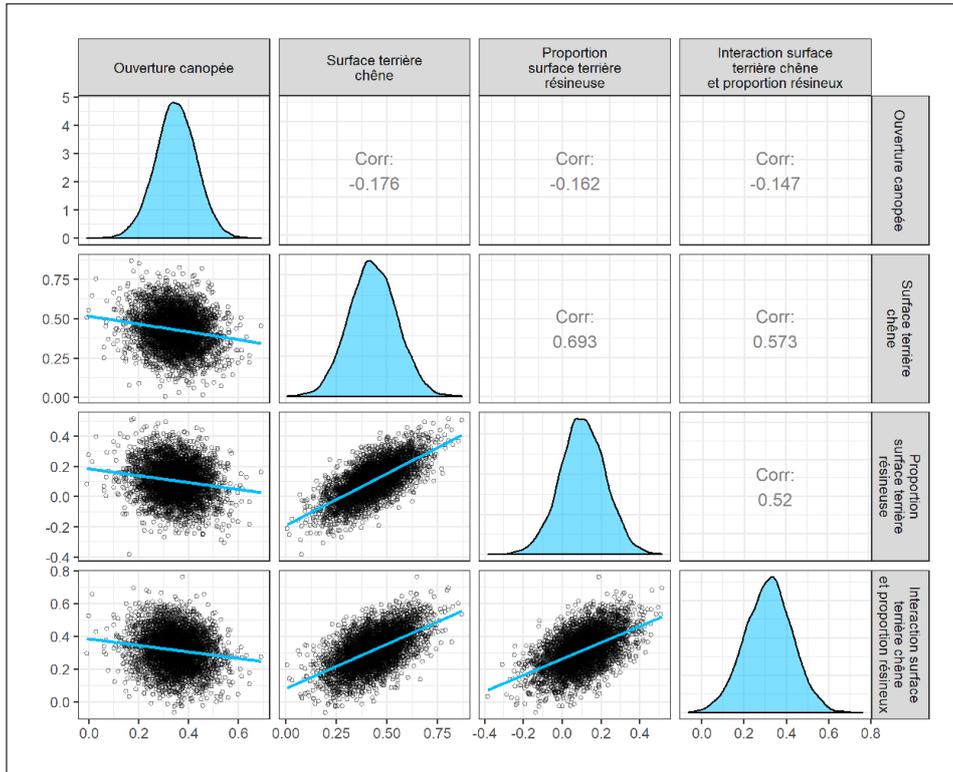


FIGURE 3.23 – Distribution des paramètres du modèle et corrélation avec les autres paramètres.

Par ailleurs, la corrélation des paramètres nous montre une fois de plus l'interaction entre la surface terrière de chêne et le pourcentage de surface terrière résineuse. Selon l'interprétation du modèle, plus il y a de chêne et de pourcentage de résineux et plus il y a de pontes de hanneton (cf. Fig.3.23).

La famille de modèle choisie est la famille négative binomiale et elle semble bien s'accorder à la distribution de notre variable  $y$  à expliquer (la densité de pontes de hanneton). La courbe  $y$  représente la courbe observée tandis que les multiples courbes  $y_{rep}$  sont les courbes de distribution de la variable  $y$  postérieures à chaque itération de l'Hamiltonian Monte Carlo (cf. Fig.3.24).

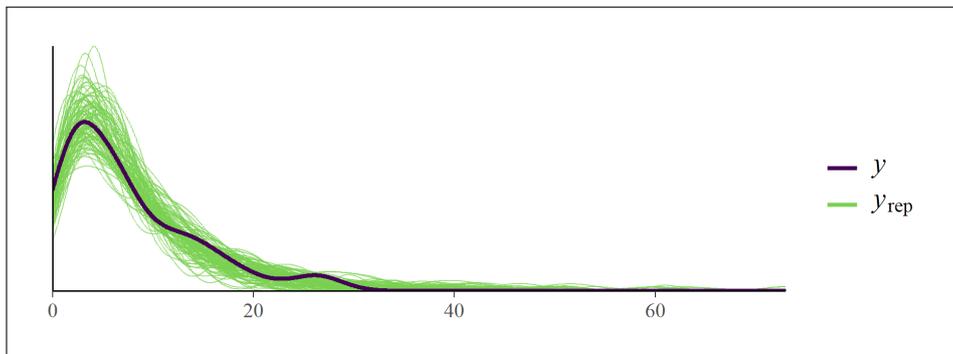


FIGURE 3.24 – Distribution de la variable  $y$  observée et résultats postérieurs des itérations de l'Hamiltonian Monte Carlo  $y_{rep}$ .



---

---

## CHAPITRE 4

---

## DISCUSSION



## 4.1 Bilan des connaissances

Avant d'aller plus loin dans l'étude du choix de lieu de ponte par la femelle hanneton, nous avons d'abord cherché à faire un bilan des connaissances depuis l'étude de 2014. Pour cela, nous avons compartimenter l'espace forestier en quatre ensembles : (i) le sol<sup>1</sup>; (ii) les strates herbacée et arbustives; (iii) le peuplement forestier; (iv) la canopée en tant que telle. Puis nous avons listé les éléments ayant un impact positif (vert) neutre (bleu) ou négatif (rouge) sur l'abondance de hanneton selon le point de vue de ce dernier (vert est positif à son développement; cf. Fig.4.1).

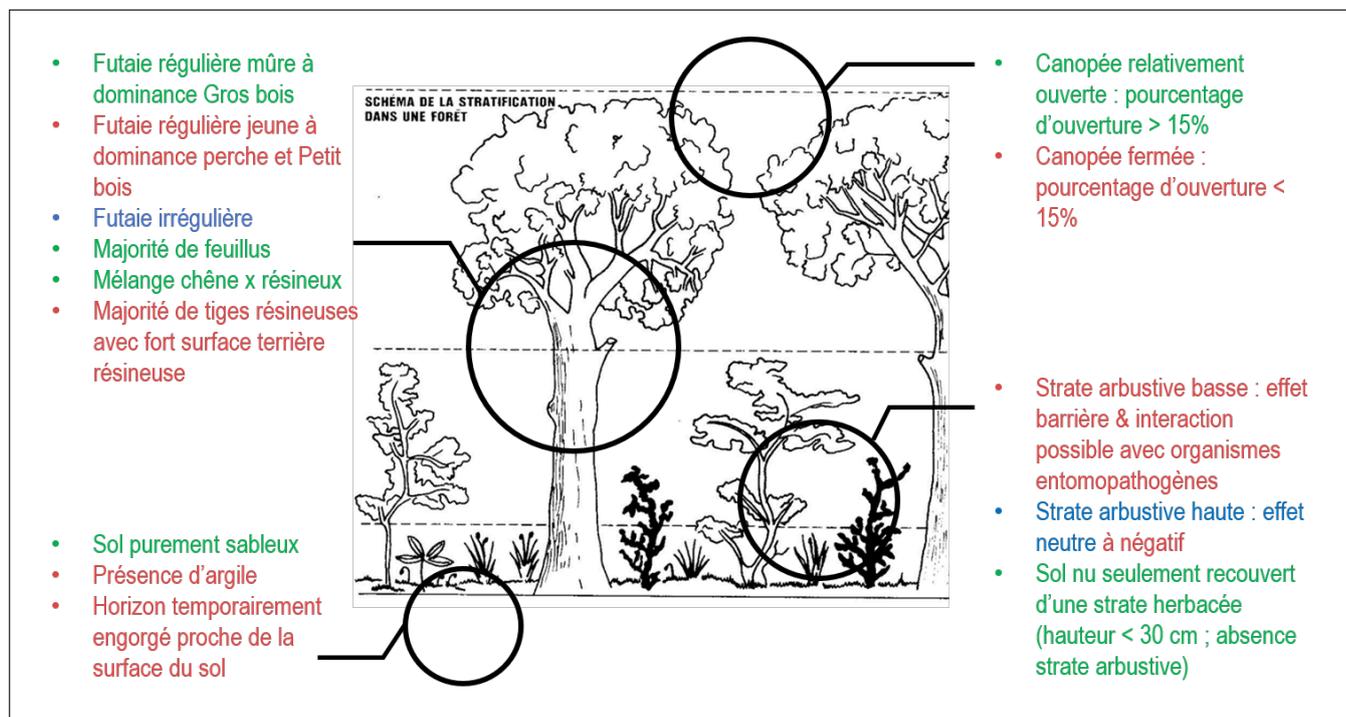


FIGURE 4.1 – Après 3 études et selon la bibliographie, bilan des connaissances concernant les préférences du hanneton forestier en matière d'habitat forestier. Légende : vert clair ■ = effet positif pour les hannetons ; bleu ■ = effet neutre pour les hannetons ; rouge clair ■ = effet négatif pour les hannetons.

## 4.2 Modèle général de choix du lieu de ponte par la femelle hanneton forestier

À la suite de cinq années d'étude et une revue complète de la bibliographie, nous avons relevé les tendances résumées ci-avant. Pour en discuter, il nous apparaît opportun de séparer notre discussion selon les différentes strates rencontrées au sein d'un peuplement forestier : (i) le sous-étage comprenant les strates herbacée et arbustives; (ii) le peuplement forestier comprenant de la strate dominée à celle dominante.

### 4.2.1 Etude du sous-étage

Que pouvons-nous dire de l'effet du sous-étage sur le choix du lieu de ponte? Selon la hauteur à laquelle nous nous plaçons, ce sous-étage a des effets différents. Néanmoins, il apparaît un élément important affectant négativement les populations de hanneton forestier : la strate arbustive basse. Cette dernière est apparue comme étant négativement corrélée avec le nombre de larves lors de l'étude de 2018. Plus le recouvrement est fort et moins il y a de larves L3 dans le sol (cf. Fig.4.2 et section B).

1. Concerne plutôt la survie des larves, nous n'en discutons pas ci-après. Pour plus d'information, se reporter à la section E.

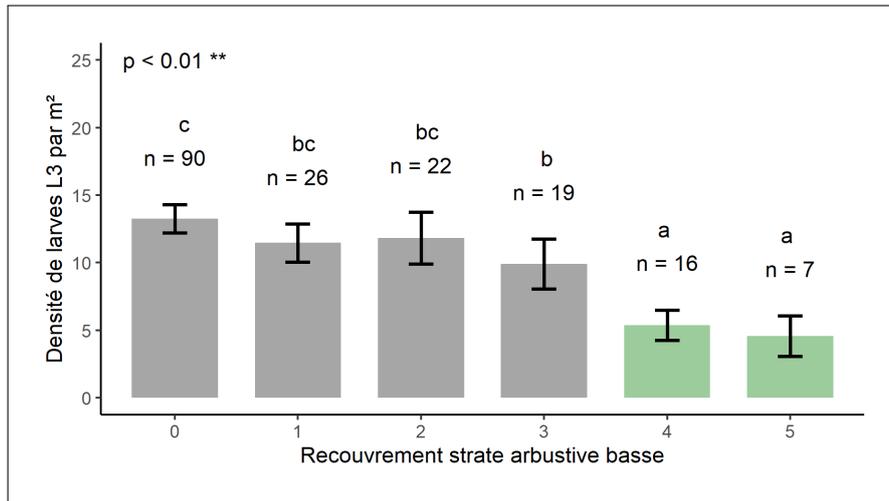


FIGURE 4.2 – Densité moyenne de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive basse. Les barres d’erreurs représentent l’erreur standard. Les couleurs différencient la classe de recouvrement « Ouvert » (gris) et « Fermé » (vert). Résultat de l’étude de 2018.

En observant ce résultat, nous avons tout d’abord cherché à le valider à l’aide des résultats de l’étude de 2014. Nous remarquons un léger effet lorsqu’on considère le nombre de perches sur la placette. Il était relevé une moindre densité de larves L3 lorsque le nombre de perches était très élevé (cf. Fig.4.3 et section D).

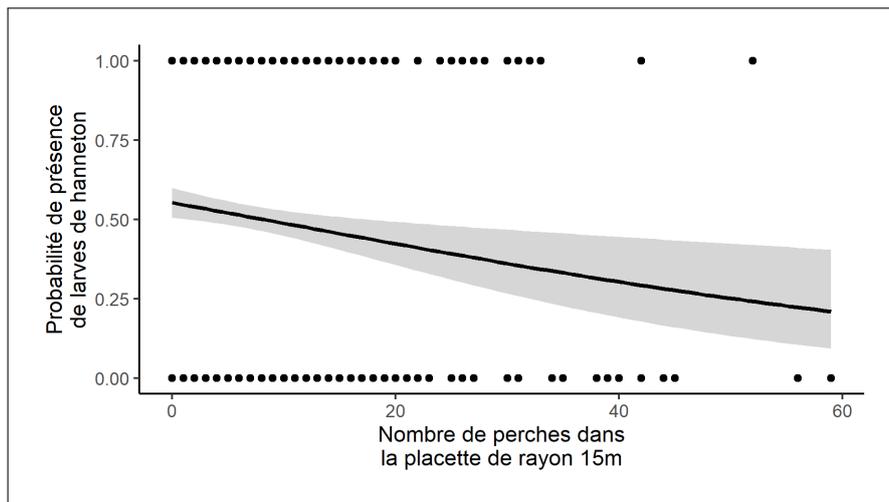


FIGURE 4.3 – Courbe de probabilité de la présence de larves de hanneton selon le nombre de perches présentes dans la placette de rayon 15 mètres autour de la fosse. Courbe ajustée selon une régression logistique. La zone grisée autour de la courbe de probabilité représente l’intervalle de confiance à 95%. Résultat de l’étude de 2014.

Ces résultats complètent un résultat issu de la bibliographie : en 2017, Niemczyk et al. ont cherché à étudier les liens entre l’environnement forestier et le nombre de larves L2 dans le sol. Ils mettaient en évidence une moindre probabilité de présence de larves de hanneton dans les fourrés <sup>2</sup>. L’hypothèse avancée était que les fourrés, en fournissant une ombre bien plus forte au sol, maintiennent une humidité plus élevée, humidité permettant une plus grande abondance des organismes entomopathogène [28] et donc une plus grande mortalité de larves [62].

Une autre hypothèse a été émise dès le vol de 2014 par Joseph Meyer, correspondant-observateur du Département santé des forêts (DSF) dans certaines forêts des Vosges du Nord. Il observait que les femelles cherchaient pour

2. Dans le cadre de l’étude de Niemczyk et al., le stade fourré n’est pas défini selon une hauteur mais selon un âge : 10 à 20 ans.

pondre des milieux ouverts, sans végétation trop dense et trop haute au sol [56]. Cette hypothèse d'évitement a été confortée lors d'une expérimentation réalisée en forêt domaniale de Compiègne-Laigue (60) et coordonnée par Stéphane Brault, correspondant observateur du DSF dans ces mêmes forêts. Cette expérimentation visait à comptabiliser le nombre de hannetons femelles adultes s'enfouissant dans le sol pour pondre sous différents types de peuplement. Il apparaissait que le nombre de pontes était moins élevé sous un recrus dense de feuillus (chênes, hêtre et charme principalement) (cf. section B).

En observant le vol des hannetons forestiers, nous remarquons que ce dernier est lourd et imprécis. Nous disons d'ailleurs de quelqu'un de maladroit, qu'il est « maladroit comme un hanneton ». Nous émettons alors l'hypothèse que ces milieux très densément recouverts par une strate arbustive basse, ne sont pas envahis par des dizaines de larves de hanneton car ils restent inaccessibles aux vols des hannetons. De ce fait, une strate arbustive basse dense produirait une barrière contre les hannetons femelles.

Cependant, nous ne pouvions pas préférer une hypothèse plus que l'autre car nous n'étudions l'abondance du hanneton qu'au moment du 3<sup>e</sup> stade larvaire, accumulant les effets du temps sur la population : le choix du lieu de ponte est en partie masqué par 3 ans de développement, de déplacement<sup>3</sup> et de mortalité. L'étude de 2019, en se concentrant sur les pontes de hanneton à la suite du vol d'émergence, permet d'évacuer les phénomènes de déplacement et de mortalité. Une fois de plus, nous avons observé un moindre nombre de pontes à l'intérieur des tâches (au minimum 4 mètres de large) densément recouvertes d'une strate arbustive (hauteur entre 1,5 et 5 mètres) (cf. Fig.4.4). Ce résultat nous pousse à penser que c'est au moment du vol qu'est déterminé le faible nombre de larves sous strate arbustive dense. Et s'il s'agit certainement d'une interaction entre l'effet barrière et la possible plus grande abondance d'organismes entomopathogènes, l'effet barrière semble avoir l'ascendant temporel. C'est d'abord parce que les femelles hannetons n'ont pas accès à ces milieux particuliers qu'il y a par la suite moins de larves.

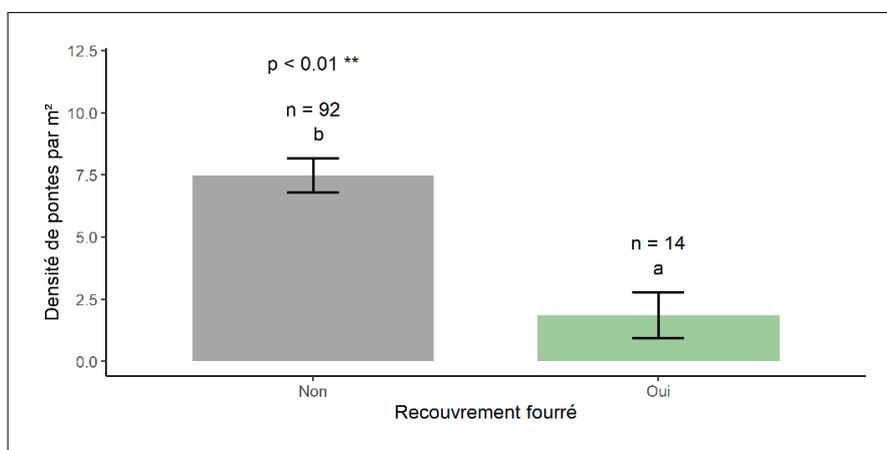


FIGURE 4.4 – Densité moyenne de pontes selon la présence ou non d'une strate arbustive très couvrante. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard.

Cette plus faible densité de pontes dans les milieux densément recouverts par une strate arbustive basse nous amène à nous questionner du potentiel impact des populations d'ongulés dans la démographie du hanneton forestier observée depuis une quinzaine d'années. Nous savons que l'impact des cervidés par exemple est concentré sur la végétation arbustive ; lorsque les populations de cervidés augmentent, l'abondance de la strate arbustive a tendance à baisser au profit d'espèces herbacées plus rudérales [10]. Dans les forêts du massif des Vosges du Nord, il apparaît le constat que la grande majorité des forêts domaniales sont dans un état d'équilibre forêt gibier dégradé, voire compromis [66]. Il pourrait donc être possible que le gibier reconnu en déséquilibre dans

3. Nous n'avons pas de données concernant le déplacement latéral des larves mais il est estimé comme étant relativement faible : 2 à 3 mètres depuis le lieu de ponte.

les Vosges du Nord ait amené à rendre l'environnement forestier plus favorables aux populations de hanneton forestier en réduisant peu à peu la strate arbustive basse.

Pour conclure, il peut être intéressant de connaître l'élément déterminant de la présence/absence d'une tâche de fourré. La probabilité d'être en présence d'un fourré dense est très largement déterminée par la surface terrière totale : dans le cadre de nos données <sup>4</sup>, passée 20 m<sup>2</sup>/ha, la probabilité d'observation d'un fourré (ou strate arbustive) dense est de 0% (cf. Fig.4.5). Le coefficient de détermination ( $R^2$ ) est égale à 43,8%, c'est à dire que la surface terrière totale seule explique 43,8% de la présence-absence d'un fourré dense.

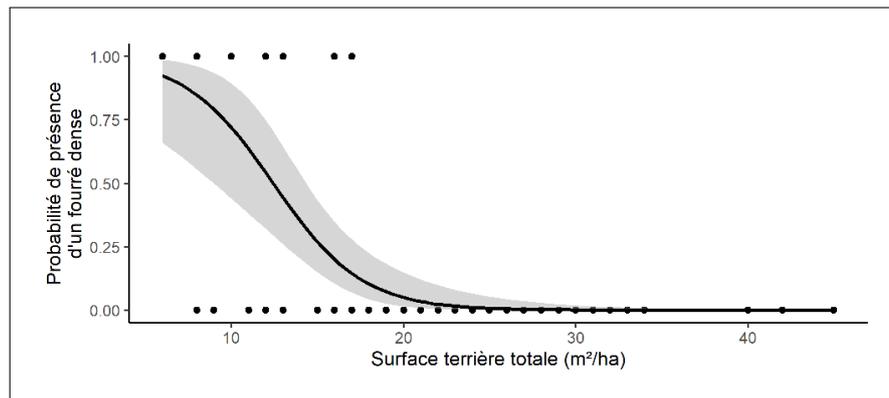


FIGURE 4.5 – Probabilité de présence d'un fourré dense selon la surface terrière totale (m<sup>2</sup>/ha). La zone grisée autour de la courbe de régression représente l'intervalle de confiance à 95%.

## 4.2.2 Etude du peuplement forestier

### Composition et structure du peuplement forestier

En 2014, il est apparu que le nombre de larves était plus élevé :

- lorsque la proportion d'essences feuillues s'approche de 1 ;
- lorsque le peuplement est régulier et à dominance gros bois.

En parallèle, malgré cette augmentation du nombre de larves selon la proportion de feuillus, un phénomène particulier est observé concernant les 3 essences majoritaires sur le massif <sup>5</sup> : le nombre de larves de hanneton augmente selon la proportion de surface terrière de pin sylvestre, de chêne et selon la surface terrière de hêtre. Néanmoins, lorsque l'on regarde les classes d'abondance de ces trois essences, nous remarquons dans le cadre du hêtre (et plus mineurairement pour le pin sylvestre) que c'est pour des niveaux intermédiaires que le nombre de larves L3 est maximum (cf. Fig.4.6). Il semble donc que certains peuplements mélangés soient plus infestés en proportion. Cependant, on remarquera par ailleurs que les différences de nombre de larves restent peu élevés.

4. Le contexte de nos données est un contexte d'équilibre forêt-gibier compromis : en contexte stable, la probabilité d'être en présence d'un fourré est associée à un niveau de surface terrière plus élevé. De plus, cette possibilité de trouver un fourré l'est dans le cadre d'un peuplement relativement mûr (bois moyen - gros bois dominants).

5. D'après le modèle d'abondance de larves L3 (cf. section D).

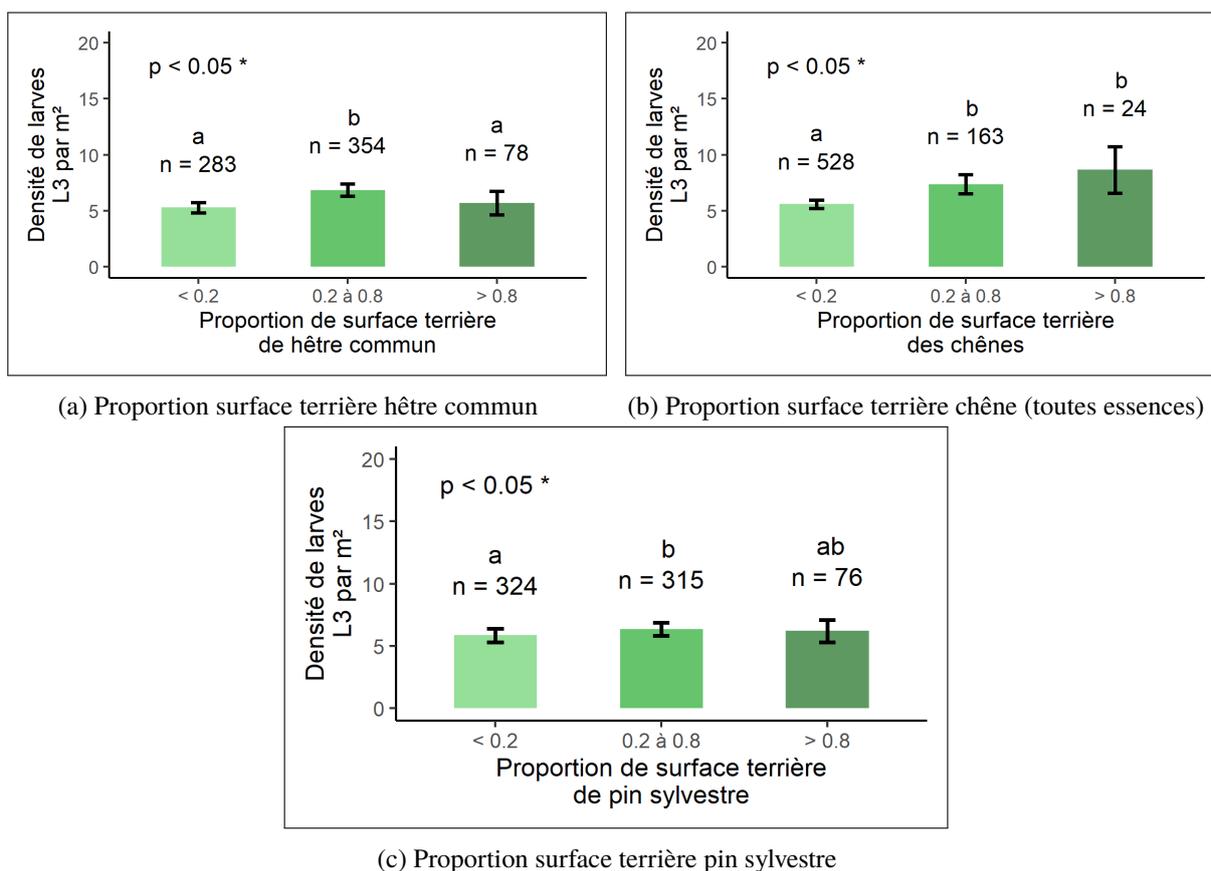


FIGURE 4.6 – Densité moyenne de larves de hanneton selon les classes de proportion de surface terrière des essences principale du massif des Vosges du Nord = hêtre (A), chênes (B), pin sylvestre (C). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe. Résultats de l'étude de 2014.

L'hypothèse concernant ces résultats est liée à l'alimentation des insectes adultes : ces derniers, d'après les travaux de Woreta et Sukovata [99] [101], ont une nette préférence pour les chênes (*Quercus petraea*, *Q. robur* et *Q. rubra*). Le hêtre est une essence secondairement appréciée. Nous parlons d'essences « appréciée » dans le sens « d'appétant » : ce sont les essences permettant le meilleur développement, la meilleure survie et la meilleure fécondité des hannetons adultes. Au contraire, ces derniers ne se nourrissent pas ou très peu (sur les inflorescences) d'essences résineuses. Dans l'hypothèse que la ponte est majoritairement faite à proximité des zones d'alimentation, le nombre de larves y est donc plus élevé.

Ainsi, de la même manière lors de l'étude de 2018, il apparaît une moindre densité de larves L3 selon une augmentation de la proportion de surface terrière de pin sylvestre. Plus le pin sylvestre est présent et moins il y a de larves de hanneton. Néanmoins, la relation est linéaire tant que l'on ne considère que les placettes où le pin sylvestre est présent. Dans les placettes où il est absent, la densité de larves de hanneton est plus faible. Pour expliquer cette plus faible densité de larves L3 lorsque le pin sylvestre est absent, nous avons démontré en 2018 que la proportion de placettes caractérisées par un fort recouvrement par la strate arbustive basse est plus élevée en absence de pin sylvestre (cf. Annexe B). Cela expliquait en partie la plus faible densité de larves. Il apparaît que ce n'est potentiellement pas la seule explication. Une hypothèse peut être énoncée concernant une certaine attractivité des peuplements mélangés (feuillus-résineux) pour les populations de hanneton forestier. Ainsi, les peuplements composés d'une faible proportion de pin sylvestre (< 50%) seraient plus infestés, hypothèses en accord avec les données de 2018 (cf. Fig.4.7 - médiane du nombre de larves L3 plus élevée pour la classe « < 50% » d'après le test de comparaison multiple de Kruskal-Wallis et les comparaisons simples de médianes de Wilcoxon).

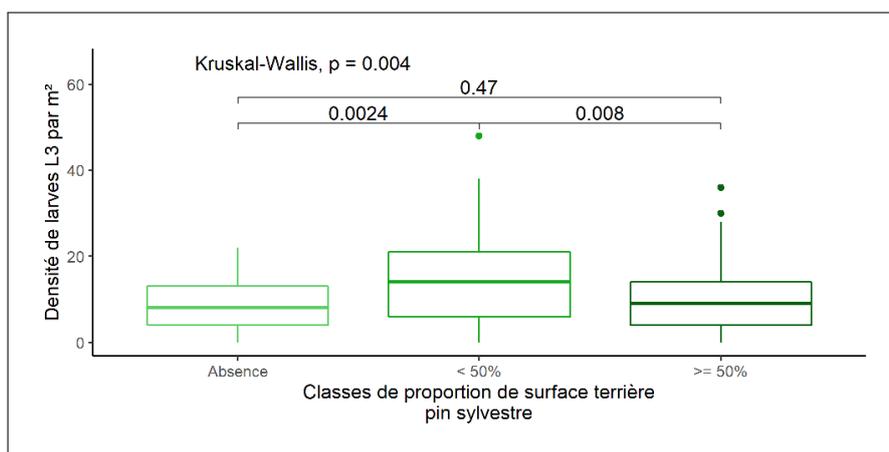


FIGURE 4.7 – *Densité moyenne de larves L3 selon les différentes classes de proportion de surface terrière de pin sylvestre. Attention, le boxplot représente les 1<sup>er</sup> et 3<sup>e</sup> quartiles ainsi que la médiane (et non la moyenne). Résultat de 2018.*

En 2019, avec un moindre nombre d'échantillons, une tendance similaire est observée : en absence de résineux, le nombre de pontes à tendance à être plus faible ( $p = 0,05$ ) ; de même lorsque la proportion de surface terrière résineuse dépasse 50% ( $p < 0,01$ ) (cf. Fig.4.8).

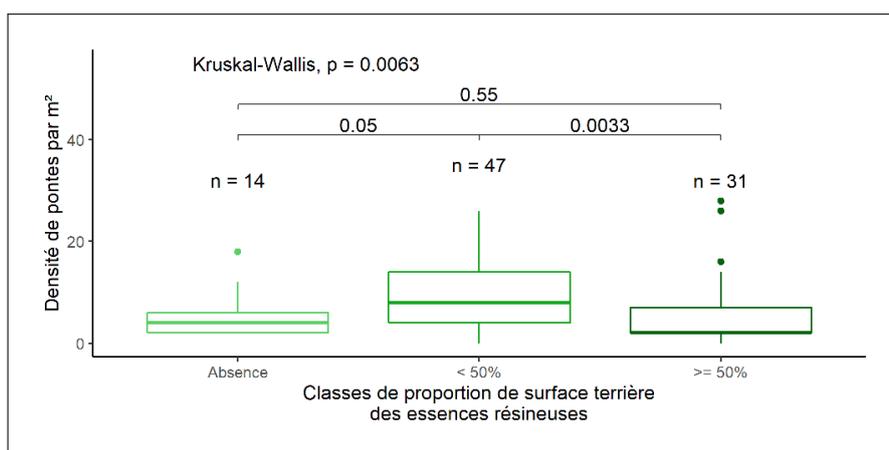


FIGURE 4.8 – *Différences dans le nombre de pontes de hanneton selon les différentes classes de proportion de surface terrière résineuse. Les "n =" représentent le nombre d'échantillons au sein de chacune des classes. Attention, le boxplot représente les 1<sup>er</sup> et 3<sup>e</sup> quartiles ainsi que la médiane (et non la moyenne).*

Cependant, nous notons une différence notable entre les résultats que nous venons de présenter et les résultats de l'étude de Niemczyk et al. (2017) mettant en évidence une plus faible densité de larves en présence de pin sylvestre dans une placette de 5,65 mètres de rayon autour de la fosse creusée [62]. Notre résultat de 2018 est contradictoire avec ce résultat (densité plus élevée de larves L3 en présence de pin sylvestre ;  $p < 0,05$  test de Wilcoxon (absence/présence)) et absence de différences en 2019 (qu'il y ait présence ou absence de pin sylvestre, les médianes sont très similaires ;  $p = 0,98$  test de Wilcoxon). Cela peut éventuellement s'expliquer par des différences dans les types de peuplements échantillonnés ou encore la différence de stade de développement entre les deux études. Malgré cela, les résultats de 2014, 2018 et maintenant 2019 nous poussent à penser que les peuplements mélangés (principalement feuillus - résineux) dans le massif des Vosges du Nord, sont plus attractifs pour le hanneton forestier. Il nous reste à en définir la raison.

Cette attractivité du mélange feuillus - résineux est rendu compte par l'importance du facteur d'interaction

entre la surface terrière de chêne et la surface terrière résineuse qui est positivement corrélée avec le nombre de pontes constaté. De ce fait, le nombre de pontes moyen est plus élevé lorsque l'on observe un mélange entre le chêne et des essences résineuses (cf. Fig.4.9).

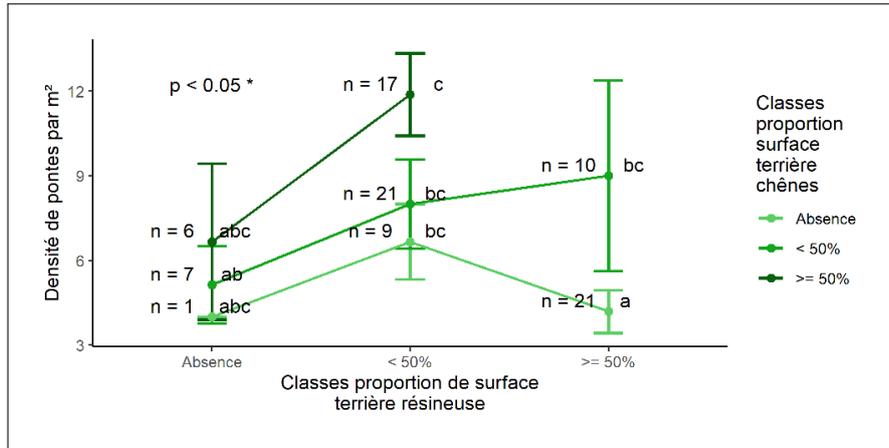


FIGURE 4.9 – Interaction entre les classes de proportion de surface terrière résineuse et chêne. Les points représentent les moyennes de densité de pontes selon les 2 variables qualitatives. Les "n =" représentent le nombre d'échantillons au sein de chacune des classes.

De plus, dans l'étude de 2019, il réapparaît ce qui avait été observé en 2014 : la corrélation positive entre le nombre de pontes (larves L3 en 2014) et la surface terrière des chênes (proportion de surface terrière de chêne en 2014 ; cf. Fig.4.6b). Ainsi, en 2019, la densité de pontes est plus élevée à mesure que la surface terrière des chênes augmente et plus encore lorsque celui-ci est mélangé avec des essences résineuses. L'hypothèse principale ici est encore la plus grande attractivité des essences de chênes pour l'alimentation des hannetons adultes : les hannetons se regroupent dans ces arbres grâce aux alcools émis par les feuilles dévorées par les femelles [76]. Par la suite, dans l'hypothèse que les femelles pondent à proximité des zones d'alimentation, elles pondent en plus grande fréquence à proximité de ces arbres.

L'autre facteur important d'explication du nombre de pontes dans le sol est l'ouverture de la canopée. Il pourrait être supposé que le déplacement des composés émis par les feuilles est facilité par l'ouverture de la canopée.

### Ouverture de la canopée

L'un des résultats principaux de l'étude de 2019 est le plus grand nombre de pontes de hanneton sous une canopée relativement ouverte (plus de 15% d'ouverture de la canopée ; cf. Fig.4.10).

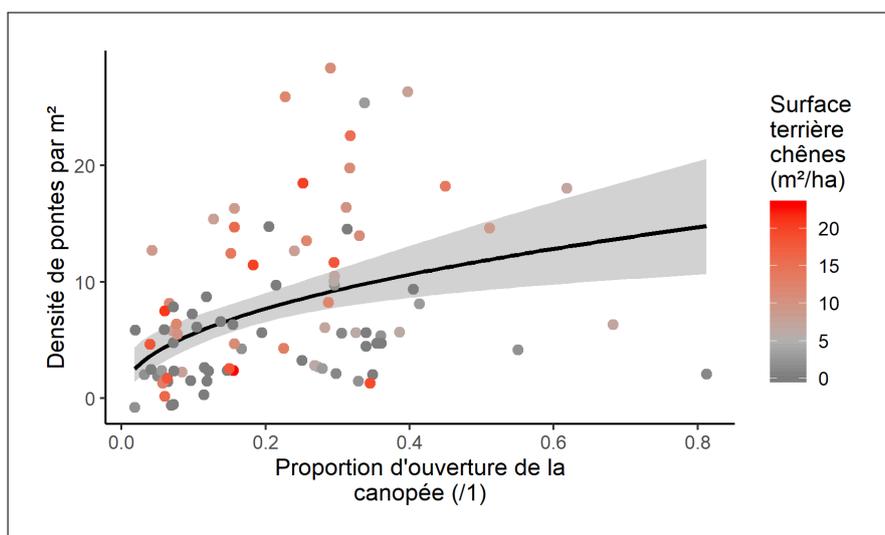


FIGURE 4.10 – Relation entre la densité de pontes, l'ouverture de la canopée et la surface terrière de chêne. La zone grisée correspond à l'intervalle de confiance de 95%.

L'ouverture de la canopée détermine directement la quantité de lumière atteignant le sol forestier et le sylviculteur agit directement sur cette composante en réalisant des coupes et travaux. Il coupe des arbres afin de donner une plus grande quantité de lumière aux arbres restants (il « éclaircit », terme qui définit très bien son action au sein du peuplement forestier). Au moment de la régénération, si le sylviculteur choisit de régénérer naturellement, c'est à dire en utilisant les semences des arbres en place, il coupera progressivement ces mêmes arbres afin d'assurer un environnement optimal à la croissance des semis (il gère la lumière). En futaie irrégulière, lorsque la structure « équilibre<sup>6</sup> » est atteinte, l'action du sylviculteur se concentre dans la récolte des arbres arrivés à maturité (dépassant le diamètre d'exploitabilité). Cette action de récolte des intérêts du peuplement pour le propriétaire amène aussi à une gestion de la lumière : la coupe d'un arbre de taille importante entraîne la création d'une trouée forestière favorable à l'introduction de la lumière latérale dans le peuplement.

Et justement, dans un objectif d'amélioration de la qualité des arbres et de meilleure résilience des peuplements aux tempêtes et au changement climatique, il a été décidé de « dynamiser » la sylviculture depuis une quinzaine d'années [49]. Cette dynamisation se résume par la réduction du capital de bois sur pied ; réduction amenant à une moindre concurrence pour l'eau. Cette dynamisation se traduit aussi par des peuplements plus ouverts. Ainsi, à la vue du résultat de plus grand nombre de pontes de hanneton lorsque la canopée est plus ouverte, il est possible que la dynamisation de la sylviculture ait amenée à rendre les forêts des Vosges du Nord plus favorables au hanneton forestier.

En parallèle, cette gestion plus dynamique des forêts a été accompagnée d'une brusque ouverture des peuplements forestiers des Vosges du Nord par le passage de la tempête Lothar en décembre 1999. De même, il est envisageable que cette tempête ait créée un environnement plus favorable au développement démographique du hanneton forestier.

En 2017, Niemczyk et al. avaient déjà démontré le plus grand nombre de larves L2 dans les environnements relativement ouverts : la moyenne maximale l'était pour des ouvertures de la canopée allant de 21 à 35%. Au contraire, la plus faible valeur moyenne du nombre de larves L2 était observée dans la gamme d'ouverture de la canopée allant de 0 à 10% [62]. De même, cette étude met en évidence une densité plus grande de larves

6. Nous plaçons le terme « équilibre » entre guillemets car il s'agit d'un équilibre artificiel, maintenu par l'action du sylviculteur.

L2 à proximité des lisières forestières, pouvant traduire cette appétence du hanneton forestier pour des milieux plus ouverts [62]. Cependant, au contraire, l'étude de Švestka et Drapela (2009) expose une densité plus élevée de larves L1 dans les peuplements caractérisés par leur ombrage important [92]. L'hypothèse développée par Švestka et Drapela est que le choix du lieu de pontes par la femelle hanneton serait dirigé par la température de l'air au moment du vol. Selon cette hypothèse, si les températures sont trop élevées, les femelles hannetons auraient tendance à pondre dans des milieux ombragés et inversement lorsque les températures sont plus froides. Nous l'avons précédemment évoqué, le vol d'émergence de 2019 dans les Vosges a été caractérisé par une période de froid. Néanmoins, la fin du mois de mai et le début du mois de juin, période où l'on observait encore un nombre élevé d'insectes adultes voler, a été relativement chaude. Nous voyons ici qu'il reste une zone d'ombre qu'il serait bon d'éclaircir à l'aide d'une dernière étude du vol d'émergence lors d'un printemps chaud. Nous noterons par ailleurs, que les deux études mesurant le couvert forestier à l'aide de photos hémisphériques (notre étude de 2019 ainsi que celle de Niemczyk et al. (2017)) concluent sur les mêmes résultats concernant le lien entre nombre de pontes/larves L2 et l'ouverture de la canopée.

En résumé, selon les données de l'étude de 2019, nous venons de mettre en évidence un lien entre le choix du lieu de ponte et l'ouverture de la canopée. Reste qu'à destination des gestionnaires forestiers, il nous faut essayer de mettre en lumière les paramètres du peuplement forestier conduisant à une ouverture plus ou moins forte de la canopée. Pour cela, l'ouverture de la canopée étant mesurée en proportion d'un état d'ouverture maximale (pas de canopée : ouverture = 100%), avec des valeurs comprises entre 0 et 1, nous devons utiliser un type particulier de régression statistique : la régression bêta. En théorie des probabilités, la loi bêta est une loi continue définie dans l'intervalle [0,1]. Sur le logiciel R, nous utilisons la librairie « betareg » [102] avec pour fonction lien, la fonction loglog <sup>7</sup>.

Variables	Coefficients	Erreur standard	p.value test de Wald
Intercept	- 0,437	0,038	< 0,001 ***
Surface terrière totale	- 0,237	0,036	< 0,001 ***
Surface terrière hêtre	- 0,167	0,036	< 0,001 ***
Coefficient $\phi$	10,681	1,557	< 0,001 ***

TABLE 4.1 – Variables significatives du modèle bêta d'ouverture de la canopée. Fonction de lien : loglog. Variables centrées-réduites. Pseudo  $R^2$  du modèle = 42,6%.

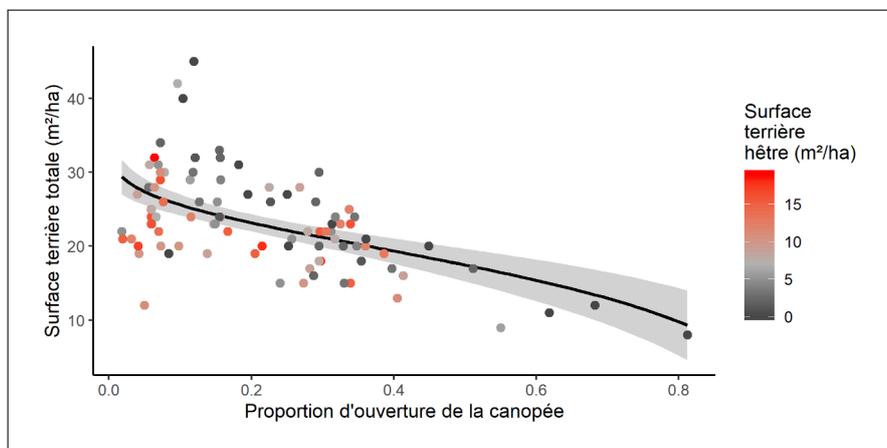


FIGURE 4.11 – Relation entre l'ouverture de la canopée, la surface terrière totale et la surface terrière de hêtre. Courbe avec fonction de lien loglog. La zone grisée correspond à l'intervalle de confiance de 95%.

7. Cette fonction est déterminée par la formule  $\log(-\log(1 - \pi_i))$ .

Pour déterminer l'ouverture de la canopée, nous remarquons que d'après nos données, la surface terrière totale ainsi que la surface terrière des tiges de hêtre commun sont les variables importantes. Plus les deux sont élevés et moins la canopée est ouverte (cf. Tab.4.1 et Fig.4.11). Ainsi, comme nous pouvions nous en douter, nous observons ici l'impact du capital forestier sur l'ouverture du peuplement. La deuxième variable (la surface terrière des tiges de hêtre) retranscrit l'effet couvrant relativement élevé du hêtre commun : cette essence a tendance à efficacement occuper l'espace vertical grâce à son architecture particulière. Cette architecture est traduite ici à travers sa capacité à refermer le couvert forestier. Il s'agit ici d'informations utiles aux forestiers car il semble bien qu'en proportion élevée, le hêtre commun tend à rendre l'environnement forestier défavorable au choix du lieu de ponte. De même, nous nous souviendrons de la densité de larves légèrement plus faible lorsque la proportion de surface terrière de hêtre était supérieure à 80% (cf. Fig.4.6a).

### 4.2.3 Bilan à l'attention du gestionnaire forestier

Que pouvons-nous dire du peuplement moins vulnérable ou susceptible de ne pas être infesté par le hanneton forestier ? Telle est la question.

D'après les résultats présentés ci-dessus, il apparaît deux types particuliers de peuplements :

- Peuplement à canopée relativement fermée caractérisé par un fort capital sur pied. Dans ce cas, à même niveau de surface terrière, la présence de tige de hêtre commun peut permettre de refermer plus fortement la canopée.
- Au contraire, peuplement relativement ouvert associé à un fort couvert par la strate arbustive basse faisant barrage aux hannetons femelles pour la ponte. Dans ce cas, les problématiques de consommation et destruction par les ongulés (graines par les sangliers et arbustes par les cervidés) doivent être gérés en conséquence.

De ce fait, dans les zones où la régénération naturelle est acquise, il est important de ne pas ouvrir les fourrés, gaulis et perchis. Dans ce cadre, les travaux doivent être mis en oeuvre suivant le vol des adultes : cloisonnements sylvicoles et dépressages-éclaircies doivent être réalisés seulement à la suite du vol. En utilisant la forte dynamique de ces jeunes peuplements, les 4 années suivantes de développement sous-terrain de l'insecte servent à laisser le jeune peuplement se refermer. Cependant, il n'est pas possible de réaliser toutes les coupes sur une même année, autant pour les relations avec la filière que pour la mise en oeuvre de la sylviculture : l'année suivant le vol, les coupes et travaux pourraient être réalisés dans les peuplements les plus sensibles (peuplements mûrs, mélangés et comprenant une part de chêne) ainsi que dans les zones de fourré.

Dans les peuplements adultes, en maturation, il est préférable d'éviter les ouvertures trop brusques de la canopée et les interventions en éclaircie peuvent suivre le rythme de développement de l'insecte : éclaircie à réaliser suite aux vols de pontes. Concernant la composition des peuplements, il faut éviter le mélange chêne-résineux dans des proportions relativement égales. Dans le cadre de ces peuplements, la présence de hêtre commun, de sorte que le chêne, sans disparaître, devienne minoritaire, pourrait être positif en rendant le peuplement moins favorable lors du choix de lieu de ponte.

Dans le cadre des peuplements mûrs et s'approchant de la phase de régénération, il convient d'être prudent en évitant de les ouvrir trop brusquement (au risque de les rendre très attractifs au choix du lieu de ponte) et il apparaît être préférable de les laisser en attente en n'exploitant que les arbres risquant de se déprécier. Dans un contexte d'équilibre compromis entre la forêt et les ongulés, cette phase apparaît comme étant très complexe à mener. Le calendrier des vols dates de vols issus des observations du Département santé des forêts (DSF) est accessible en annexe E.

Par ailleurs, il ne faut pas nous cacher sur le fait que le hanneton forestier rend très difficile la mise en œuvre d’une sylviculture de résilience au changement climatique. Dans ce cadre, il est proposé aux gestionnaires forestiers d’appliquer une sylviculture plus dynamique permettant de réduire la surface foliaire et donc la concurrence pour l’eau. Par ailleurs, il est proposé de faciliter le mélange des essences : en cas de mortalité d’une essence, une autre pourrait ensuite prendre le relais. Par ailleurs, les peuplements mélangés semblent moins appétents aux insectes spécialisés [44]. Ceci est un élément d’importance capitale car les sécheresses en affaiblissant les arbres (facteurs de déclenchement) permettent aux insectes de plus facilement les infester (facteur aggravant) menant parfois à la mort de l’arbre.

### 4.3 Réalisation d’une carte de prédiction du nombre de pontes de hanneton dans les forêts du massif des Vosges du Nord

Nous venons de déterminer les paramètres semblant être important dans le choix du lieu de ponte par la femelle hanneton. Dans cette dernière partie, nous allons essayer de réaliser une carte prédictive du nombre de pontes (nb/m<sup>2</sup>) sur l’ensemble des forêts du massif des Vosges du Nord. Pour se faire, nous allons utiliser les images des deux satellites Sentinel 2. Il s’agit de satellites d’observation de la Terre mis en œuvre par l’Agence spatiale européenne (ESA). Ils permettent la prise d’images haute résolution (pixels de 10 mètres de côté) et ce dans différentes bandes spectrales (cf. Tab.4.2). Dans notre cas, les images proviennent du satellite Sentinel 2A, le premier des deux à avoir été mis en orbite. Les images utilisées par la suite ont été relevées le 2 juillet 2019.

Numéro bande	Résolution (m)	Longueur d’onde (nm)	Largeur de bande (nm)
2	10	496,6	98
3	10	560	45
4	10	664,5	38
8	10	835,1	145
5	20	703,9	19
6	20	740,2	18
7	20	782,5	28
8A	20	864,8	33
11	20	1613,7	143
12	20	2202,4	242
1	60	443,9	27
9	60	945	26
10	60	1373,5	75

TABLE 4.2 – Liste des 13 bandes spectrales captées par le capteur du satellite Sentinel 2A et résolution et longueur d’onde de chaque.

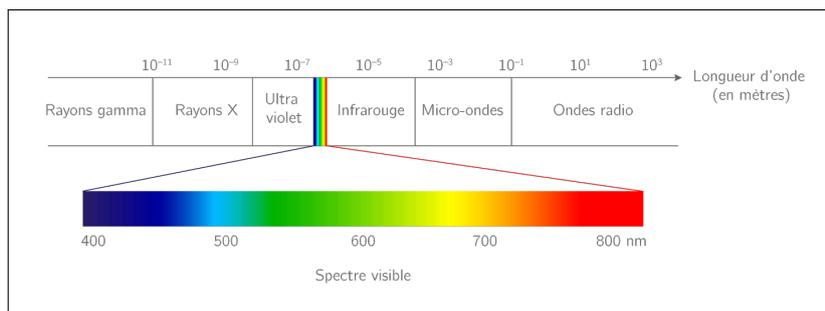


FIGURE 4.12 – Spectre visible et décomposition de la lumière.

Les différentes bandes spectrales n'étant pas à la même résolution, cela peut poser problème dans l'analyse des rasters ; de ce fait, une harmonisation a été réalisée afin que chaque couche soit à la même résolution de 10 mètres. De plus, un traitement à priori a été effectué afin de supprimer les quelques nuages présents sur le massif des Vosges du Nord.

Par ailleurs, nous avons réduit les rasters Sentinel à la zone d'étude nous intéressant, c'est à dire l'ensemble des forêts présentes sur sols sableux dans les Vosges du Nord (cf. Fig.4.13). Pour prendre connaissance de l'étendue des zones sableuses dans les Vosges du Nord, nous avons utilisé les placettes IFN-IGN. Nous pouvons voir ainsi que les Vosges du Nord ainsi que le massif forestier de la forêt indivise de Haguenau sont, seulement en terme pédologique, des milieux favorables au hanneton forestier.

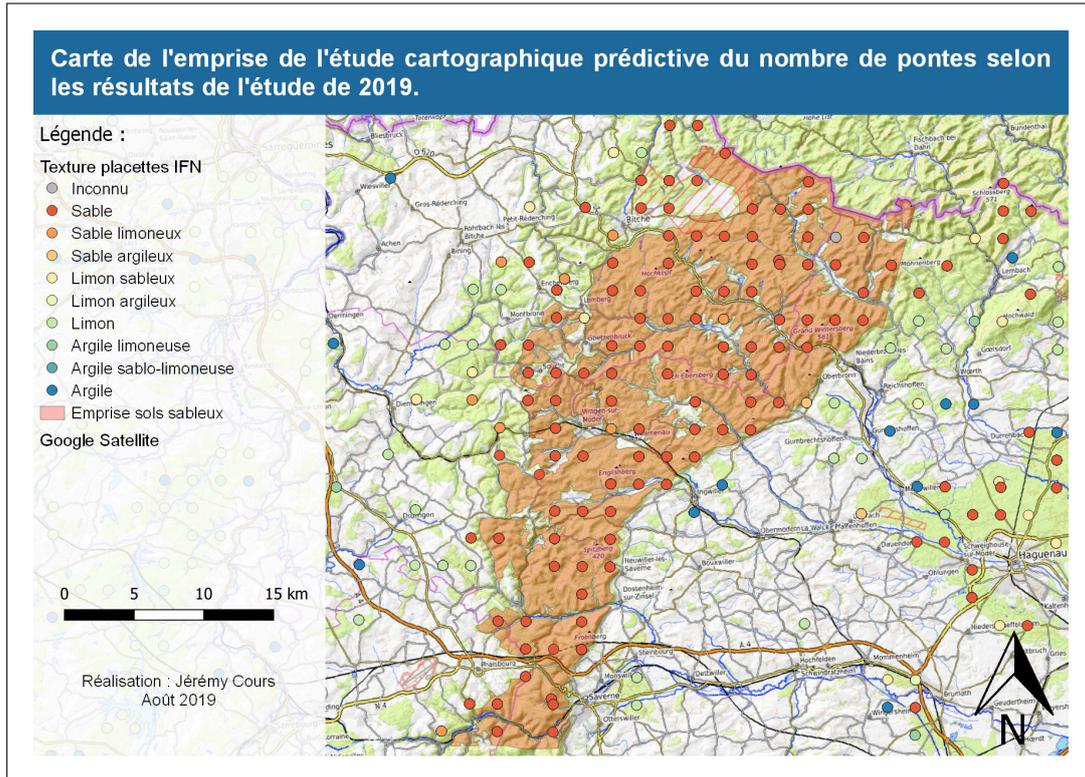


FIGURE 4.13 – Emprise des forêts du massif des Vosges du Nord sur sols sableux.

Les différentes bandes spectrales ne peuvent nous servir en l'état. Il nous faut les transformer en indices de végétation (BS = bande spectrale) :

**SR** : Simple Ratio =  $BS8/BS4$

**SAVI** : Soil Adjusted Vegetation Index =  $1,5 \times (BS8 - BS4)/(BS8 + BS4 + 0,5)$

**S2REP** : Sentinel-2 Red-Edge Position =  $705 + 35 \times (0,5 \times (BS7 + BS4) - BS5)/(BS6 - BS5)$

**RENDWI** : Red Edge - Normalized Difference Water Index =  $(BS3 - BS5)/(BS3 + BS5)$

**RENDVI** : Red Edge - Normalized Difference Vegetation Index =  $(BS8 - BS6)/(BS8 + BS6)$

**PSRI** : Plant Senescence Reflectance Index =  $(BS4 - BS2)/BS5$

...

Ainsi, à l'aide des bandes spectrales, principalement dans le spectre visible et le proche infrarouge, nous avons calculé un grand nombre d'indices de végétation. Ensuite, grâce au logiciel QGIS [25], nous avons réalisé des buffers de 25 mètres de rayon autour de chaque point de l'étude de choix de lieu de ponte (2019). Puis dans chaque buffer, nous calculons grâce à l'outil « statistique de zone », la moyenne de l'ensemble des pixels

de chacun des indices de végétation. Ainsi, nous avons la moyenne sur une emprise de 25 mètres de rayon de chaque indice de végétation.

Nous avons précédemment vu que les variables explicatives du nombre de pontes était l'ouverture de la canopée, la surface terrière de chêne, la proportion de surface terrière résineuse et l'interaction des deux derniers. Pour information, nous avons fini par supprimer l'effet d'interaction et par extension la proportion de surface terrière résineuse (par manque de « significativité ») : l'interaction nous a permis de montrer une relation entre peuplements mélangés et choix du lieu de ponte ; par contre, en prédiction, elle amène à des valeurs totalement aberrantes. En accord avec le modèle bayésien, l'interprétation du modèle avec interaction est que plus il y a de chênes et d'essences résineuses et plus il y a de pontes (les paramètres de ces deux variables sont positivement corrélés). En cela, il oublie la règle de fermeture du peuplement qui réduit l'attractivité du milieu pour la femelle hanneton. Pour ces différentes raisons, nous avons conservé un modèle plus simple ne prenant en compte plus que le logarithme népérien de l'ouverture de la canopée et la surface terrière de chêne.

De même, nous avons remplacé la surface terrière des chênes par la seule proportion de surface terrière des chênes. La différence entre les deux variables est que lorsque l'on cherche à les modéliser, la proportion est bornée à 0 et à 1 tandis que la surface terrière, selon les modèles qui n'ont aucune réflexion biologique, n'a pas de limite supérieure. Les variables conservées sont présentées ci-après (cf. Tab.4.3).

Variables	Coefficients	Erreur standard	p.value Anova II
Intercept	1,909	0,085	
ln(Ouverture de la canopée)	0,344	0,87	< 0,001 ***
Proportion surface terrière chêne	0,258	0,074	< 0,001 ***

TABLE 4.3 – Variables significatives du modèle Quasi-poissonien de prédiction de la densité de pontes dans l'objectif de création d'une carte prédictive. Pouvoir explicatif du modèle de 27,8% (déviante nulle : 492,2 ; déviante résiduelle : 355,3). Les variables sont centrées réduites.

Maintenant, il nous reste à trouver les indices de végétation permettant de prédire les variables prédisant elles-mêmes le nombre de pontes sur les placettes de notre étude de 2019. Ces placettes, bien que non prévues à l'origine pour cette finalité sont utilisées ici comme placettes de calibration afin de pouvoir prédire sur l'ensemble du massif l'ouverture de la canopée et la proportion de surface terrière des chênes. Dans ce cadre, nous utilisons les gradients relevés sur nos placettes pour les deux variables (cf. Fig.4.14).

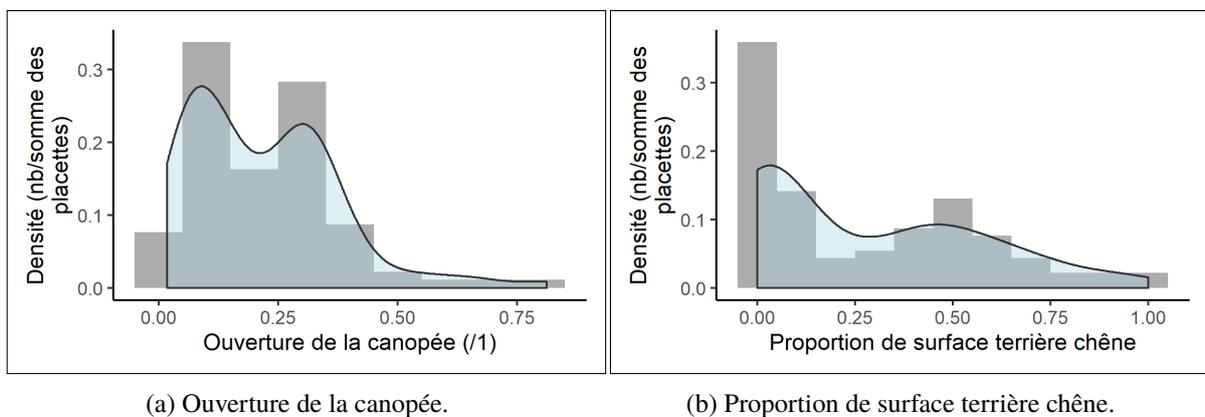


FIGURE 4.14 – Courbe de densité (distribution) et histogramme de l'ouverture de la canopée et de la proportion de surface terrière des chênes. Différences avec les mêmes graphiques de la section matériels et méthodes car ici, les placettes de fourré ont été enlevées.

**Ouverture de la canopée** = NDII<sup>8</sup> + CHL-RED-EDGE<sup>9</sup>;  $pseudoR^2 = 35,76\%$ ; modèle de régression bêta.

**Proportion de surface terrière chêne** = GNDVI<sup>10</sup> + S2REP<sup>11</sup> + MTCI<sup>12</sup>;  $pseudoR^2 = 34,58\%$ ; modèle de régression bêta.

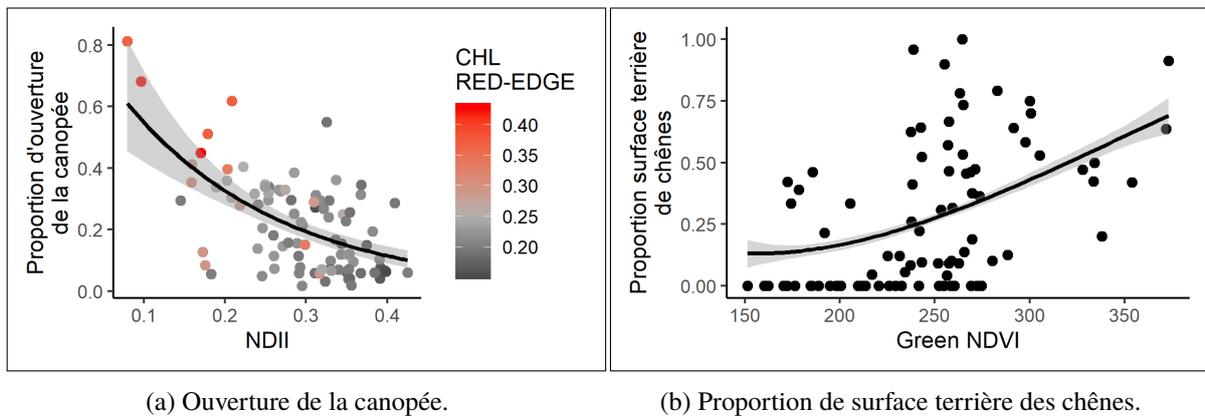


FIGURE 4.15 – Relation entre nos deux variables explicatives du nombre de pontes et différents indices de végétation.

En parallèle, nous créons une grille de points éloignés les uns les autres de 50 mètres et répartis sur l'ensemble de la zone d'étude (cf. Fig.4.13). Pour chacun de ces points, nous calculons sur un rayon de 25 mètres la moyenne des pixels des indices de végétation permettant de prédire nos deux variables (ouverture de la canopée et proportion de surface terrière des chênes). Nous effectuons, grâce à ces indices de végétation, une prédiction de nos deux variables à partir des modèles présentés avant. Ayant une prédiction de l'ouverture de la canopée et de la proportion de surface terrière des chênes, il ne nous reste qu'à prédire le nombre de pontes de hanneton.

Néanmoins, nous mettons en garde concernant l'utilisation de ces cartes et plus encore la carte de prédiction du nombre de pontes. La construction de cette dernière valeur est une continuité d'incertitudes : d'abord sur la prédiction des variables explicatives que sont l'ouverture de la canopée et la proportion de surface terrière des tiges de chêne ; ensuite, sur le calcul du nombre de pontes lui-même qui n'a un coefficient de détermination ( $R^2$ ) que d'environ 30%.

8. Le Normalized Difference Infrared Index (NDII) est un indice sensible aux changements de concentration en eau dans les tissus végétaux.

9. Le Chlorophyll Red-Edge (CHL-RED-EDGE) est un indice de concentration de la chlorophylle.

10. Le Green Normalized Difference Vegetation Index (GNDVI) est un indice de végétation calculé à partir de la bande spectrale verte (au contraire de la bande rouge pour le NDVI simple). Le GNDVI est plus sensible à la concentration en chlorophylle que le NDVI [35].

11. Le Sentinel-2 Red-Edge Position (S2REP) est une mesure de substitution de la teneur en chlorophylle de la végétation [30].

12. Le MERIS Terrestrial Chlorophyll Index (MTCI) est un autre indice de la concentration des tissus végétaux en chlorophylle [30] [19].

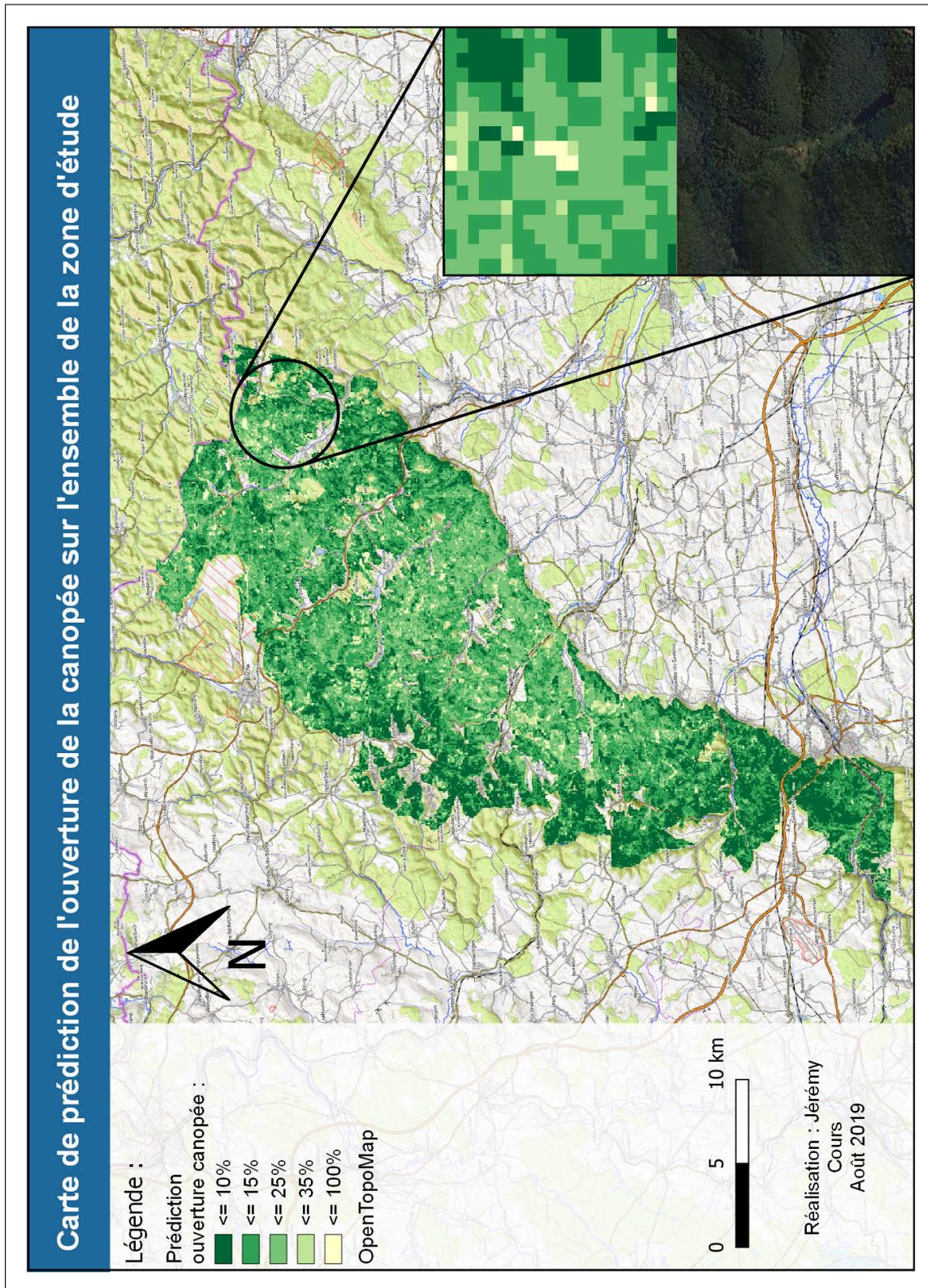


FIGURE 4.16 – Carte de prédiction de l'ouverture de la canopée des forêts du massif des Vosges du Nord. À droite, cartes exemple d'un pré visualisé depuis les images satellites et que l'on retrouve bien ouvert dans la prédiction du modèle.

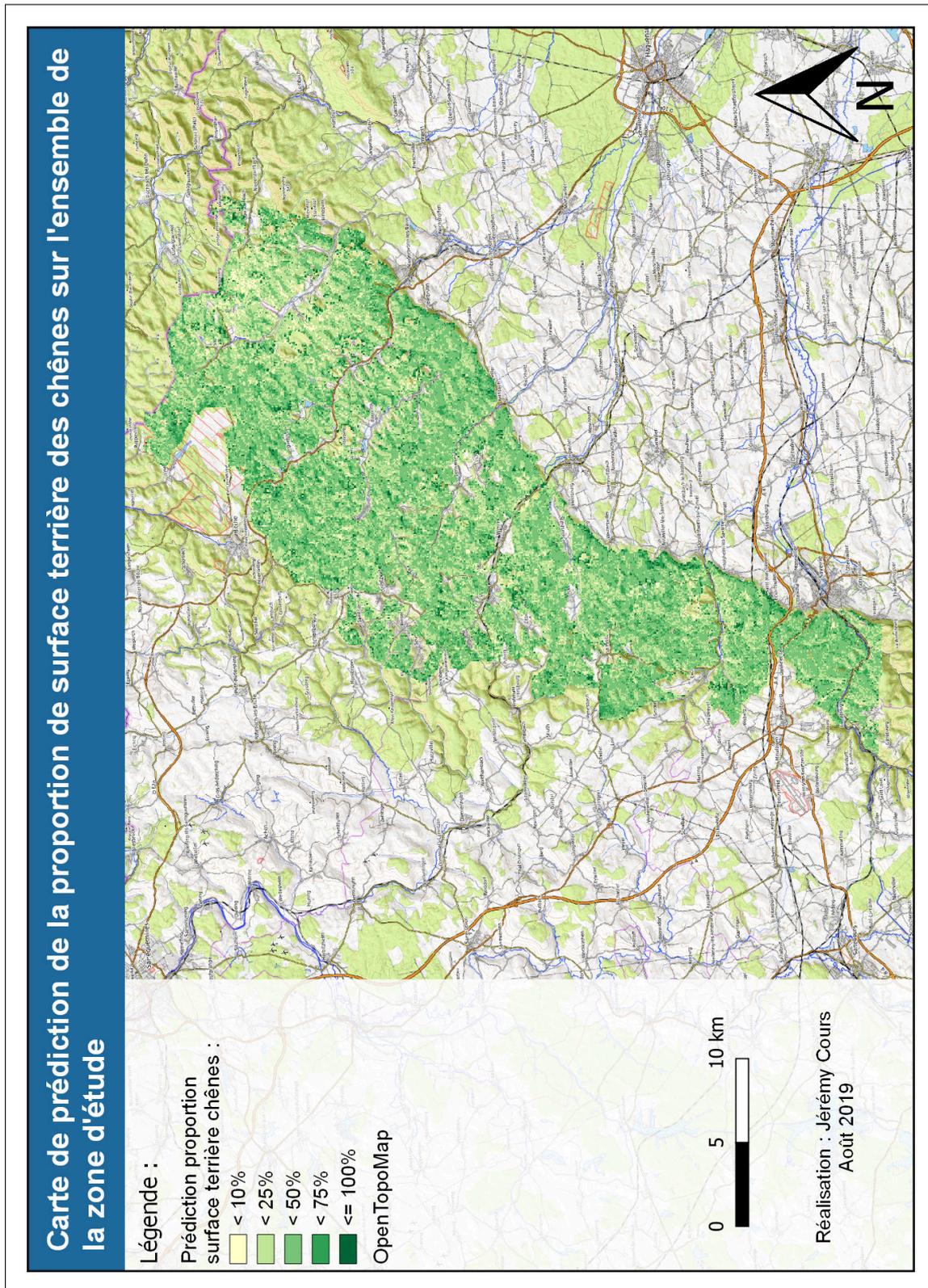


FIGURE 4.17 – Carte de prédiction de la proportion de surface terrière des chênes dans les forêts du massif des Vosges du Nord.

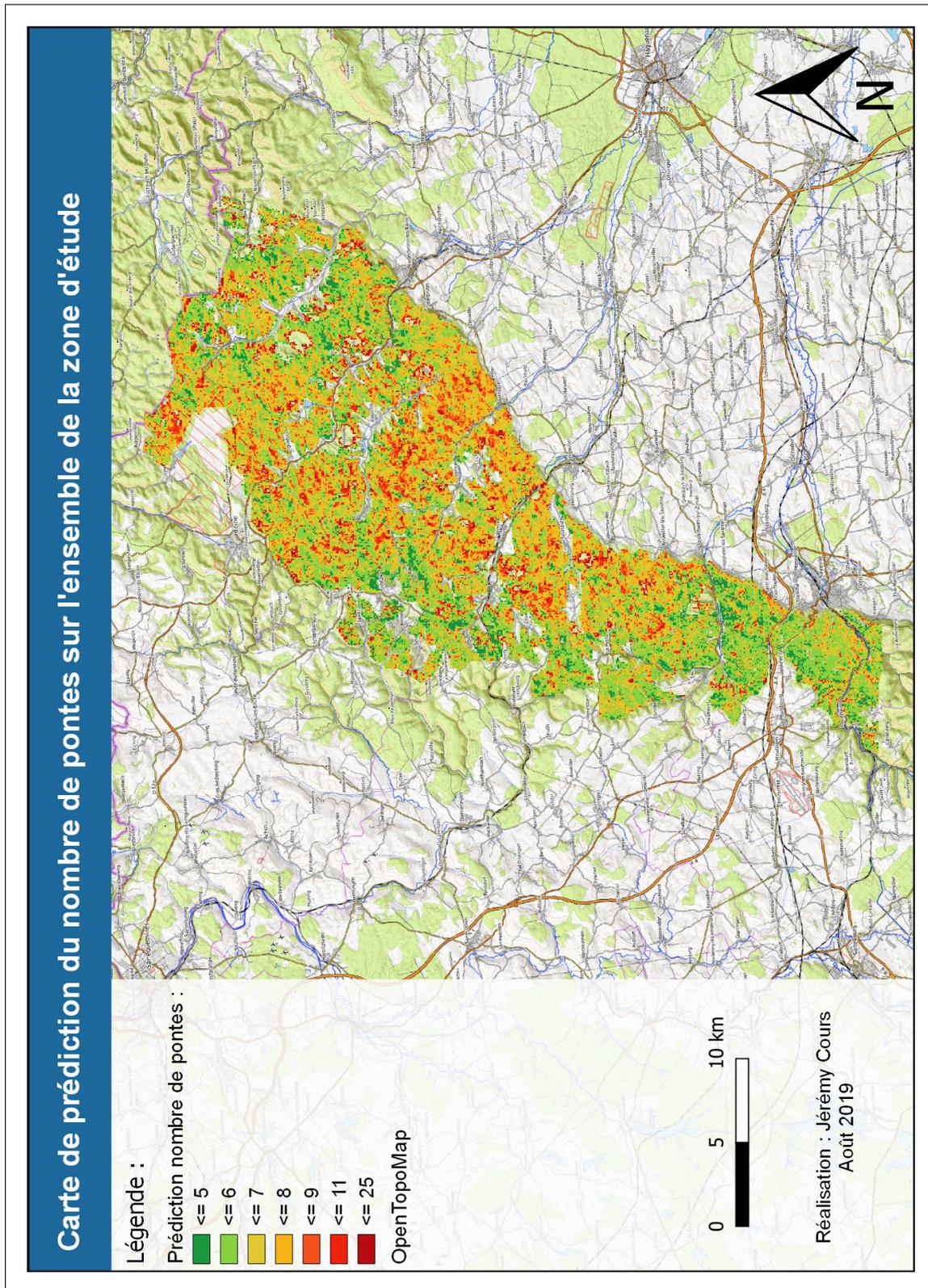


FIGURE 4.18 – Carte de prédiction du nombre de pontes de hanneton dans les forêts du massif des Vosges du Nord selon le modèle prenant en compte la proportion d'ouverture de la canopée et la proportion de surface terrière des tiges de chêne.

Nous pouvons utiliser les résultats d'abondance de larves L3 relevés en 2014 (cf. section D) pour comparer nos résultats. Nous constatons que malgré les incertitudes existantes concernant nos prédictions, elles s'approchent de la situation de 2014. Par ailleurs, il est nécessaire de savoir que la situation a quelque peu changée depuis 2014 et la nouvelle carte de présence de larves L3 réalisée en 2018 montre une petite avancée vers le sud (arrêt à la latitude de Dossenheim-sur-Zinsel (67) au même niveau que la carte de prédiction) mais surtout une grande abondance de larves vers le nord, jusqu'au nord de Mouterhouse (57) et de Baerenthal (57). Ce dernier phénomène est lui aussi cohérent avec nos prédictions. De ce fait, ce phénomène est très inquiétant car notre carte montre en prévision la possibilité de présence d'environnements favorables à la ponte des hannetons forestiers jusqu'à la frontière allemande.

À l'ouest, nos prédictions sont aussi cohérentes avec les observations de 2014 avec un arrêt des populations de hanneton au niveau de la longitude de la commune de Wingen-sur-Moder (67) (cf. Fig.4.19).

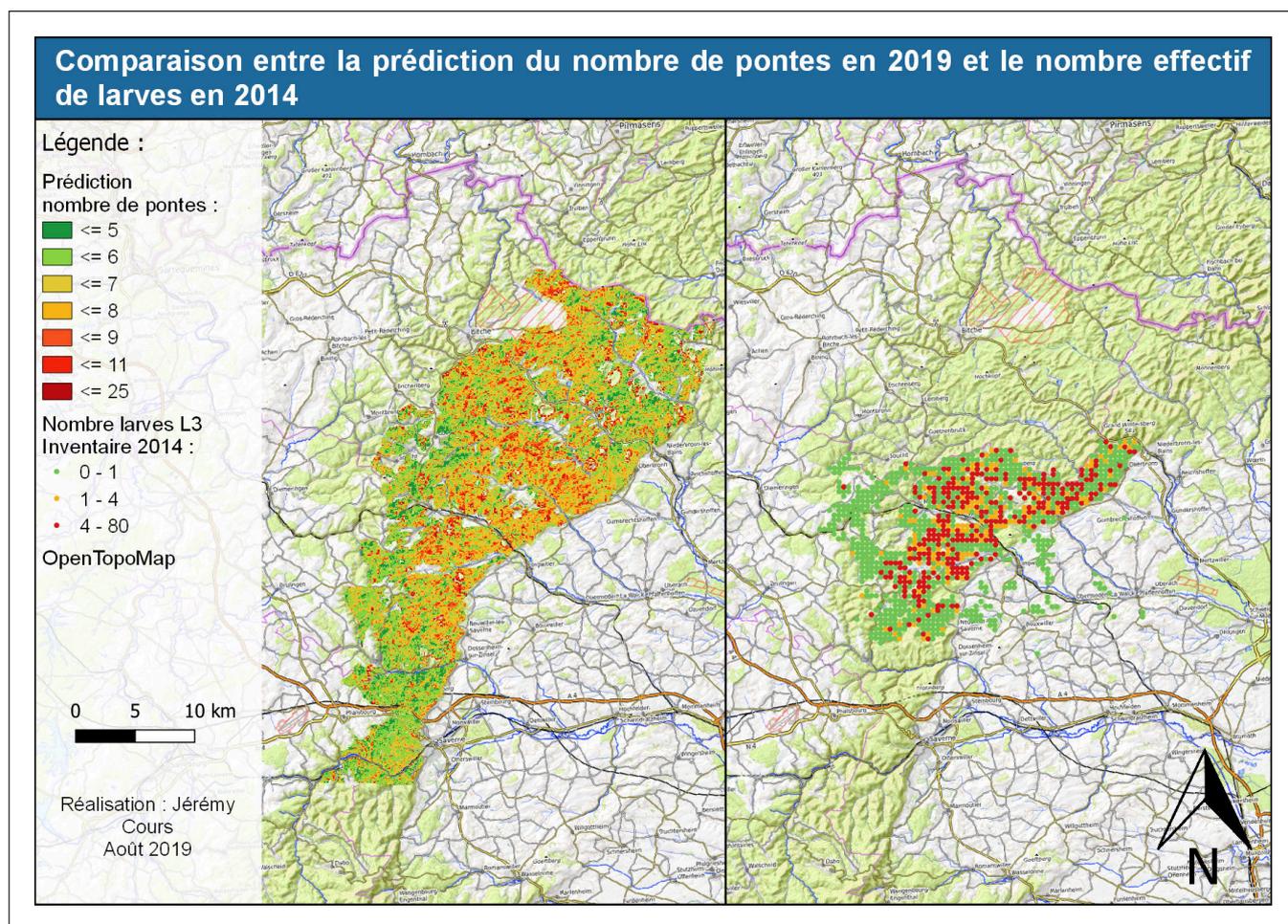


FIGURE 4.19 – Comparaison entre la prédiction du nombre de pontes sur l'ensemble de la zone d'étude et les résultats de l'inventaire de 2014.



---

---

## CHAPITRE 5

---

## CONCLUSION



À la vue de la bibliographie et des 3 études réalisées dans les forêts des Vosges du Nord, nous avons cherché à déterminer un modèle général de choix du lieu de ponte par le hanneton forestier femelle (*Melolontha hippocastani* Fabr.). Il apparaît de plus en plus certain qu'une strate arbustive basse dense (recouvrement  $\geq 50\%$ ) exerce un rôle de barrière au hanneton femelle. Dans ce cadre, il est questionné dans ce mémoire l'impact du gibier sur cette fraction de l'environnement forestier. On sait par exemple de l'expérience d'Arc-en-Barrois présentée dans la thèse de doctorat de Vincent Boulanger [10] qu'une pression excessive d'herbivorie à tendance à faire disparaître la strate arbustive au profit de la strate herbacée.

Par ailleurs, l'ouverture de la canopée et de fait la lumière accédant au sol forestier ainsi que la composition du peuplement semble jouer un rôle relativement important dans le choix du lieu de ponte. Nous savons qu'à la suite de la tempête de 1999 et dans le cadre d'une sylviculture de résilience au changement climatique, les peuplements forestiers dans les Vosges du Nord s'intègrent dans un processus de décapitalisation et donc d'ouverture des milieux. En outre, la présence et l'abondance de chênes est une source trophique recherchée par les hannetons forestiers adultes. En mélange avec des essences résineuses, les peuplements de chênes semblent plus encore recherchés par les hannetons femelles en tant que lieu de ponte. Il est possible que les alcools émis par les feuilles des chênes lors de la consommation foliaire des hannetons et ayant un pouvoir attractif pour les autres hannetons adultes, soient mieux transmis lorsque les chênes sont en mélange avec des essences résineuses. Ces alcools sont peut-être mieux transmis encore lorsque la canopée est relativement ouverte. Un autre élément important concernant l'ouverture de la canopée et cette recherche de milieux plus ouverts par le hanneton femelle est la pénétration de la lumière en forêt. On sait que le hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.) est sensible à la longueur d'onde particulière de 520 nm dans la partie verte du spectre visible [38]. C'est à dire que le hanneton commun adulte se rend en direction de cette couleur en priorité lorsqu'il la perçoit dans son champ de vision. Il apparaît d'après l'étude d'Hegedus (2006) que cette longueur d'onde est celle renvoyée par le houppier des arbres au crépuscule. Il est donc possible que des peuplements ouverts permettent aux hannetons adultes de mieux percevoir certains arbres (surtout si les alcools émis par les feuilles se déplacent plus facilement sous la canopée) et d'occuper plus efficacement l'espace.

Dans le cadre de ces connaissances supplémentaires, nous proposons un cadre de gestion à l'intention des gestionnaires forestiers. Dans les peuplements jeunes ou en phase de maturation (futaie régulière), il apparaît important de ne pas ouvrir trop fortement les peuplements et de pratiquer travaux (dépressages) et coupes (éclaircies) à la suite du vol d'émersion<sup>1</sup> afin de leurs permettre de se refermer avant le prochain vol d'émersion. Concernant les peuplements mûrs prêt à être mis en régénération, il apparaît important de se montrer prudent et d'enlever en priorité les arbres se dépréciant s'ils ont une valeur suffisante. Cette période apparaît comme étant la plus sensible car il faut éviter tout effondrement du peuplement (phase de sénescence; peut être très rapide dans le cas du hêtre commun) et assurer la production de semis et de fourrés denses. Dans ce cadre, ainsi que dans celui de la futaie irrégulière, il apparaît important de régler le problème avéré du déséquilibre forêt-ongulé dans les Vosges du Nord [66].

---

1. Les dates des vols d'émersion dans chaque forêts française sont accessible auprès du Département santé des forêts (DSF) ou encore à la fin de ce rapport, en annexe E.

---

# BIBLIOGRAPHIE

- [1] ALBOUY, V. Le cycle des Hannetons de la guerre de Cent ans à la Ve République. *Insectes*, 136 (2005), 14.
- [2] ALLEN, C. D., BRESHEARS, D. D., AND McDOWELL, N. G. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6, 8 (Aug. 2015), art129.
- [3] ANCEL, P., LACOMBE, E., AND WILHELM, M.-E. Peuplements forestiers du massif Vosgien - typologie et sylvicultures, 1999.
- [4] BALLESTEROS, S. Le Modèle Linéaire Généralisé Avec R : Fonction Glm().
- [5] BASTIEN, Y., AND GAUBERVILLE, C. *Vocabulaire Forestier : Écologie, Gestion et Conservation Des Espaces Boisés*. Forêt privée française, 2011.
- [6] BATES, D., MAECHLER, M., BOLKER, B., WALKER, S., CHRISTENSEN, R. H. B., SINGMANN, H., DAI, B., SCHEIPL, F., GROTHENDIECK, G., GREEN, P., AND FOX, J. Lme4 : Linear Mixed-Effects Models using 'Eigen' and S4, Mar. 2019.
- [7] BEREZINA, V. M. Effect of hydro-thermic soil conditions on the vertical migration of the cockchafer larvae *Melolontha hippocastani*. *Bull. Plant Prot.*, No. 5 (1940), 43–56.
- [8] BILLAMBOZ, A. Dendroarchaeology and cockchafers north of the Alps : Regional patterns of a middle frequency signal in oak tree-ring series. *Environmental Archaeology* 19, 2 (June 2014), 114–123.
- [9] BOISDUVAL, J. A. *Essai Sur l'entomologie Horticole Comprenant l'histoire Des Insectes Nuisibles à l'horticulture Avec l'indication Des Moyens Propres à Les Éloigner Ou à Les Détruire et l'histoire Des Insectes et Autres Animaux Utiles Aux Cultures*. Librairie d'horticulture de E. Donnaud, Paris, 1867.
- [10] BOULANGER, V. *Pression d'herbivorie et dynamique des communautés végétales : Influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt*. PhD thesis, Université Nancy 1 - Henri Poincaré, Apr. 2010.
- [11] BOULANGER, V., BALTZINGER, C., SAÏD, S., BALLON, P., PICARD, J.-F., AND DUPOUEY, J.-L. Decreasing Deer Browsing Pressure Influenced Understory Vegetation Dynamics over 30 Years. *Annals of Forest Science* 72, 3 (May 2015), 367–378.
- [12] BRÉDA, N., HUC, R., GRANIER, A., AND DREYER, E. Temperate forest trees and stands under severe drought : A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63, 6 (Sept. 2006), 625–644.

- [13] BREIMAN, L., FRIEDMAN, J., STONE, C. J., AND OLSHEN, R. A. *Classification and Regression Trees*, new ed ed. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, Jan. 1984.
- [14] BÜRKNER, P.-C. Brms : An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. *Journal of Statistical Software* 80, 1 (Aug. 2017), 1–28.
- [15] CHARPENTIER, A. Partie 4 - Modèles Linéaires Généralisés - i.e. GLM.
- [16] COLIN, G. Les forêts françaises après les tempêtes de décembre 1999 - Bah-Rhin. Tech. rep., Inventaire Forestier National, 2003.
- [17] COUTURIER, A., AND ROBERT, P. Observations Sur Melolontha Hippocastani F. *Annales des Epiphyties* 3 (1956), 431–450.
- [18] CROIZETTE DESNOYERS, L. Destruction des vers blancs. *Revue des Eaux et Forêts* (1888), 365–374.
- [19] DASH, J., AND CURRAN, P. J. The MERIS terrestrial chlorophyll index. *International Journal of Remote Sensing* 25, 23 (Dec. 2004), 5403–5413.
- [20] DE LAMARCHE, C. Vers blancs et Hannetons. In *Le Magasin Pittoresque*. 1907, pp. 207–209.
- [21] DEAN, C. B. Testing for Overdispersion in Poisson and Binomial Regression Models. *Journal of the American Statistical Association* 87, 418 (June 1992), 451–457.
- [22] DIRECTION GÉNÉRALE DE L'ONF. Instruction n°INS-09-T-66 - L'adaptation de la gestion forestière face au changement climatique : Premières orientations, 2009.
- [23] DUMAS, Y. Que Savons-Nous de La Fougère Aigle. *Revue Forestière Française* 54, 4 (2002), 357–374.
- [24] EILERS, E. J., VEIT, D., RILLIG, M. C., HANSSON, B. S., HILKER, M., AND REINECKE, A. Soil Substrates Affect Responses of Root Feeding Larvae to Their Hosts at Multiple Levels : Orientation, Locomotion and Feeding. *Basic and Applied Ecology* 17, 2 (Mar. 2016), 115–124.
- [25] ÉQUIPE DE DÉVELOPPEMENT DE QGIS. Système d'information géographique QGIS. Open Source Geospatial Foundation Project., 2019.
- [26] FARAWAY, J. J. *Extending the Linear Model with R : Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models*. CRC Press, Feb. 2016.
- [27] FERNÁNDEZ, H., KUMAR, A., AND REVILLA, A., Eds. *Working with Ferns : Issues and Applications*. Springer-Verlag, New York, 2010.
- [28] FERRON, P. Etude En Laboratoire Des Facteurs Déterminants La Mycose à Beauveria Tenella (Delacr.) Siem. Chez Les Larves de Melolontha Melolontha L. *Annales de la Société entomologique de France* (1965), 619–625.
- [29] FORTIER, E.-L.-H. Destruction des vers blancs. *Revue des Eaux et Forêts* (1870), 165–169.
- [30] FRAMPTON, W. J., DASH, J., WATMOUGH, G., AND MILTON, E. J. Evaluating the capabilities of Sentinel-2 for quantitative estimation of biophysical variables in vegetation. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 82 (Aug. 2013), 83–92.
- [31] FRAVAL, A. Les larves - 4ème partie. *Insectes* 163, 4 (2011), 29–32.
- [32] GELMAN, A., LEE, D., AND GUO, J. Stan : A Probabilistic Programming Language for Bayesian Inference and Optimization. *Journal of Educational and Behavioral Statistics* 40, 5 (Oct. 2015), 530–543.
- [33] GENUER, R., AND POGGI, J.-M. Arbres CART et Forêts Aléatoires, Importance et Sélection de Variables. Jan. 2017.

- [34] GIEC, PACHAURI, R. K., AND MEYER, L. A. *Changements climatiques 2014 : rapport de synthèse : contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat*. GIEC, Genève (Suisse), 2014. OCLC : 948289514.
- [35] GITELSON, A. A., AND MERZLYAK, M. N. Remote sensing of chlorophyll concentration in higher plant leaves. *Advances in Space Research* 22, 5 (Jan. 1998), 689–692.
- [36] GOUDET, M., SAINTONGE, F.-X., AND NAGELEISEN, L.-M. Quantifier l'état de Santé de La Forêt, Méthode Simplifiée d'évaluation.
- [37] HEER, O. Du Hanneton et Du Ver Bouvier (Turc Ou Ver Blanc). Moyens d'en Préserver Les Champs Cultivés et Les Forêts, et de Les Détruire Quand Ils s'y Sont Multipliés. *Annales Forestière* (1844), 641–646.
- [38] HEGEDÜS, R., HORVÁTH, Á., AND HORVÁTH, G. Why Do Dusk-Active Cockchafers Detect Polarization in the Green? The Polarization Vision in *Melolontha Melolontha* Is Tuned to the High Polarized Intensity of Downwelling Light under Canopies during Sunset. *Journal of Theoretical Biology* 238, 1 (Jan. 2006), 230–244.
- [39] HICKEL, R. Le parasite du ver blanc (*Botrytis tenella* Sacc.). *Revue des Eaux et Forêts* (1891), 512–518.
- [40] HUBBARD SCUDDER, S. *Systematic Review of Our Present Knowledge of Fossil Insects Including Myriapods and Arachnids*, government printing office ed., vol. 31 of *United States Geological Survey*. Washington, DC, 1886.
- [41] HUBER, F. Effet de Défoliaisons Des Chênes Par Les Hannetons Sur La Structure Du Bois. *Revue Forestiere Francaise* 34, 3 (1982), 185–190.
- [42] HURPIN, B. Super-famille des Scaraboidea. In *Entomologie Appliquée à l'agriculture. Tome I - Coléoptère*. Masson Ed, Paris, 1962, pp. 24–204.
- [43] IGN. Sylvoécocorégion D11 Massif vosgien central, 2012.
- [44] JACTEL, H., AND BROCKERHOFF, E. G. Tree Diversity Reduces Herbivory by Forest Insects. *Ecology Letters* 10, 9 (Sept. 2007), 835–848.
- [45] KOZEL, A. V., ZVEREVA, E. L., AND KOZLOV, M. V. Impacts of Root Herbivory on Seedlings of Three Species of Boreal Forest Trees. *Applied Soil Ecology* 117 (Sept. 2017), 203–207.
- [46] KRELL, F.-T. The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabeoidea (Coleoptera : Polyphaga). *Invertebrate Taxonomy* 14 (2000), 871–905.
- [47] LE GOFF, N., LEVY, G., LEFEVRE, Y., GARROS, L., AND CANTA, R. Productivité du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) en région Nord-Picardie B. - Etude des relations entre la productivité et les conditions de milieu. *Annales des Sciences Forestières* 41, 2 (1984), 135–170.
- [48] LE PAUTE. Le hannetonage. *Revue des Eaux et Forêts* (1868), 205–207.
- [49] LEGAY, M., AND MORTIER, F. La forêt face au changement climatique : Adapter la gestion forestière. Tech. rep., ONF ; INRA, Paris, 2006.
- [50] LENTH, R. V. Least-Squares Means : The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software* 69, 1 (Jan. 2016), 1–33.
- [51] MAGNUSSON, A., SKAUG, H., NIELSEN, A., BERG, C., KRISTENSEN, K., MAECHLER, M., VAN BENTHAM, K., SADAT, N., BOLKER, B., AND BROOKS, M. glmmTMB : Generalized Linear Mixed Models using Template Model Builder, Jan. 2019.
- [52] MARCON, E. Mesures de La Biodiversité.

- [53] MARQUE, S. *Prise en compte de la surdispersion par des modèles à mélange de Poisson*. PhD thesis, Université Victor Segalen - Bordeaux II, 2003.
- [54] MEDDOUR, R. La méthodologie phytosociologique Braun-blanqueto-tüxenienne.
- [55] MEINEN, C., HERTEL, D., AND LEUSCHNER, C. Biomass and Morphology of Fine Roots in Temperate Broad-Leaved Forests Differing in Tree Species Diversity : Is There Evidence of below-Ground Overyielding? *Oecologia* 161, 1 (Aug. 2009), 99–111.
- [56] MEYER, J. Le Grand Vol Ou Essaimage Du Hanneton Forestier En 2015 (Massifs Autour de Wimmenau - 67).
- [57] MOREAU, C.-E. Pépinières et vers blancs. *Revue des Eaux et Forêts* (1913), 289–295.
- [58] MOREILLON, M. À propos du hannetonage. *Revue des Eaux et Forêts* (1926), 362.
- [59] NAGELEISEN, L.-M. Note Technique - Les Hannetons En Forêt.
- [60] NAGELEISEN, L.-M., BÉLOUARD, T., AND MEYER, J. Le Hanneton Forestier (*Melolontha Hippocastani* Fabricius 1801) En Phase Épidémique Dans Le Nord de l'Alsace. *Revue Forestiere Francaise* 67, 4 (2015), 353–366.
- [61] NELDER, J. A., AND WEDDERBURN, R. W. M. Generalized Linear Models. *Journal of the Royal Statistical Society : Series A (General)* 135, 3 (1972), 370–384.
- [62] NIEMCZYK, M., KARWAŃSKI, M., AND GRZYBOWSKA, U. Effect of Environmental Factors on Occurrence of Cockchafers (*Melolontha* Spp.) in Forest Stands. *Baltic Forestry* 23, 2 (June 2017), 334–341.
- [63] NIEMCZYK, M., SIERPIŃSKA, A., TEREBA, A., SOKOŁOWSKI, K., AND PRZYBYLSKI, P. Natural occurrence of *Beauveria* spp. in outbreak areas of cockchafers (*Melolontha* spp.) in forest soils from Poland. *BioControl* 64, 2 (Apr. 2019), 159–172.
- [64] NIKLAS, O. F. Auftreten und Periodik Verschiedener Krankheiten und Parasiten bei Larven des Maikäfers (*Melolontha spec.*). *Entomophaga* 3, 1 (Mar. 1958), 71–88.
- [65] OLIVIER, M. *Histoire Naturelle. Insectes*. No. 7. Panckoucke, Paris, 1792.
- [66] ONF OFFICE NATIONAL DES FORÊTS. *Bilan Patrimoniale Des Forêts Domaniales Hors DOM*. ONF Office national des forêts, Paris, 2017.
- [67] ORIEUX, M., AND EVERAERE, M. *Leçons de Choses : Cours Moyen*. Classique Hachette. Hachette, 1954.
- [68] ORLOFF, J., AND BLOOM, J. Comparison of frequentist and Bayesian inference., 2014.
- [69] PARADIS, E. Comprendre les modèles linéaires généralisés.
- [70] PARDÉ, J. Une notion pleine d'intérêt : la hauteur dominante des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française*, 12 (1956), 850–856. 00011.
- [71] POUCHET, F. *Histoire Naturelle et Agricole Du Hanneton et de Sa Larve Ou Traité de Leurs Moeurs, de Leurs Dégâts et Des Moyens de Borner Leurs Ravages*. Rouen, 1853.
- [72] R CORE TEAM. R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, 2019.
- [73] R CORE TEAM AND CONTRIBUTORS WORLDWIDE. The R Stats Package, 2019.
- [74] RAKOTOMALALA, R. Tests de Normalité - Techniques Empiriques et Tests Statistiques - Version 2.0.
- [75] RASMUSSEN, L. H., JENSEN, L. S., AND HANSEN, H. C. B. Distribution of the Carcinogenic Terpene Ptaquiloside in Bracken Fronds, Rhizomes (*Pteridium Aquilinum*), and Litter in Denmark. *Journal of Chemical Ecology* 29, 3 (Mar. 2003), 771–778.

- [76] REINECKE, A., RUTHER, J., TOLASCH, T., FRANCKE, W., AND HILKER, M. Alcoholism in Cockchafer : Orientation of Male *Melolontha Melolontha* towards Green Leaf Alcohols. *Naturwissenschaften* 89, 6 (June 2002), 265–269.
- [77] RÖTZER, T., GROTE, R., AND PRETZSCH, H. The timing of bud burst and its effect on tree growth. *International Journal of Biometeorology* 48, 3 (Feb. 2004), 109–118.
- [78] ROULLEAU, R. Expériences sur la destructions des vers blancs en 1889. *Revue des Eaux et Forêts* (1889), 555–564.
- [79] RUTHER, J., AND HILKER, M. Attraction of Forest Cockchafer *Melolontha Hippocastani* to (Z)-3-Hexen-1-ol and 1,4-Benzoquinone : Application Aspects. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 107, 2 (May 2003), 141–147.
- [80] RUTHER, J., REINECKE, A., THIEMANN, K., TOLASCH, T., FRANCKE, W., AND HILKER, M. Mate Finding in the Forest Cockchafer, *Melolontha Hippocastani*, Mediated by Volatiles from Plants and Females. *Physiological Entomology* 25, 2 (June 2000), 172–179.
- [81] SAMANIEGO, L., THOBER, S., KUMAR, R., WANDERS, N., RAKOVEC, O., PAN, M., ZINK, M., SHEFFIELD, J., WOOD, E. F., AND MARX, A. Anthropogenic warming exacerbates European soil moisture droughts. *Nature Climate Change* 8, 5 (May 2018), 421.
- [82] SARDIN, T. *Conduite En Futaie Irrégulière Des Chênaies d’Ile-de-France : Mémento Sylvicole de Conduite Des Peuplements*, office national des forêts ed. Paris, 2018.
- [83] SAUVION, N., CALATAYUD, P.-A., THIÉRY, D., AND MARION-POLL, F. *Interactions insectes-plantes*. Editions Quae - IRD éditions, Aug. 2013.
- [84] SCHAERFFENBERG, B. Die biologische Bekämpfung des Maikäfers und seiner Larve mit *Beauveria densa*. *Anzeiger für Schädlingskunde* 17, 5 (May 1941), 53–55.
- [85] SCHMIDT, M., AND HURLING, R. A Spatially-Explicit Count Data Regression for Modeling the Density of Forest Cockchafer (*Melolontha Hippocastani*) Larvae in the Hessian Ried (Germany). *Forest Ecosystems* 1 (Oct. 2014), 19.
- [86] SCHWENKE, W. *Die Forstschädlinge Europas, Zweiter Band : Käfer*. Verlag Paul Parey, Hambourg et Berlin, 1974.
- [87] SIMON FRASER UNIVERSITY, BURNABY, BRITISH COLUMBIA, AND THE INSTITUTE OF ECOSYSTEM STUDIES, MILLBROOK, NEW YORK. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0 : Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission induces from true-colour fisheye photographs : User’s manual and program documentation., 1999.
- [88] SUKOVATA, L., JAWORSKI, T., KAROLEWSKI, P., AND KOLK, A. The Performance of *Melolontha* Grubs on the Roots of Various Plant Species. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 39, 1 (Jan. 2015), 107–116.
- [89] ŠVESTKA, M. Distribution of Tribes of Cockchafer of the Genus *Melolontha* in Forests of the Czech Republic and the Dependence of Their Swarming on Temperature. *Journal of Forest Science* 52, 11 (2006), 520–530.
- [90] ŠVESTKA, M. Ecological Conditions Influencing the Localization of Egg-Laying by Females of the Cockchafer (*Melolontha Hippocastani* F.). *Journal of Forest Science* 53 (2007 (Special Issue)), 16–24.
- [91] ŠVESTKA, M. Changes in the Abundance of *Melolontha Hippocastani* Fabr. and *Melolontha Melolontha* (L.) (Coleoptera : Scarabaeidae) in the Czech Republic in the Period 2003-2009. *Journal of Forest Science* 56, 9 (2010), 417–428.

- [92] ŠVESTKA, M., AND DRAPELA, K. The Effect of Environmental Conditions on the Abundance of Grubs of the Cockchafer (*Melolontha Hippocastani* F.). *Journal of Forest Science - UZEI (Czech Republic)* (2009).
- [93] THÉODORIDÈS, J. Les coléoptères fossiles. *Annales de la Société entomologique de France* 121 (1952), 23–48.
- [94] WAGENHOFF, E., BLUM, R., AND DELB, H. Spring Phenology of Cockchafers, *Melolontha* Spp. (Coleoptera : Scarabaeidae), in Forests of South-Western Germany : Results of a 3-Year Survey on Adult Emergence, Swarming Flights, and Oogenesis from 2009 to 2011. *Journal of Forest Science* 60, 4 (2014), 154–165.
- [95] WAJNBERG, E. Introduction au Modèle Linéaire Généralisé (Generalized Linear Model ; GLM).
- [96] WEISSTEINER, S., HUETTEROTH, W., KOLLMANN, M., WEISSBECKER, B., ROMANI, R., SCHACHTNER, J., AND SCHÜTZ, S. Cockchafer Larvae Smell Host Root Scents in Soil. *PLOS ONE* 7, 10 (Oct. 2012), e45827.
- [97] WORETA, D. Reduction of Population Numbers of *Melolontha* Spp. Adults – a Review of Methods. *Folia Forestalia Polonica* 58, 2 (2016), 87–95.
- [98] WORETA, D., LIPÍŃSKI, S., AND WOLSKI, R. Effects of Food Source Quality on the Adults of *Melolontha Melolontha* and *M. Hippocastani*. *Forest Research Papers* 77, 1 (2016), 14–23.
- [99] WORETA, D., AND SUKOVATA, L. Effect of Food on Development of the *Melolontha Hippocastani* F. Beetles (Coleoptera, Melolonthidae). *Forest Research Papers* 71, 2 (2010), 195–199.
- [100] WORETA, D., AND SUKOVATA, L. Survival and Growth of the *Melolontha* Spp. Grubs on the Roots of the Main Forest Tree Species. *Forest Research Papers* 75, 4 (2014), 375–383.
- [101] WORETA, D., WOLSKI, R., LIPÍŃSKI, S., AND TKACZYK, M. Effects of Food Quality on *Melolontha* Spp. Adults. *Folia Forestalia Polonica* 60, 2 (June 2018), 108–121.
- [102] ZEILEIS, A., CRIBARI-NETO, F., GRUEN, B., KOSMIDIS, I., B. SIMAS, A., AND V. ROCHA, A. Betareg : Beta Regression, May 2019.

---

# LISTE DES TABLEAUX

1.1	Présentation des 3 études mises en œuvre dans les forêts du massif des Vosges du Nord depuis 2014. . . . .	3
3.1	Variables significatives du modèle binomial de prédiction de la présence/absence de pontes. . .	24
3.2	Variables significatives du modèle Quasi-Poissonien de prédiction de la densité de pontes. . .	25
3.3	Variables significatives du modèle linéaire généralisé mixte avec régression binomiale-négative de prédiction de la densité de pontes. . . . .	28
3.4	Moyenne et distribution des variables du modèle d'inférence bayésienne. . . . .	31
4.1	Variables significatives du modèle bêta d'ouverture de la canopée. Fonction de lien : loglog. Variables centrées-réduites. . . . .	44
4.2	Liste des 13 bandes spectrales captées par le capteur du satellite Sentinel 2A et résolution et longueur d'onde de chaque. . . . .	46
4.3	Variables significatives du modèle Quasi-poissonien de prédiction de la densité de pontes dans l'objectif de création d'une carte prédictive. . . . .	48
A.1	Significant variables of binomial model to predict presence/absence of forest cockchafer egg-laying. . . . .	80
A.2	Significant variables of quasi-Poisson regression model to predict egg-laying number. . . . .	81
A.3	Significant variables from beta model explaining canopy openness. . . . .	88
B.1	Caractéristiques des parcelles utilisées dans le cadre de l'étude. . . . .	96
B.2	Variables significatives du modèle linéaire généralisé concernant l'étude de la strate herbacée. . .	102
B.3	Variables significatives du modèle linéaire généralisé concernant l'étude de la variable « coefficient d'abondance de la strate arbustive basse ». . . . .	108
B.4	Variables significatives du modèle linéaire généralisé concernant l'étude de la strate arborescente. . .	113
B.5	Variables significatives du modèle de l'ensemble des strates de végétation pour la régression de Poisson. . . . .	119
B.6	Variables significatives du modèle de l'ensemble des strates de végétation pour la régression de quasi-Poisson. . . . .	121
B.7	Variables significatives du modèle de l'ensemble des strates de végétation pour la régression binomiale-négative. . . . .	123

## LISTE DES TABLEAUX

B.8	Moyenne de la densité de larves L3 (nb/m <sup>2</sup> ) pour chaque parcelle échantillonnée. . . . .	124
B.9	Variabes significatives du modèle linéaire mixte généralisé de l'ensemble des strates de végétation. 124	
B.10	Tableau des évènements selon qu'il y a peu ou beaucoup de larves et selon que la couverture par la strate arbustive basse (arbb) est ouverte ou fermé. . . . .	129
C.1	Traits of forest parcels used for the study. . . . .	141
C.2	Significative variables from Poisson generalized linear model concerning the study of cover of low shrub layer. . . . .	150
C.3	Mean of larvae density (nb/m <sup>2</sup> ) for each sampled parcel. . . . .	153
C.4	Significant variables of generalized linear mixed model on every vegetation layers. . . . .	153
C.5	Table of events according to whether there are few or many larvae and whether coverage by the low shrub layer is open or closed. . . . .	157
D.1	Variabes significatives du modèle logistique concernant l'étude de 2014. . . . .	176
D.2	Variabes significatives du modèle linéaire généralisé avec famille "quasi-poisson" concernant l'étude de 2014. . . . .	177
E.1	Largeur de la capsule céphalique des larves des 2 espèces de hanneton et longueur moyenne du corps selon le stade larvaire. . . . .	187
E.2	Années des vols d'émergence du hanneton forestier dans différentes forêts Françaises. . . . .	190

---

## TABLE DES FIGURES

2.1	<i>Courbe de densité (distribution) et histogramme de plusieurs variables de l'étude.</i> . . . . .	8
2.2	Carte des placettes d'étude du choix du lieu de ponte par la femelle hanneton forestier lors du vol d'émergence de 2019 dans les forêts du massif des Vosges du Nord. . . . .	9
2.3	Exemple de photos hémisphériques et les pourcentage d'ouverture de la canopée associée selon le logiciel Gap Light Analyzer (GLA). . . . .	10
2.4	Courbe de densité (distribution) et histogramme du nombre de pontes de hanneton forestier comptabilisées dans chaque placette de l'étude. . . . .	11
3.1	Ecart aux normales des températures minimales et maximales pour la station météorologique de Strasbourg-Entzheim. . . . .	14
3.2	Cumul des températures moyennes journalières sur la commune de Lemberg (57), présente à 6 km au nord de la commune de Wimmenau (67). . . . .	15
3.3	Carte des placettes d'étude du choix du lieu de ponte par le hanneton forestier femelle lors du vol d'émergence de 2019 dans les forêts du massif des Vosges du Nord. . . . .	15
3.4	Densité moyenne de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive basse. Résultat de l'étude de 2018. . . . .	16
3.5	Densité moyenne de pontes selon la présence ou non d'une strate arbustive très couvrante. . .	17
3.6	Boxplot du nombre de pontes selon la présence ou non d'une strate arbustive très couvrante et hauteur moyenne de celle-ci. . . . .	17
3.7	Densité moyenne de larves L3 selon que la proportion de surface terrière de pin sylvestre soit inférieure ou supérieure à 50%. Résultat de l'étude de 2018. . . . .	18
3.8	Relation entre la densité de pontes et la surface terrière résineuse et celle de pin sylvestre. . . .	18
3.9	Différences dans le nombre de pontes de hanneton selon les différentes classes de proportion de surface terrière résineuse. . . . .	19
3.10	Carte des dégâts causées par la tempête Lothar, du 25 au 26 décembre 1999, dans le département du Bas-Rhin (67). . . . .	20
3.11	Relation entre la densité de pontes (nb/m <sup>2</sup> ) et l'ouverture de la canopée. . . . .	21
3.12	Boxplot du nombre de pontes selon la présence/absence du chêne dans le relevé relascopique. .	21
3.13	Relation entre la densité de pontes (nb/m <sup>2</sup> ) et la surface terrière en chêne. . . . .	22
3.14	Densité moyenne de pontes selon la présence/absence du chêne dans le relevé relascopique. . .	22
3.15	Densité moyenne de pontes selon les classes de proportion du chêne dans le relevé relascopique.	23

TABLE DES FIGURES

3.16	Interaction entre les classes de proportion de surface terrière résineuse et chêne. . . . .	26
3.17	Relation entre la densité de pontes, l'ouverture de la canopée et la surface terrière de chêne. . .	26
3.18	Relation entre la densité de pontes, l'ouverture de la canopée et la surface terrière de chêne. . .	27
3.19	Carte des zones différenciées pour la prédiction du nombre de pontes selon un modèle mixte. . .	28
3.20	Arbre de régression prédisant le nombre de pontes de hanneton dans le sol selon notre table de données. . . . .	29
3.21	Schéma de la moyenne et de la distribution des paramètres de chaque variable du modèle d'inférence bayésienne. . . . .	32
3.22	Schéma de distribution des paramètres de chaque variable du modèle d'inférence bayésienne et de la convergence de ces derniers vers une valeur moyenne. . . . .	32
3.23	Distribution des paramètres du modèle et corrélation avec les autres paramètres. . . . .	33
3.24	Distribution de la variable $y$ observée et résultats postérieurs des itérations de l'Hamiltonian Monte Carlo $y_{rep}$ . . . . .	33
4.1	Après 3 études et selon la bibliographie, bilan des connaissances concernant les préférences du hanneton forestier en matière d'habitat forestier. . . . .	36
4.2	Densité moyenne de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive basse. Résultat de l'étude de 2018. . . . .	37
4.3	Courbe de probabilité de la présence de larves de hanneton selon le nombre de perches présentes dans la placette de rayon 15 mètres autour de la fosse. . . . .	37
4.4	Densité moyenne de pontes selon la présence ou non d'une strate arbustive très couvrante. . .	38
4.5	Probabilité de présence d'un fourré dense selon la surface terrière totale (m <sup>2</sup> /ha). . . . .	39
4.6	Densité moyenne de larves de hanneton selon les classes de proportion de surface terrière des essences principale du massif des Vosges du Nord. . . . .	40
4.7	Densité moyenne de larves L3 selon les différentes classes de proportion de surface terrière de pin sylvestre. Résultat de 2018. . . . .	41
4.8	Différences dans le nombre de pontes de hanneton selon les différentes classes de proportion de surface terrière résineuse. . . . .	41
4.9	Interaction entre les classes de proportion de surface terrière résineuse et chêne. . . . .	42
4.10	Relation entre la densité de pontes, l'ouverture de la canopée et la surface terrière de chêne. . .	43
4.11	Relation entre l'ouverture de la canopée, la surface terrière totale et la surface terrière de hêtre. . .	44
4.12	Spectre visible et décomposition de la lumière. . . . .	46
4.13	Emprise des forêts du massif des Vosges du Nord sur sol sableux. . . . .	47
4.14	<i>Courbe de densité (distribution) et histogramme de l'ouverture de la canopée et de la proportion de surface terrière des chênes. Différences avec les mêmes graphiques de la section matériels et méthodes car ici, les placettes de fourré ont été enlevées. . . . .</i>	48
4.15	<i>Relation entre nos deux variables explicatives du nombre de pontes et différents indices de végétation. . . . .</i>	49
4.16	Carte de prédiction de l'ouverture de la canopée des forêts du massif des Vosges du Nord. . . .	50
4.17	Carte de prédiction de la proportion de surface terrière des chênes dans les forêts du massif des Vosges du Nord. . . . .	51
4.18	Carte de prédiction du nombre de pontes de hanneton dans les forêts du massif des Vosges du Nord selon le modèle prenant en compte la proportion d'ouverture de la canopée et la proportion de surface terrière des tiges de chêne. . . . .	52

TABLE DES FIGURES

4.19	Comparaison entre la prédiction du nombre de pontes sur l'ensemble de la zone d'étude et les résultats de l'inventaire de 2014. . . . .	53
A.1	<i>Density curve (distribution) and histogram of several variables from 2019 study.</i> . . . . .	76
A.2	Map of plots to study choice of egg-laying place operated by forest cockchafer female during 2019 emerging flight in forests of Northern Vosges mountains. . . . .	77
A.3	Example of hemispherical photos and percentage of canopy openness according to Gap Light Analyzer software. . . . .	78
A.4	Density curve (distribution) and histogram of egg-laying number of forest cockchafer (nb/m <sup>2</sup> ) in each study plot. . . . .	78
A.5	After 3 studies and according to literature review, knowledge report concerning preferences of forest cockchafer concerning its forest habitat. . . . .	82
A.6	Larvae (L3) density for each cover class of low shrub layer. 2018 study result. . . . .	83
A.7	Probability curve of forest cockchafer presence according to pole tree number within 15m radius plot. 2014 study result. . . . .	83
A.8	Average egg-laying density in function of thicket (very dense low shrub layer) presence/absence. . . . .	84
A.9	Average density of forest cockchafer L3 larvae for each proportion category of main Northern Vosges species. . . . .	85
A.10	L3 larva density according to different categories of Scots pine proportion according to total basal area. 2018 study result. . . . .	86
A.11	Differences in forest cockchafer egg-laying according to categories of Scots pine proportion according to total basal area. . . . .	86
A.12	Interaction between categories of proportion of coniferous and oaks basal areas. . . . .	87
A.13	Relation between egg-laying density, canopy openness and oak basal area. . . . .	87
A.14	Relation between canopy openness, total basal area and common beech basal area. . . . .	89
B.1	Mortalité d'une tâche de semis relativement peu dense à cause de la consommation racinaire par les larves de hanneton. ©Jérémy Cours . . . . .	92
B.2	Organisation des placettes concentriques de description du milieu. . . . .	94
B.3	Carte de situation de la zone infestée par les larves de hanneton forestier en 2014. . . . .	95
B.4	Carte de présentation des résultats de l'étude de 2014. . . . .	95
B.5	Courbe de densité (distribution) et histogramme avec valeurs de densité de la surface terrière relevée sur chaque placette de l'étude. . . . .	96
B.6	Carte de présentation des résultats de l'étude de 2014 (points en transparences) et de 2018 (étoiles). . . . .	97
B.7	Schéma du transect mis en œuvre sur le terrain. . . . .	98
B.8	Schéma de réalisation des quatre tours relascopiques (extrémités des flèches) autour de chaque centre de placette. . . . .	99
B.9	Photo de deux fosses creusées pour le dénombrement des larves. Forêt domaniale d'Ingwiller (67). ©Jérémy Cours . . . . .	100
B.10	Courbe de densité (distribution) et histogramme du nombre de larves de hanneton forestier comptabilisées dans chaque placette de l'étude. . . . .	101
B.11	Boxplot comparatif du nombre de larves L3 en fonction de la variable présence de semis. . . . .	103
B.12	Nombre de pontes par type de végétation principale durant le vol de Compiègne en 2016. . . . .	105
B.13	Nombre de pontes par type de végétation principale et recouvrement de cette dernière durant le vol de Compiègne en 2016. . . . .	105

TABLE DES FIGURES

B.14	Densité de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive basse. . . . .	106
B.15	Densité de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive basse (moyennes des moindres carrés). . . . .	107
B.16	Densité moyenne de larves L3 pour les deux catégories de recouvrement de la strate arbustive basse. . . . .	107
B.17	Boxplot de la densité de larves L3 pour les deux catégories de recouvrement de la strate arbustive basse. . . . .	108
B.18	Courbe de probabilité de fermeture d'une strate arbustive basse (coefficients d'abondance $\geq 3$ ) selon la densité de larves dans le sol. . . . .	109
B.19	Courbe de probabilité de présence d'une strate arbustive basse selon la densité de larves dans le sol. . . . .	109
B.20	Proportion des classes de recouvrement de la strate arbustive basse selon la densité de larves - histogramme proportionnelle empilé. . . . .	110
B.21	Densité de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive haute. . . . .	110
B.22	Boxplot de la densité de larves L3 pour les deux catégories de recouvrement de la strate arbustive haute. . . . .	111
B.23	Courbe de probabilité de fermeture d'une strate arbustive haute (coefficients d'abondance $\geq 3$ ) selon la densité de larves dans le sol. . . . .	112
B.24	Courbe de probabilité de présence d'une strate arbustive haute selon la densité de larves dans le sol. . . . .	112
B.25	Densité de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive haute (couleur : strate arbustive basse). . . . .	112
B.26	Densité de larves de hanneton selon présence ou non du pin sylvestre et selon sa proportion de surface terrière. . . . .	114
B.27	Densité de larves de hanneton selon la proportion de surface terrière en pin sylvestre et le recouvrement par la strate arbustive basse. . . . .	114
B.28	Densité de larves de hanneton selon présence ou non du pin sylvestre et selon son niveau de surface terrière et le recouvrement par la strate arbustive basse. . . . .	115
B.29	Recouvrement de la strate arbustive basse en fonction de la surface terrière relevée au sein de la placette de rayon = 10 mètres. . . . .	116
B.30	Relation entre la densité de tiges dominantes (nb/ha) et la surface terrière (m <sup>2</sup> /ha) mesurée au sein de la placette de rayon 10 mètres. . . . .	117
B.31	Relation entre la densité de tiges dominantes et le diamètre quadratique moyen. . . . .	118
B.32	Relation entre la densité de larves de hanneton et la note DEPERIS de la tige la plus grosse sur la placette de 10 mètres de rayon. . . . .	118
B.33	Schématisation des coefficients du modèle de régression de Poisson. . . . .	120
B.34	Schématisation des coefficients du modèle de régression de quasi-Poisson. . . . .	122
B.35	Schématisation des coefficients du modèle binomial-négatif. . . . .	123
B.36	Schématisation des coefficients du modèle linéaire mixte généralisé. . . . .	125
B.37	Densité moyenne de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive basse. . . . .	126
B.38	Boxplot de la densité de larves L3 pour les deux catégories de recouvrement de la strate arbustive basse. . . . .	127
B.39	Densité de larves de hanneton dans le sol selon la présence ou non du pin sylvestre et le recouvrement par une strate arbustive basse. . . . .	130

TABLE DES FIGURES

B.40	Recouvrement de la strate arbustive basse en fonction de la surface terrière relevée au sein de la placette de rayon = 10 mètres. . . . .	130
B.41	Proportion des classes de recouvrement par la strate arbustive basse selon qu'il y a présence ou non de pin sylvestre. . . . .	131
B.42	Dénombrement des placettes présentant du pin sylvestre ou non et pour les deux classes de présence, les classes de recouvrement par la strate arbustive basse. . . . .	131
B.43	Proportion de placettes présentant de la fougère aigle selon qu'il y a présence ou non de pin sylvestre. . . . .	131
B.44	Proportion de placettes présentant de la fougère aigle pour les seules placettes contenant du pin sylvestre. La proportion de pin sylvestre est divisée en 2 classes (inférieur et supérieur à 50%).	131
B.45	Recouvrement de la strate arbustive basse en fonction de la surface terrière relevée au sein de la placette de rayon = 10 mètres. Couleurs : espèces non-ligneuses principales; taille des points : proportion G pin sylvestre. . . . .	132
B.46	Photo de comparaison de deux systèmes racinaires de pin sylvestre. . . . .	133
B.47	Arbre de régression prédisant le nombre de larves de hanneton dans le sol selon notre table de données. . . . .	134
B.48	Relation entre la surface terrière de pin sylvestre et la surface terrière résineux. . . . .	135
B.49	Mortalité d'une tâche de semis relativement peu dense à cause de la consommation racinaire par les larves de hanneton. ©Jérémy Cours . . . . .	136
C.1	Organization of nested plots for forest environment description. . . . .	139
C.2	Location map of infested area by forest cockchafer larvae in 2014. . . . .	140
C.3	Presentation map of 2014 study results. Legend: larvae density (nb/m <sup>2</sup> ). Data : ©IGN . . . . .	140
C.4	Density curve (distribution) and histogram of basal area measured on each study plot. . . . .	141
C.5	Presentation map of 2014 study results (transparent points) and 2018 study results (stars). . . . .	142
C.6	Diagram of transect implemented in field. . . . .	143
C.7	Diagram of realization of 4 Relascope inventories (arrows tips) around each plot center. . . . .	144
C.8	Photo of 2 pits dug for larvae enumeration. Ingwiller stade forest. Ingwiller state forst (67). ©Jérémy Cours . . . . .	145
C.9	Density curve (distribution) and histogram of number of forest cockchafer larvae recorded in each study plots. . . . .	145
C.10	Number of egg-laying per day for each type of main vegetation during forest cockchafer emergence in Compiègne state forest in 2016. . . . .	147
C.11	Number of egg-laying per day for each type of main vegetation and cover by the latter during forest cockchafer emergence in Compiègne state forest in 2016. . . . .	148
C.12	Larvae (L3) density for each cover class of low shrub layer. . . . .	149
C.13	Larvae (L3) density for each cover class of low shrub layer (least square means). . . . .	149
C.14	Boxplot of larvae density for the 2 categories of cover by low shrub layer. . . . .	150
C.15	Probability curve of closure by low shrub layer (abundance-dominance classes $\geq 4$ ) in function of larvae density in soil. . . . .	151
C.16	Probability curve of presence of low shrub layer (abundance-dominance classes $> 0$ ) in function of cockchafer larvae density in soil. . . . .	151
C.17	Proportion of cover classes of low shrub layer in function of larvae density - proportionally stacked histogram. . . . .	152
C.18	Diagram of coefficients from generalized linear mixed model. . . . .	154

TABLE DES FIGURES

C.19 Larvae (L3) density for each cover class of low shrub layer. . . . .	155
C.20 Boxplot of larvae density for the 2 categories of cover by low shrub layer. . . . .	155
C.21 Larvae density in function of Scots pine presence and cover of low shrub layer. . . . .	158
C.22 Larvae density in function of Scots pine presence, proportion of Scots pine preproportion of total basal area and cover of low shrub layer (binary). . . . .	158
C.23 Cover of low shrub layer in function of basal area within 10 meters radius plot. . . . .	159
C.24 Proportion of classes of low shrub layer cover in function of Scots pine presence. . . . .	159
C.25 Count of study plots with presence or not of Scots pine and in function of cover of low shrub layer.	159
C.26 Plots proportion with presence of main non ligneous species in function of Scots pine presence.	160
C.27 Proportion of plots with presence of main non ligneous species in function of Scots pine proportion. Selection of plots with Scots pine presence (proportion > 0%). Scots pine proportion splits in 2 classes (lower or superior to 50%). . . . .	160
C.28 Cover of low shrub layer in function basal area measured in 10 meters radius plot. Colors : main non-ligneous species ; points size : proportion of Scots pine basal area. . . . .	160
C.29 Comparison photo of 2 root systems of Scots pine seedlings. . . . .	161
C.30 Regression tree predicting larvae number ("Nb L3") in soil according to our data table. . . . .	162
C.31 Link between Scots pine basal area and coniferous basal area. . . . .	163
C.32 Mortality of oppened seedling patch because of larvae consuption. ©Jérémy Cours . . . . .	164
D.1 Histogramme du nombre de larves de hanneton forestier comptabilisées dans chaque placette de la "zone principale" lors de l'étude de 2014. . . . .	167
D.2 Carte de situation de la zone infestée par les larves de hanneton forestier en 2014. . . . .	168
D.3 Carte de situation de la zone principale de présence des larves de hanneton et utilisé pour les traitements statistiques. . . . .	169
D.4 Densité moyenne de larves de hanneton selon la texture du sol. . . . .	170
D.5 Densité moyenne de larves de hanneton selon l'exposition dans laquelle se trouvait la placette d'échantillonnage. . . . .	170
D.6 Proportion de surface terrière de différentes essences selon l'exposition de la placette échantillonnée. . . . .	171
D.7 Densité moyenne de larves de hanneton selon la classe de pente (°) sur laquelle se trouvait la placette d'échantillonnage. . . . .	171
D.8 Densité moyenne de larves de hanneton selon le type de peuplement issue de la typologie Massif Vosgien. . . . .	172
D.9 Densité moyenne de larves de hanneton selon la catégorie de grosseur de bois majoritaire en surface terrière. . . . .	173
D.10 Densité moyenne de larves de hanneton selon les classes de proportion de surface terrière pour les tiges d'essence feuillus (A) et résineuses (B). . . . .	173
D.11 Densité moyenne de larves de hanneton selon les classes de proportion de surface terrière des essences principale du massif des Vosges du Nord. . . . .	174
D.12 Mortalité de semis totale sur la placette de rayon 5 mètres selon qu'il y ait présence ou absence de larve de hanneton au sein de la fosse. . . . .	175
D.13 Densité moyenne de larves de hanneton selon qu'il y ait de la mortalité de semis sur la placette de rayon 5 mètres. . . . .	175
D.14 Schématisation des coefficients du modèle logistique pour l'étude de 2014. . . . .	176

D.15	Courbe de probabilité de la présence de larves de hanneton selon le nombre de perches présentes dans la placette de rayon 15 mètres autour de la fosse. . . . .	177
D.16	Schématisation des coefficients du modèle linéaire généralisé quasi-poisson pour l'étude de 2014.	178
D.17	Densité moyenne de larves de hanneton selon la texture du sol. . . . .	179
D.18	Densité moyenne de larves de hanneton selon le type de peuplement issue de la typologie Massif Vosgien. . . . .	180
D.19	Proportion d'essence(s) majoritaire(s) pour chaque famille de peuplement. . . . .	181
D.20	Densité moyenne de larves de hanneton selon la catégorie de grosseur de bois majoritaire en surface terrière. . . . .	181
D.21	Proportion d'essence(s) majoritaire(s) pour chaque catégorie de grosseur de bois dominante autour de la fosse. . . . .	182
D.22	Densité moyenne de larves de hanneton selon l'essence majoritaire ou les essences majoritaires du peuplement environnant la fosse. . . . .	182
D.23	Proportion de placettes pour différentes variables selon l'essence ou les essences majoritaire(s).	183
D.24	Hanneton forestier adulte perché en haut d'une branche de chêne. . . . .	184
E.1	Larve de hanneton forestier au stade L1 juste après éclosion (on peut observer la membrane de l'oeuf juste à côté de l'oeuf. À droite : oeuf non éclot. . . . .	189
E.2	Carte de répartition du hanneton commun (hachures horizontales) et du hanneton forestier (hachures verticales). . . . .	191
E.3	Carte de signalement des deux espèces de hanneton (vert = hanneton forestier, orange = hanneton commun) en France par les correspondants-observateurs du DSF, de 2007 à 2017. . . . .	191
E.4	Photo d'une élytre fossilisée appartenant à l'espèce <i>Melolontha solitaria</i> . Auteur : Museum National de Prague (République Tchèque). . . . .	192
E.5	Page 98 du livre "Leçons de chose" (Orioux et Everaere, 1954), traitant ici du hanneton. . . . .	195
E.6	Page 99 du livre "Leçons de chose" (Orioux et Everaere, 1954), traitant ici du hanneton. . . . .	196
F.1	Cumul des températures moyennes journalières sur la commune de Lemberg (57), présente à 6 km au nord de la commune de Wimmenau (67). . . . .	198
F.2	Ecart aux normales des températures minimales et maximales pour la station météorologique de Strasbourg-Entzheim. . . . .	199
F.3	Photos prises au moment du vol crépusculaire en date du 13 mai 2019. . . . .	200
F.4	Consommation des deux essences forestières feuillues communes sur le massif des Vosges du Nord : le chêne et le hêtre. . . . .	201
F.5	Hêtre commun dont le haut du houppier a été entièrement consommé par les hannetons forestiers.	202
F.6	Déjections de mammifères composées d'élytres et de corps de hanneton adultes. . . . .	203
F.7	Déjections de mammifères composées d'élytres et de corps de hanneton adultes. . . . .	203
F.8	Reste de la partie ventrale de l'abdomen de 2 hannetons forestiers. . . . .	204
F.9	Cadavre d'un hanneton dont il ne reste que la face ventrale de l'abdomen et les élytres. . . . .	204
F.10	Hanneton femelle accroché à un arbre présentant un trou au niveau de la face dorsale de l'abdomen.	205



---

---

## APPENDIX A

---

STUDY OF FOREST COCKCHAFFER  
(*MELOLONTHA HIPPOCASTANI*) GENERAL  
HABITAT IN FORESTS OF NORTHERN  
VOSGES MOUNTAIN.

## **A.1 Introduction**

### **A.1.1 Forest national office (ONF) presentation**

Forest national office (ONF) is a public institution which has as legal mission to manage public forest (it gathers State and territorial collectivities (as municipalities)). Its creation follows 1963 Pisani law. This one divided the water and forest Administration into three agencies: CRPF for private forest (75% of France forest area), ONEMA for managing and policing water and ONF in 1964 for forest public management.

Metropolitan french public forest (**MFPPF**) is constituted by state forest (1 300 forests on an area of 1.7 million hectares - 9% of MFPPF) which are French State properties and territorial collectivity forests (15 600 forests on an area of 2.9 million hectares - 17% of MFPPF). It represents 4.6 million hectares of forest to manage.

### **A.1.2 Problem**

After three studies implemented in 2014, 2018 (cf. appendix C) and 2019 in forests of Northern Vosges mountains, it seems appropriate to realise an overview. This overview could lead us towards a better comprehension of ecology of forest cockchafer (*Melolontha hippocastani* Fabr.). This cockchafer species has a forest habitat contrary to its cousin specie: common cockchafer (*Melolontha melolontha* L.) which lives in meadow environments. Also, biological cycle of forest cockchafer is longer than common cockchafer of 1 year (4 development years for forest cockchafer and 3 years for common cockchafer). These 4 years are divided in 3 stages: larvae, pupae and adult. Furthermore, these 4 years are dominated by 3 years of larval stage. This stage is only underground: for these 4 years, larva eats plant roots (rhizophagous diet). This root consumption leads to reduction of plant capacity to resist at water stress and more broadly to itself supply water. In case of larvae forest cockchafer outbreaks, little trees die first because their root systems are less developed than adult trees. For almost 10 last years, outbreaks are observed in several forests of northern France. The public forest area impacted by these outbreaks is about 60 000 hectares. These outbreaks destroy the possibility to regenerate the forest. Forward, they weaken adult trees which can not respond to stress (as water stress). Henceforth, it appeared important to study forest cockchafer ecology to potentially better understand mechanisms of these outbreak stages. Forward, this better ecology understanding could lead us to implement actions (as silvicultural actions) which could lead to endemic situation.

## A.2 Materials and methods

### A.2.1 Preamble and study objectives

It is described here the protocol of 2019 study, pursuing a better understanding of egg-laying place choice operate by forest cockchafer female. This study occurs in parallel of adult emergence from soil in 2019 spring. This study follows 2 previous studies, one realised in 2014 and another one in 2018. For more information in English about 2018 study, seeing appendix C. Here, contrary 2014 and 2018 studies, we do not assess number of 3<sup>rd</sup> instar larva but number of egg-laying and eggs. So, we are just studying the choice of egg-laying place by forest cockchafer female (and we delete larvae survival).

In the beginning, objectives of this study were to check validity of 2018 study's results. These 2018 study's results are integrating within a selection on forest stand where we found more larvae in 2014 study <sup>1</sup>. In 2018 study, 2 main results were identified:

**1<sup>st</sup> observation:** less L3 <sup>2</sup> larvae in forest environments characterized by a great cover of low shrub layer (high between 0.3 and 2 meters ; cover  $\geq$  50%) ;

**2<sup>nd</sup> observation:** decrease of larvae number according to rise of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) proportion.

At the beginning of 2019 study implementation, 2 other questions were added: bond between egg-laying and presence-abundance of oaks (of which leaves appeared being the favourite food of adult forest cockchafers [98] [99] [101]) ; bond between egg-laying number and openness of forest stand canopy (element already studied by Niemczyk et al. (2017) [62]). They are 4 factors that we will analysed in the present memoir.

In this memoir, we are going to analysed 4 hypothesis (which come from the 4 factors):

**1<sup>st</sup> hypothesis:** less egg-laying number within forest environment where low shrub layer (high between 0.3 and 2 meters) is very abundant (cover  $\geq$  50%) ;

**2<sup>nd</sup> hypothesis:** decrease of egg-laying number according to rise of Scots pine proportion and more broadly, coniferous proportion ;

**3<sup>rd</sup> hypothesis:** rise of egg-laying number according to rise of canopy openness ;

**4<sup>th</sup> hypothesis:** rise of egg-laying number according to presence-abundance of oaks (*Quercus robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl. et *Q. rubra* L.).

Overall, we aimed a better understanding of mechanisms guiding forest cockchafer female in their choice of egg-laying place. According to read literature, this approach of egg-laying and egg count just after adult emergence fly period is totally original.

### A.2.2 Study context

Our study territory and where a forest cockchafer outbreak is described for about a decade, is forest county "sandstone Low-Vosges" or Norther Vosges mountains. The territory is constituted of 75% of forests, principally composed by coniferous and broadleaf-coniferous mix.

Climate type is continental characterized by elevated contrasts between season: long and rigorous winter ;

---

1. It is adult forest stands (with trees determined by diameter bigger than 50cm), composed by the mix broadleaf-coniferous with a broadleaf majority.

2. Third instar larva.

summers that can be short, very hot and stormy. In sandstone Low-Vosges, precipitation is weaker than the rest of Vosges mountains: average cumulative rainfall is about 920 mm/year (while it is 1300 mm/year in the rest of Vosges mountain). However, it remains relatively well distributed all along the year.

In Northern Vosges mountains, Scots pine is in majority position (mainly in south slopes) and often in mix with oak species in mix forest stand. Common beech (*Fagus sylvatica* L.) is present almost everywhere in more or less big proportion.

Concerning geology, Vosgian pink sandstone, characteristic of Northern Vosges, gives siliceous soils with low clay concentration and so chemically poor.

### A.2.3 Choice of plot locations

The choice of plot locations on field followed a stratified logic: the objective was covering the different gradients of studied factors. For example, for factor "proportion of coniferous basal area", objective was to count as many plots with 0 and 1. Despite this search of gradient, field reality often catch up us because (in the example of proportion of coniferous basal area) forest stands are mainly broadleaf-coniferous mix. Hence, it can exist imbalances in gradient of each variable (cf. Fig.A.1).

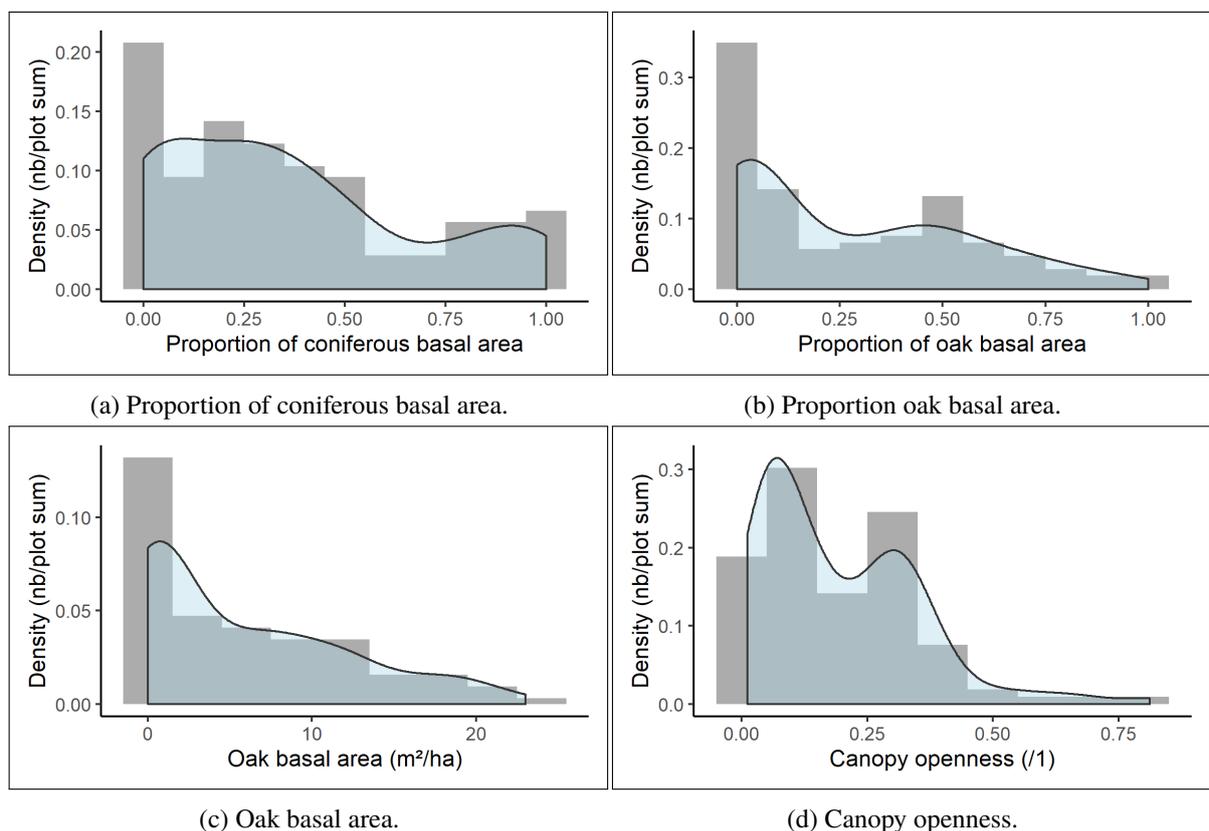


Figure A.1 – Density curve (distribution) and histogram of several variables from 2019 study.

Moreover, the objective was to install plots everywhere within area of forest cockchafer outbreak in Northern Vosges mountains. We aimed to cover the largest area as possible so as to our potential results have relatively general nature. In parallel, we stayed in presence area of forest cockchafer according to 2014 study map. Within this framework, studied area extends over several forests for a total of 106 measure plots.

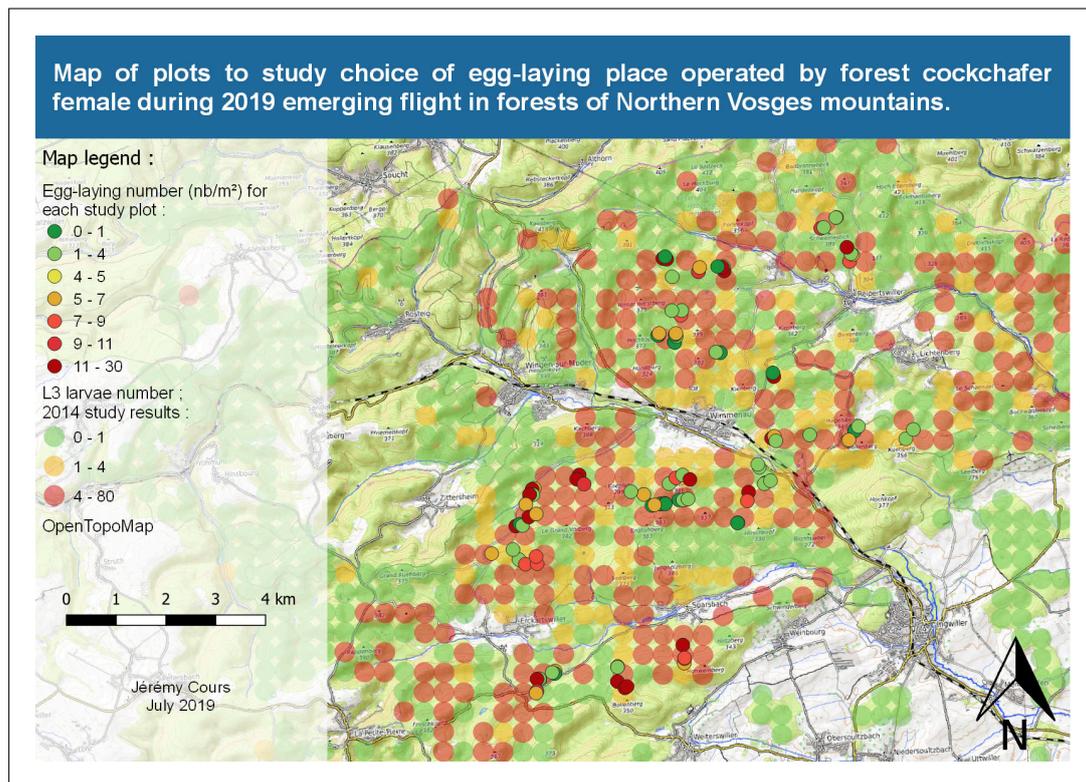


Figure A.2 – Map of plots to study choice of egg-laying place operated by forest cockchafer female during 2019 emerging flight in forests of Northern Vosges mountains. Transparent points: 2014 study results (cf. appendix D).

Furthermore, within a same place, several plots were implemented in order to several measured variables. Schematically, relatively close each other, a plot was installed in relatively open environment, another in closed environment and then another in thicket.

#### A.2.4 Measured variables and analytical resources

During protocol implementation, several variables were measured on field:

- 1<sup>st</sup> variable:** relascope angle measurement of basal area total and for each specie. Measure took in the centre of each plot. For this, factor 1 was used ;
- 2<sup>nd</sup> variable:** hemispherical photo (180°) was took at the centre of each plot, at 1 meter high, to characterised the canopy openness. A lens kit was used with a hemispherical lens adaptable on smartphone thanks a clamp. Smartphone used was an iPhone 6S from 2015. Photos took were analysed thanks Gap Light Analyzer software. This last one allows analysed canopy openness thanks an algorithm which uses threshold to transform colour photos into black and white photos. Black pixels are canopy and white are sky. Software finally realized ratio between white pixels and every photo pixels [87] ;
- 3<sup>rd</sup> variable:** furthermore, it was noticed if plot was characterized by high cover (cover  $\geq$  75% on 3 meters radius) of low shrub layer (high of 0.3 to 2 meters). In this case, specie composition and mean high of shrubs were noticed ;
- 4<sup>th</sup> variable:** general information was noticed → forest name, parcel number, geographic coordinates. Iphigénie mobile app was used with the same iPhone 6S for geographic coordinates ;
- 5<sup>th</sup> variable:** egg-laying and egg number was notices. Egg-laying were easily viewed because eggs are aggregated. For this, 2 cubic pits (50×50×40 cm) were excavated. Distance of each pit from the plot centre was

between 1 to 4 meters. This length was moving to allow us to avoid herbaceous layer or compacted soil. Egg-laying and egg number is transformed to provide a density ( $\text{nb}/\text{m}^2$ ).

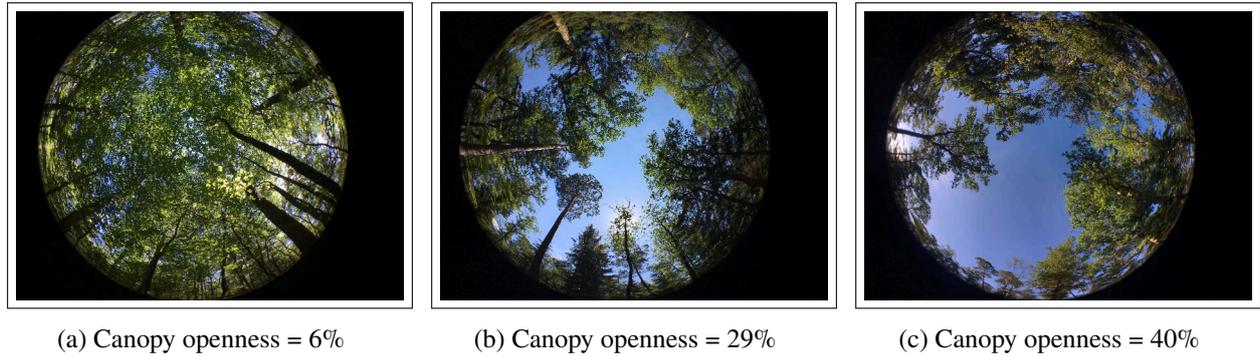


Figure A.3 – Example of hemispherical photos and percentage of canopy openness according to Gap Light Analyzer software.

Furthermore, some covariates were willingly fixed to thresholds. It allows limit their impact in final results:

- We looked for adult forest stands (middle diameter class (between 27.5 cm and 47.5 cm) and big diameter class ( $\geq 47.5$  cm)) ; despite this, 3 plots were implemented in oak young stand. The objective was to also verify number of egg-laying in this kind of stand with oak. For information, in 2014 study, we found less larvae L3 number within young stands (cf. appendix D) ;
- Plots were implemented on horizontal fields or with gentle slop ( $< 10\%$ ).

### A.2.5 Distribution of interest variable (egg-laying number) and consequences on analysis

Before every analysis, we must observe the distribution of studied variable: egg-laying number of forest cockchafer per  $\text{m}^2$  (cf. Fig.A.4).

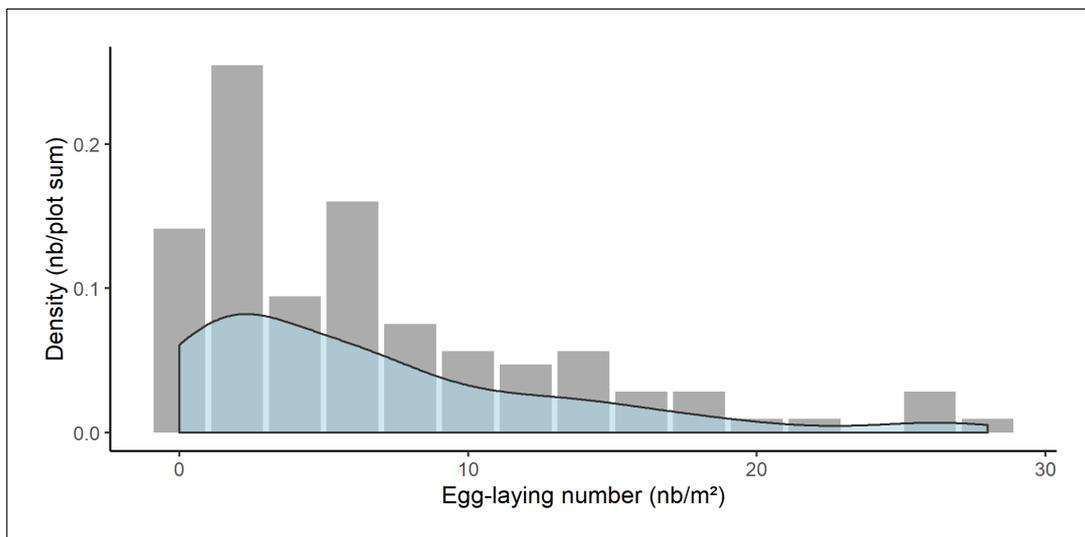


Figure A.4 – Density curve (distribution) and histogram of egg-laying number of forest cockchafer ( $\text{nb}/\text{m}^2$ ) in each study plot.

The distribution of our studied variable is asymmetric in direction of weaker values. This asymmetry was demonstrated through Shapiro-Wilk test on our interest variable ([74] ;  $p < 0.001$  with assumption  $H_0$  the distribution follows a normal distribution). Furthermore, it is counting data, it means that our variable is a

discrete quantitative variable (it is not continuous: we can't have "half-grubs") and it cannot be negative. These two characteristics lead us to abandon linear model for the benefit of generalized linear model with Poisson family [61] (Poisson distribution of our interest variable). This kind of model is particularly well adapted to y counting variables [4].

According to Poisson law, probability to observe a y value is worth [26] [95]:

$$P(Y = y) = \frac{e^{-\mu} \mu^y}{y!} \quad y = 0, 1, 2, \dots \quad (\text{A.1})$$

Where  $\mu$  is the mean of distribution and also its variance (the equality between mean and variance of distribution is one characteristic of Poisson law  $E(Y) = Var(Y) = \mu$ ).

The link-function of Poisson regression is usually a log function:  $f(y) = \log(y)$ ; thus, it is un log-linear model [95].

$$\log(E(y)) = \alpha + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_i x_i \quad (\text{A.2})$$

Which can be rewrite:

$$E(y) = e^{\alpha + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_i x_i} \quad (\text{A.3})$$

Where  $E(y)$  is the expected value of y variable;  $\alpha$  is the intercept (or constant term);  $\beta_i$  is coefficient associated to i<sup>e</sup> explanatory variable  $x_i$ .

Statistical analyses were realised thanks R software [72].

Concerning the analysis of egg-laying number per m<sup>2</sup>, nous previously precised that one characteristic of Poisson law is equality between mean ( $\mu$ ) and variance ( $Var(Y)$ ) of distribution. In the case of egg-laying number distribution, mean (without thicket plots) is 7.5 egg-laying/m<sup>2</sup> while variance is 43.7, it means  $5.83 \times$  superior than mean. So, it is strongly possible that our data is overdispersed: standard deviation risks to be under-estimated and so, non-important variables risk to be selected in model [53].

To adapt model to this overdispersion of our data, we will use in our analysis the quasi-Poisson family. The "quasi" statistical families take in count the overdispersion of data.

## A.3 Results

### A.3.1 Preamble

In the following sections, we present presence and abundance models of forest cockchafer egg-laying in soil. In preamble, you must know that variables are standardised at normal distribution with mean = 0 and standard deviation = 1 (cf. Equation A.4).

$$x = \frac{X - \mu}{\sigma} \quad (\text{A.4})$$

Where  $x$  is standardized value,  $X$  is value after transformation,  $\mu$  is mean of variable distribution and  $\sigma$  is the standard-deviation of variable distribution.

### A.3.2 Binomial model of presence/absence of forest cockchafer egg-laying in soil

Binomial model allows to model a binary variable (2 modalities), in our case: presence or absence of cockchafer egg-laying. According to our data, 2 variables appeared as being "significant" (cf. Tab.A.1):

- Thicket presence ;
- Basal area of coniferous.

According to Faraway (2016), determination coefficient  $R^2$  (which, in linear model, is "proportion of explained variance" by model), could be approached by using null and residual deviance from model [26]:

$$R^2 = 1 - \frac{D_{residual}}{D_{null}} \quad (\text{A.5})$$

With  $D$  = deviance. Deviance is a kind of generalisation of variance concept.

In the case of our model, determination coefficient is equal to 40.3%.

Variables	Coefficients	Standard error	p.value
Intercept	3.885	0.577	< 0.001 ***
Thicket presence: Yes	- 4.626	0.954	< 0.001 ***
Coniferous basal area	- 0.72	0.35	< 0.05 *

Table A.1 – Significant variables of binomial model to predict presence/absence of forest cockchafer egg-laying. Explanatory power of model (pseudo –  $R^2$ ) = 40.3% (null deviance: 86.43 ; residual deviance: 51.62).

### A.3.3 Model of abundance of forest cockchafer egg-laying in soil

To model egg-laying density of forest cockchafer in soil, we implemented a Poisson regression thanks "glm" function from "stat" library in R software [73] [26].

For this model, canopy openness seems important to explain egg-laying number. However, it is not informed for plot characterised by dense thicket cover because of this cover. So, we delete these plots which, in any case, determine very well the egg-laying presence/absence in binomial model.

Furthermore, in our Poisson regression, residual deviance stays high in comparison of liberty degrees (residual deviance = 302.38 for 86 liberty degrees). It's a first clue of overdispersion of our Poisson regression.

In Poisson regression, default dispersion parameter ( $\phi$ ) is 1. This constraint does not allow to take overdispersion into account [53] [15] [69]. Overdispersion occurs when observed variance is higher than predicted variance because variance is equal to a constant constraint by this kind of model [53].

This constraint dispersion is related to Poisson law: variance  $var(\mu)$  is equal to mean  $\mu$ . On the contrary, in our data, variance of egg-laying number distribution is 5.8 times bigger than mean of egg-laying number.

We can assess if a model is over or subdispersed thanks Dean test [21]. In the case of our Poisson regression model, it is highly significant ( $p < 2.2e-16$ ) and on superior values which assess an overdispersion.

Thus, we have to use a kind of model which take overdispersion into account: we will use a "quasi-family", a "quasi-Poisson" regression model.

By implementation of a quasi-Poisson regression model, we notice several significant variables (cf. Tab.A.2):

- logarithm of canopy openness ;
- oaks basal area ;
- interaction between oaks basal area and proportion of coniferous basal area ;
- to know: because interaction describe well egg-laying number, we must keep "non-significant" variable "proportion of coniferous basal area".

Variables	Coefficients	Standard error	p.value Anova II
Intercept	3.885	0.088	
ln(Canopy openness)	0.351	0.84	< 0.001 ***
Oaks basal area	0.453	0.093	< 0.01 **
Proportion of coniferous basal area	0.129	0.099	> 0.05
Interaction between oaks basal area and proportion of coniferous basal area	0.332	0.097	< 0.001 ***

Table A.2 – Significant variables of quasi-Poisson regression model to predict egg-laying number. Explanatory power of model ( $pseudoR^2$ ) = 37.3% (null deviance: 492.2 ; residual deviance: 308.4).

By using the equation of determination coefficient  $R^2$  with equation ??, we obtain 37.3%. In the frame of ecological data, characterized by high dispersion, this model result is relatively accurate.

## A.4 Discussion

### A.4.1 Knowledge report

Before go further in analysis, we before looked to make a knowledge report since 2014 study. For this, we divided forest space into 4 subsets: (i) soil ; (ii) herbaceous and shrub layers ; (iii) forest stand ; (iv) canopy. Then, we list elements which have positive (green), neutral (blue) or red (negative) impact on forest cockchafer abundance according to its point of view (green is positive for its development ; cf. Fig.A.5).

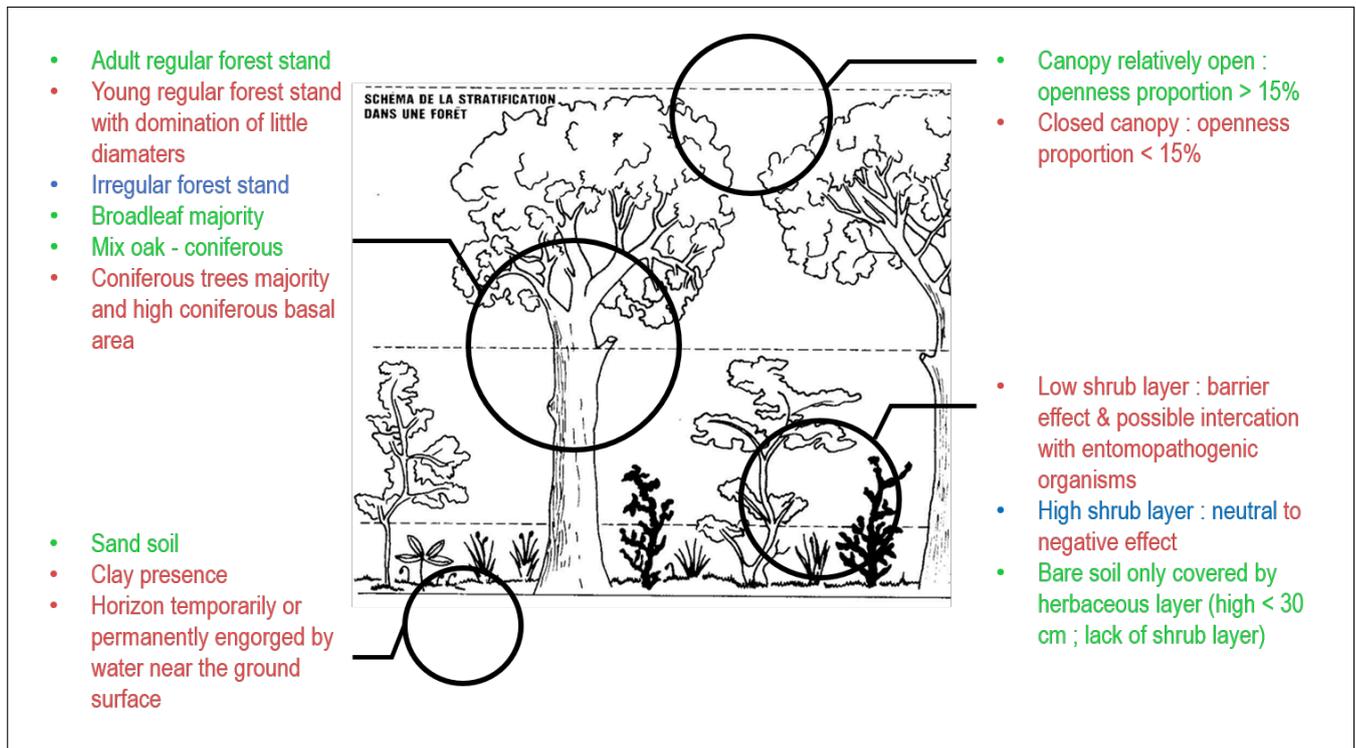


Figure A.5 – After 3 studies and according to literature review, knowledge report concerning preferences of forest cockchafer concerning its forest habitat. Graphic legend: light green ■ = positive effects for forest cockchafer ; blue ■ = neutral effects for forest cockchafer ; light red ■ = negative effects for forest cockchafer.

### A.4.2 General model of choice of egg-laying place operated by forest cockchafer female

After 5 years of study and observation, and a complete literature review in French and in English, we noticed trends summarized above. To discuss them, we divide our discussion in function of the several layers met within forest stand: (i) understorey which integrate herbaceous and shrub layers ; (ii) forest stand which integrate from dominated to dominant trees.

#### Forest understorey study

In accordance with high, forest understorey has different effects. However, it appears an important element negatively affecting forest cockchafer populations: low shrub layer. It appears as being negatively correlated with L3 larva number in soil at 2018 study. More low shrub cover is important, less is the L3 larva number in soil (cf. Fig.A.6 et section B).

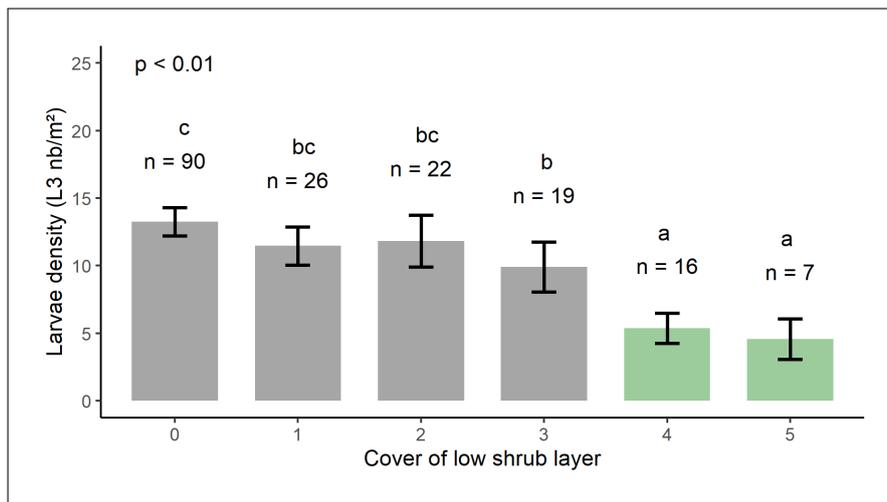


Figure A.6 – Larvae (L3) density for each cover class of low shrub layer. Histogram shows means of egg-laying number per day and error bars show standard errors. Colours allow to make the difference between open (grey) and close (green) cover. 2018 study result.

To assess this result, we looked to validate it thanks 2014 study results. We observe a light effect of pole tree number (diameter between 7.5 and 17.5 cm) on L3 larva number. In 2014, it was less larva when pole trees were numerous (cf. Fig.A.7 et section D).

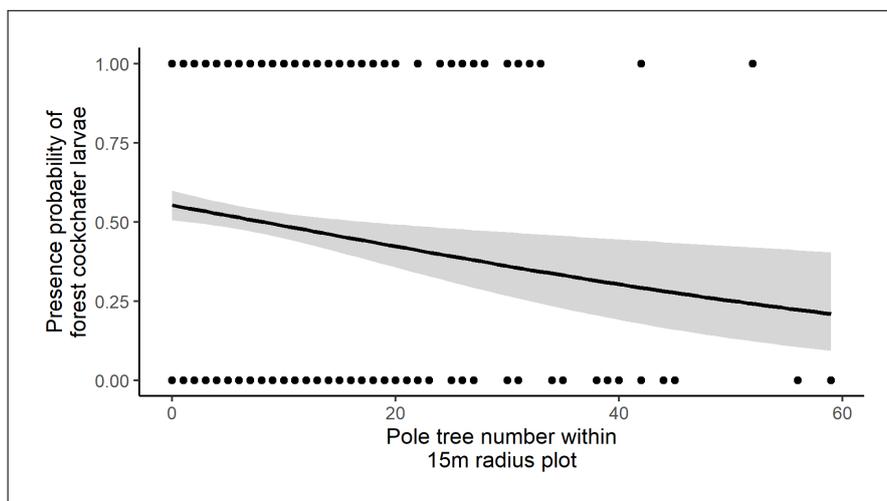


Figure A.7 – Probability curve of forest cockchafer presence according to pole tree number within 15m radius plot. 2014 study result. Curve adjusted thanks logistic regression. Grey area around curve is 95% confidence interval.

These results complete result from literature review: in 2017, Niemczyk et al. studied links between environmental factors and L2 larva density in soil. They highlighted a less larva number within thicket forest stage. So, hypothesis was that thicket create special microclimatic conditions (mainly wetter conditions) great for some entomopathogenic organisms as *Beauveria* fungus genus [28] and so lead to great mortality in larva population [62].

Another hypothesis was proposed at 2014 emergence flight in Northern-Vosges mountains in 2014, by Joseph Meyer. He observed that female looked for open environment to lay eggs, without too dense vegetation [56]. This avoidance hypothesis of too dense environment was consolidated during an experiment implemented in Compiègne-Laigue state forest by Stéphane Brault. This experiment led to count egg-laying number by counting number of burying cockchafer females within different kinds of forest stands. It appeared less egg-laying number

within broadleaf thicket stage C.

By observation of forest cockchafer flight, we can describe it as being heavy and imprecise. So, we propose the hypothesis that dense shrub layer constitute a barrier avoided by forest cockchafer females.

2019 study consolidate this hypothesis: after emergence flight and female egg-laying flight, we found less egg-laying number within very dense low shrub layer (cf. Fig.A.8). So, if it certainly exists interaction between barrier effect and mortality by entomopathogenic pathogens, barrier effect seems have temporal ascendant.

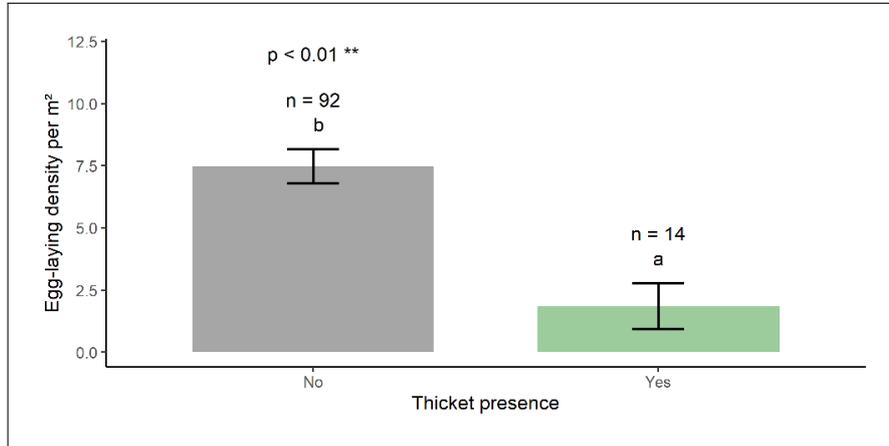


Figure A.8 – Average egg-laying density in function of thicket (very dense low shrub layer) presence/absence. Error bars show standard error.

## Forest stand study

### Composition and structure of forest stand

In 2014, it appears that larva number was higher:

- when proportion of broadleaf species is close to 1 ;
- when forest stand is regular and characterised by big diameter dominance ( $\geq 47.5$  cm).

Moreover, when we observe the L3 larva density according to the main species of forest of Norther Vosges mountains, there is more larva number when oak proportion is high and when common beech and Scots pine proportions are intermediary (cf. Fig.A.9).

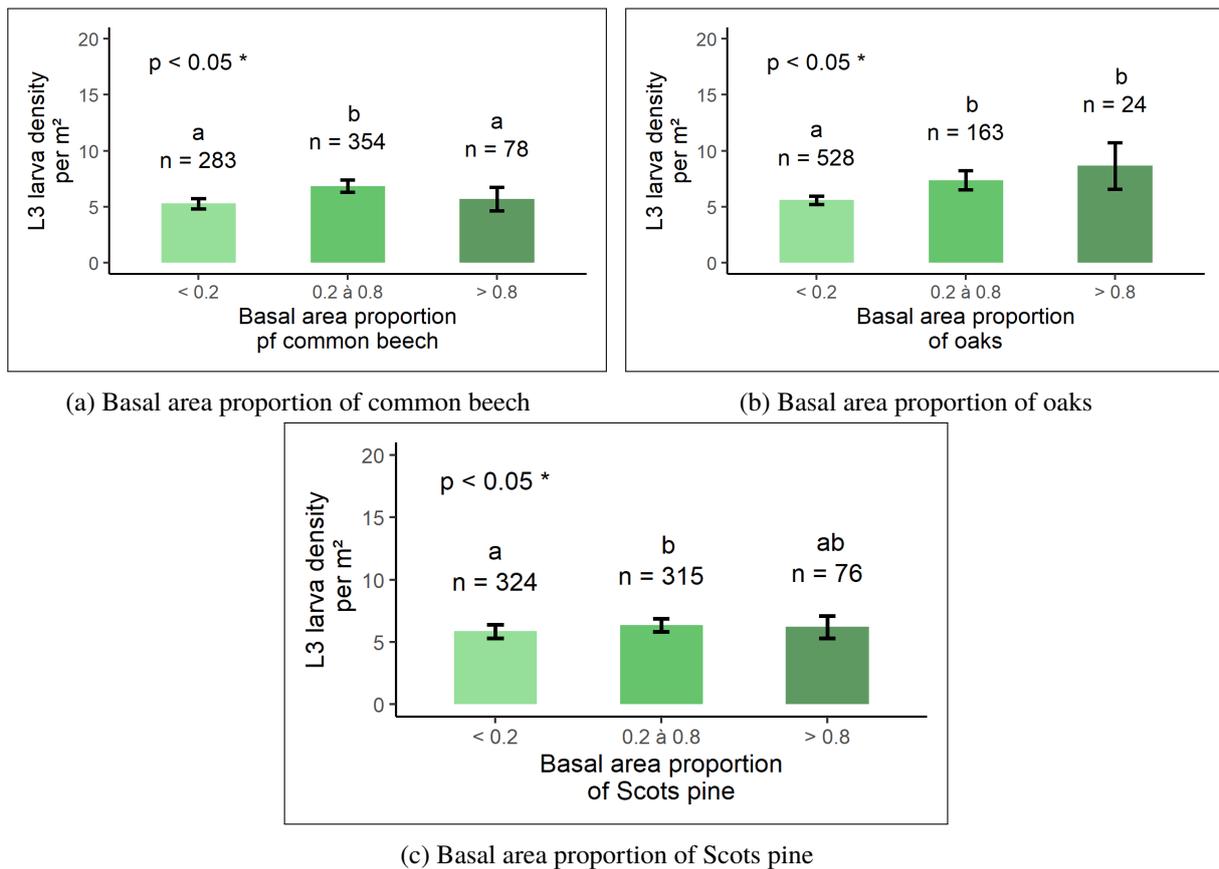


Figure A.9 – Average density of forest cockchafer L3 larvae for each proportion categories of main Northern Vosges species. = common beech (A), oaks (B), Scots pine (C). Error bars show standard errors. "n" represents sample number for each category. 2014 study results.

Concerning these results, the main hypothesis is about adult insect feeding. According to Woreta and Sukovata works [99] [101], adult forest cockchafers have a clear-cut preference for oaks (*Quercus petraea*, *Q. robur* et *Q. rubra*). Common beech is a secondary palatable specie. These species allow the best development, survival and fecundity of adult forest cockchafers. Rather, adult forest cockchafers do not eat on coniferous species (or very few on inflorescences or young needles). In the hypothesis that egg-laying is not done too far than feeding areas, larvae number is higher in these feeding areas.

Thus, in the same way in 2018 study, L3 larva density appeared less numerous according to rise of Scots pine proportion in total basal area. The more the Scots pine is present and the fewer the forest cockchafer larvae. However, relation is linear only for plots where Scots pine is present. When it is absent, there is less numerous forest cockchafer larvae. So, in 2018, L3 larvae number was fewer when there is absent or high proportion of Scots pine and thus, higher larvae number when proportion was intermediary. In 2018, the explanation for this kind of paradox was that when Scots pine is absent, basal area is also lower and so, cover of low shrub layer is higher. Thus, when Scots pine is absent, there is higher cover of low shrub layer and less larvae number. But it appears that it is potentially not the only one explanation. An hypothesis<sup>3</sup> is about the better attractivity of mix stands (broadleaf - coniferous) for forest cockchafer populations. Thus, forest stands composed by an intermediate proportion ( $\geq 50\%$ ) of Scots pine (and more broadly, coniferous trees) are more infested ; hypothesis in accordance with 2018 study results (cf. Fig.A.10 - median of L3 larva number higher for category "< 50%" according to multiple comparison test of Kruskal-Wallis and median simple comparisons of Wilcoxon).

3. Besides already proposed thanks 2014 results.

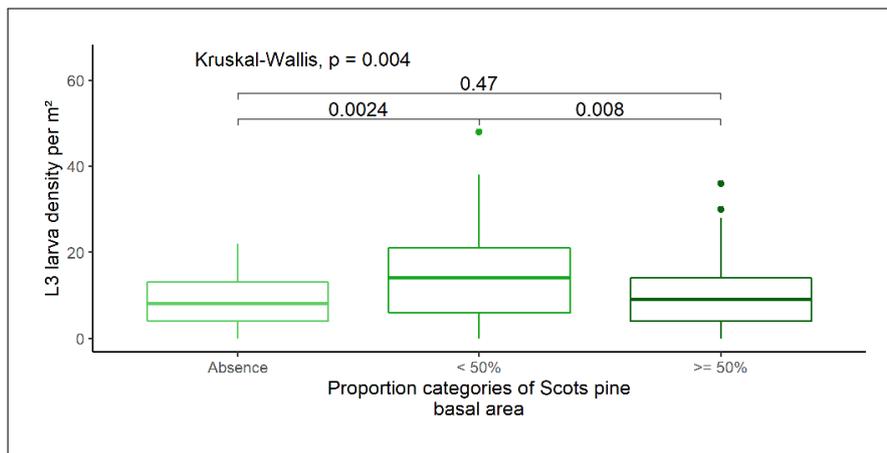


Figure A.10 – L3 larva density (median) according to different categories of Scots pine proportion according to total basal area. 2018 study result.

In 2019, a similar trend is observed with less sample number: in absence of coniferous trees, egg-laying number is lower ( $p = 0.05$ ); same way when basal area proportion of coniferous trees exceed 50% ( $p < 0.01$ ) (cf. Fig.A.11).

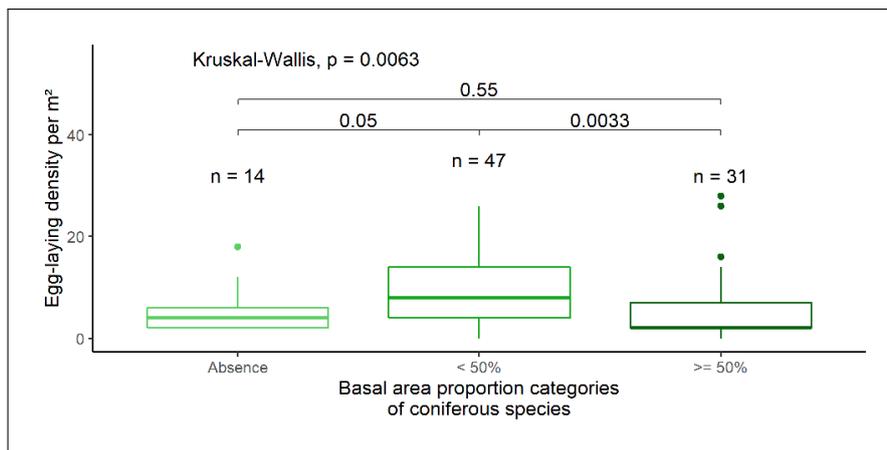


Figure A.11 – Differences in forest cockchafer egg-laying according to categories of Scots pine proportion according to total basal area. "n =" show sample number for each category.

However, we notice a noticeable difference between these results and results presented by Niemczyk et al. (2017) highlighting a lower L2 larva density in Scots pine presence within 5.65 meters radius plot [62]. Our 2018 result is contradictory with Niemczyk's result: L3 larva density is higher in presence of Scots pine;  $p < 0.05$  Wilcoxon test. In 2019, presence/absence of coniferous trees does not show differences ( $p = 0.98$  Wilcoxon test). We may explain these result differences by dissimilarity between our forest stands and Polish forest stands in the several study. Furthermore, the differences could come from the differences in development stage (L2 in Niemczyk et al., L3 in our 2014 and 2018 studies and egg in our 2019 study). Despite this, 2014, 2018 and now 2019 results could suggest a great attractivity of mixed forest stands (mainly broadleaf - coniferous) for forest cockchafer. It stays to know why.

This attractivity of mixed forest stand is showed through significance of interaction factor between oaks basal area and coniferous basal area which is positively correlated with egg-laying density. Thus, egg-laying number is higher when we observe a mix between oak and coniferous species (cf. Fig.A.12).

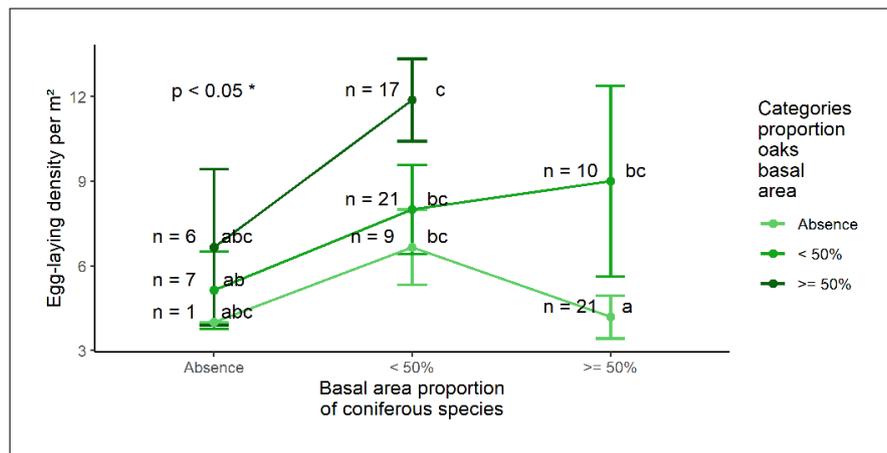


Figure A.12 – Interaction between categories of proportion of coniferous and oaks basal areas. Points show egg-laying mean according to qualitative variables. "n =" show sample number in each category.

Moreover, in 2019 study, it appears an element seen in 2014: positive correlation between egg-laying number (L3 larvae in 2014) and oaks basal area (basal area proportion of oaks in 2014 ; cf. Fig.A.9b). Thus, in 2019, egg-laying density is higher according to rise of oak basal area ; more higher when oaks are mixed with coniferous trees. The main hypothesis is the greater attractivity of these oaks for adult feeding: adult forest cockchafers congregate in these trees thanks alcohols emitted by leaves ate by females [76]. Then, in the hypothesis that females lay close to these feeding areas, they lay more frequently close these trees. The other significant factor explaining egg-laying number in soil is Canopy openness. It could be proposed that displacement of compounds emitted by leaves is helped by canopy openness.

### Canopy openness

One of main result of 2019 study is the higher egg-laying number when canopy is relatively opened (more than 15% of canopy openness ; cf. Fig.A.13).

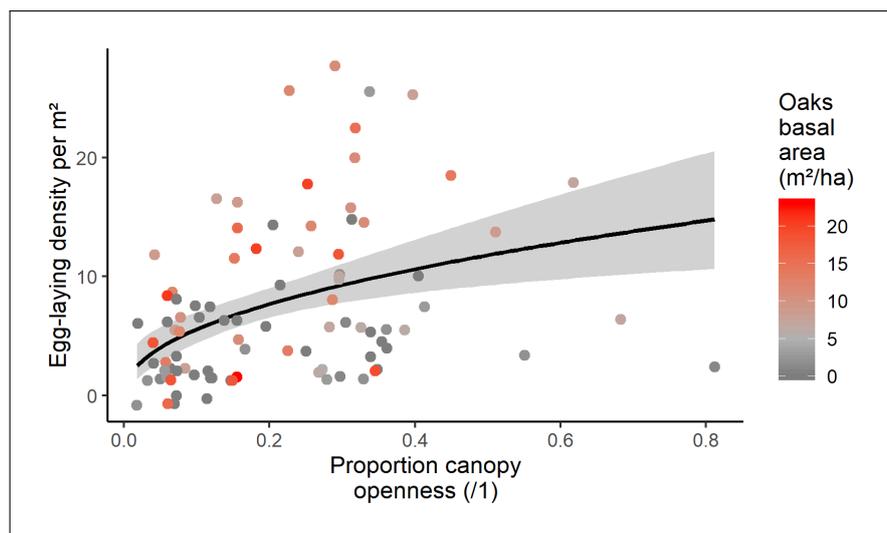


Figure A.13 – Relation between egg-laying density, canopy openness and oak basal area.

Canopy openness directly define light quantity which get forest soil and forester acts directly on this component by cutting trees. He cuts trees to give more light quantity for remaining trees. Arrived to regeneration stage, if forester choose natural regeneration (by using seed from trees remained in parcel) he will gradually

cuts remaining trees to provide best growth environment for seedlings.

In the same way, in an objective of wood quality enhancement and better forest stand resilience to storms and climate change, it decided to implement a "more dynamic silviculture" for 15 last years [49]. This forestry boost is translated in forest management by wood stock reduction to reduce water competition. This more dynamic silviculture leads to more opened forests. Thus, according to our result, it is possible that this silviculture boost leads to make forests more favourable to forest cockchafer.

In parallel, this more dynamic silviculture was accompanied by severe forest stand openness in Northern Vosges when Lothar storm passage in 1999 winter. Likewise, it is possible that Lothar storm created more favourable environment for demographic evolution of forest cockchafer.

In 2017, Niemczyk et al. already showed a greater L2 larva density in relatively opened environments: maximal larva average was associated to canopy openness scale from 21 to 35 %. At contrary, le lowest mean value of L2 larva number was observed to openness scale from 0 to 10 % [62]. Furthermore, this study highlights a higher L2 larva density close to ecotone (transition ecosystem between forest and meadow), which could show the attractivity for cockchafer to more opened environment [62]. However, contrariwise, Švestka and Drapela study (2009) exposes higher larva density within the most shaded forest stands [92]. The hypothesis developed by Švestka and Drapela is that egg-laying place could be led by air temperature during female flight. According to this hypothesis, if temperatures are high, forest cockchafer females prefer shaded places ; contrariwise, if temperatures are low, they prefer sunny places. We previously show this, 2019 emergence flight was characterised by low temperature period.

However, the 2 studies which use hemispherical photos lead to the almost same results: higher larva (in our study: egg-laying) under opened forests.

In summary, according to 2019 study, we have highlighted a bond between the choice of egg-laying place and canopy openness. To forest managers, we must determine significant parameters which describe canopy openness. For this, canopy openness being measure in proportion of total openness (openness = 100%), with values present between 0 and 1, we use kind of logistic regression: beta regression. In probability theory, beta law is a continuous law defined in [0,1] interval. In R software, we use "betareg" library [102] with as link function: loglog function.

Variables	Coefficients	Standard error	p.value	Wald test
Intercept	- 0.437	0.038	< 0.001	***
Total basal area (m <sup>2</sup> /ha)	- 0.237	0.036	< 0.001	***
Basal area of common beech	- 0.167	0.036	< 0.001	***
$\phi$ coefficient	10.681	1.557	< 0.001	***

Table A.3 – Significant variables from beta model explaining canopy openness. Link function: loglog. The variables are standardised at normal distribution with mean = 0 and standard deviation = 1. Model pseudo  $R^2$  = 42.6%.

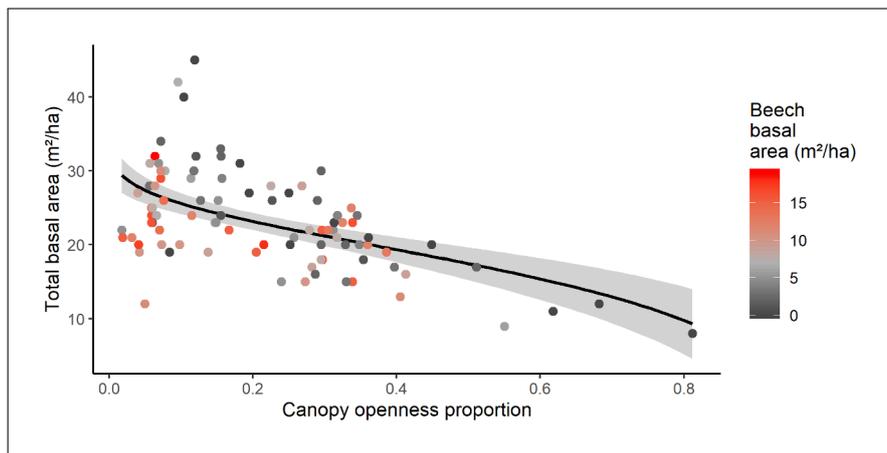


Figure A.14 – Relation between canopy openness, total basal area and common beech basal area.

According to our data, canopy openness is well described by total basal area and common beech basal area. The more these two variables are high, the more is the closure of canopy (cf. Tab.A.3 et Fig.A.14).

### Assessment for the forest manager

As previously defined, it appears 2 kinds of forest stands which are less vulnerable to forest cockchafer infestation:

- Forest stand determined by relatively closed canopy and so a high wood stock and beech understorey.
- On the contrary, relatively opened forest stands determined by dense cover of low shrub layer. In this case, problematic of consumption by game (ungulates) must be manage accordingly.

## A.5 Conclusion

After a bibliographical review and 3 studies realized in forests of Northern Vosges mountains, we tried to determine a general model of choice of egg-laying place by female forest cockchafer (*Melolontha hippocastani* Fabr.). It appears more and more certain that low shrub cover (cover  $\geq 50\%$ ) has a barrier effect against female adults. In this particular case, it is asking game effect on this part of forest ecosystem. For example, we know after Arc-en-Barrois experience, developed by Vincent Boulanger in his PhD thesis [10] that excessive pressure of ungulates has as effect, the disappearance of low shrub layer for the benefit of herbaceous layer.

Furthermore, canopy openness and so, light assessing to forest soil, and forest stand composition seem have a relatively important effect on choice of egg-laying place. We know that following 1999 storm and with the evolution of forestry practices, forests of Northern Vosges mountains are losing wood stock. Thus, forests trend to be more open. Moreover, presence and abundance of oaks is a trophic source research by adult forest cockchafer. In mix with coniferous trees, oak stands seem to be the most favourable for choice of egg-laying place. It is possible that alcohols emitted by oak leaves during adult feeding are better transmitted. Also, these alcohols are perhaps better transmitted when canopy is relatively open.

Another important element concerning canopy openness and this research of open environments by female cockchafer is light insight in forest. We know that common cockchafer (*Melolontha melolontha* L.) is sensitive to particular wavelength of 520 nm in the green part of visible spectrum [38]. It means that adult common cockchafer fly in the direction of this particular colour when it sees it.

---

---

## ANNEXE B

---

ETUDE DE L'HABITAT DU HANNETON  
FORESTIER (*MELOLONTHA*  
*HIPPOCASTANI*). ETUDE RÉALISÉE DANS  
LES FORÊTS DU MASSIF DES VOSGES DU  
NORD EN 2018

## B.1 Introduction

Les hannetons (du genre *Melolontha*) sont des coléoptères d'assez grande taille, appartenant à la famille des scarabéidés [59]. Ils sont connus depuis bien longtemps comme ravageurs en agriculture et en forêt [59]. Nous retrouvons ainsi la contribution d'auteurs différents au 19<sup>e</sup> siècle concernant la biologie du hanneton [37] ou encore ses mœurs, ses dégâts et les moyens de lutte [71].

Au sein des forêts, l'écosystème qui nous intéresse ici, deux espèces sont principalement mises en cause dans certains dégâts :

- Le hanneton forestier (*Melolontha hippocastani* Fabr.)
- Le hanneton commun (*Melolontha melolontha* L. autrefois appelé *Melolontha vulgaris* [71])

Le hanneton comme l'ensemble des coléoptères est un insecte à métamorphose complète, c'est à dire que sa vie est ponctuée par trois phases de développement : l'état larvaire, le stade nymphal, et l'état adulte (imago). Pour l'espèce nous intéressant en premier chef dans cette étude (le hanneton forestier), si le stade imago ne dure pas plus d'une année dont seulement 1 mois hors de terre, le stade larvaire est beaucoup plus long en s'étendant sur 3 années. Le stade larvaire est sous-terrain et le régime alimentaire des larves est majoritairement composé des racines des végétaux. C'est ce trait de vie qui nous amène à nous intéresser au hanneton forestier dans le cadre de cette étude : par cette consommation racinaire, les larves réduisent à néant les efforts de régénération des parcelles forestières et affaiblissent les arbres adultes. Sur la jeune régénération (cf. Fig.B.1), c'est parfois l'ensemble du système racinaire qui est consommé [90], ne restant le plus souvent que la racine pivot d'un diamètre trop grand pour être entièrement consommée.



FIGURE B.1 – Mortalité d'une tâche de semis relativement peu dense à cause de la consommation racinaire par les larves de hanneton. ©Jérémy Cours

Un élément rendant difficile le contrôle des populations est le caractère polyphage de l'espèce et ce, à la fois aux stades larvaire et adulte. Ainsi, nous pouvons retrouver la larves consommer les racines de chêne (*Quercus* spp.), de hêtre commun (*Fagus sylvatica*) ou même de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Cette consommation racinaire a pour effet une baisse de croissance des plantes : elle induit une absorption de l'eau réduite se traduisant par une réduction du taux de photosynthèse [45]. L'arbre se retrouve en stress hydrique et n'assure plus son métabolisme secondaire au profit du métabolisme primaire (métabolisme indispensable à la survie de

la plante en assurant sa croissance et son développement) [12]. Cette impossibilité d'assurer leur métabolisme secondaire signifie que les plantes perdent leurs moyens de lutte contre l'herbivorie. Les épisodes de défoliation par les hannetons, au moment de leur émergence tous les 4 ans, ont eux aussi un impact fort sur la croissance des arbres [8].

Les dégâts de hanneton sont reportés dans un grand nombre de pays Européen : Pologne [97], République Tchèque [91], Allemagne [94] ou encore en Russie [7].

En France, nous vivons depuis une décennie environ une phase épidémique au sein de différents massifs forestier Picard (Compiègne-Laigue, Chantilly), Francilien (Fontainebleau) et Vosgien (Vosges du Nord). Au sein de ces massifs, le hanneton forestier cause d'importants dégâts dans les régénérations et affaiblissent les arbres adultes. Aujourd'hui, en France, selon la dernière estimation, c'est environ 58 000 ha qui sont impactés par des pullulations de hanneton forestier, soit 4% de la surface de sylviculture en forêt domaniale.

Malgré ces constats de dégâts généralisés et plusieurs études sur le sujet [92] [90] [62], nous avons encore aujourd'hui peu d'éléments de compréhension de la répartition spatiale des larves de hanneton en forêt ainsi que des éléments de détermination du lieu de ponte par la femelle imago.

C'est dans ce cadre que s'inscrit cette étude : elle cherche à mieux comprendre les caractéristiques des peuplements forestiers liés à un nombre plus ou moins important de larves dans le sol. L'objectif à terme serait de modifier le peuplement par la sylviculture afin de rendre ce dernier moins vulnérable (ou attractif) au hanneton forestier. Comment la sylviculture, par une meilleure connaissance de l'écologie de l'espèce, pourrait-elle abaisser le risque de dégâts causés par le hanneton forestier ?

## B.2 Matériels et méthodes

### B.2.1 Préambule

Le premier objectif du protocole mis en œuvre est de pouvoir caractériser l'abondance de larves de hanneton forestier (dans notre cas au stade L3) dans le sol selon différentes variables écologiques. Dans cette recherche des variables déterminantes quant à l'abondance des larves dans le sol en un point donné, nous avons cherché à décrire aussi finement que possible l'environnement direct du centre de la placette. Pour cela, nous avons stratifié l'espace vertical en plusieurs dimensions déterminées par différentes strates de végétation, ces mêmes strates de végétation étant décrites dans des placettes circulaires emboîtées de tailles différentes (cf. Fig.B.2) :

**Strate herbacée** : caractérisée sur une placette de 1 mètre de rayon, il s'agit de toute la végétation présente entre 0 et 30 cm de haut ;

**Strate arbustive** : caractérisée sur une placette de 4 mètres de rayon, cette classe est divisée en deux parties : la strate arbustive basse présente entre 0,30 et 2 mètres de haut puis la strate arbustive haute présente entre 2 et 7 mètres de haut ;

**Peuplement local** : caractérisée sur une placette de 10 mètres de rayon, cette classe représente toute végétation de plus de 7 mètres de haut.

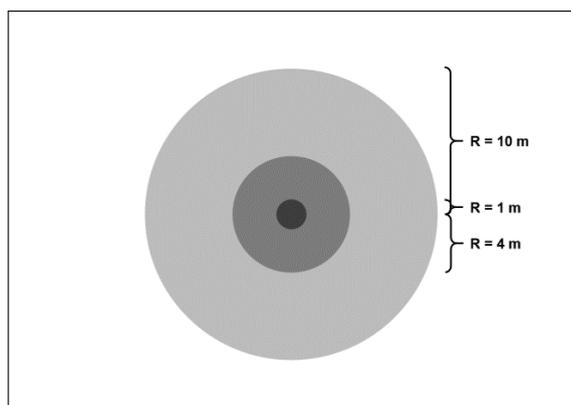


FIGURE B.2 – Organisation des placettes concentriques de description du milieu.

À l'origine, cette étude est la poursuite de l'étude coordonnée en 2014 par Nageleisen et al. en forêt domaniale d'Ingwiller (67) et qui s'est conclue par la rédaction d'un article [60] dans la Revue forestière française (RFF) en 2015. Cette étude a consisté en la réalisation de 1100 points d'échantillonnage sur les forêts domaniales d'Ingwiller et alentours dont 967 ont servis à une analyse statistique des facteurs favorables aux larves de hanneton. Il en ressortait la significativité de différentes variables dendrométriques telle qu'une relation positive entre le nombre de larves dans le sol et la surface terrière feuillue ainsi que le fait que le nombre de larves était plus élevé dans les contextes de peuplements mélangés et mûrs (cf. Annexe D). L'hypothèse principale résultant de cette première étude est la présence d'un nombre plus élevé de larves pour une surface terrière comprise entre 15 et 25 m<sup>2</sup>/ha.

Pour information, l'ensemble des traitements statistiques présentés au sein de ce document ont été effectués sur le logiciel R [72].

### B.2.2 Choix des parcelles et mise en place des placettes

#### Choix des parcelles

Tout d'abord, les parcelles sélectionnées devaient être infestées par des larves de hanneton. Pour cela, nous

nous sommes appuyés sur la carte de présence de larves dans le sol issue de l'étude de 2014 [60] (cf. Fig.B.3 et Fig.B.4). Par ailleurs, nous nous sommes appuyés sur les observations des collègues ONF de terrain.

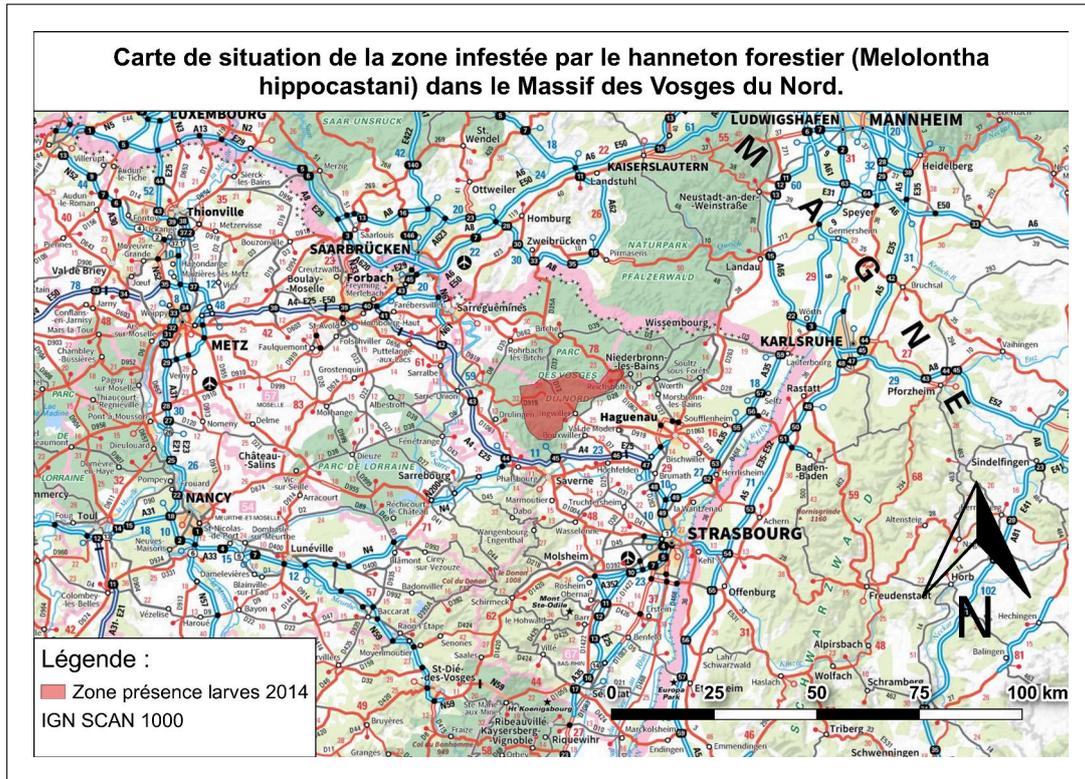


FIGURE B.3 – Carte de situation de la zone infestée par les larves de hanneton forestier en 2014. C'est potentiellement 21 000 ha qui sont infestés par des larves de hanneton.

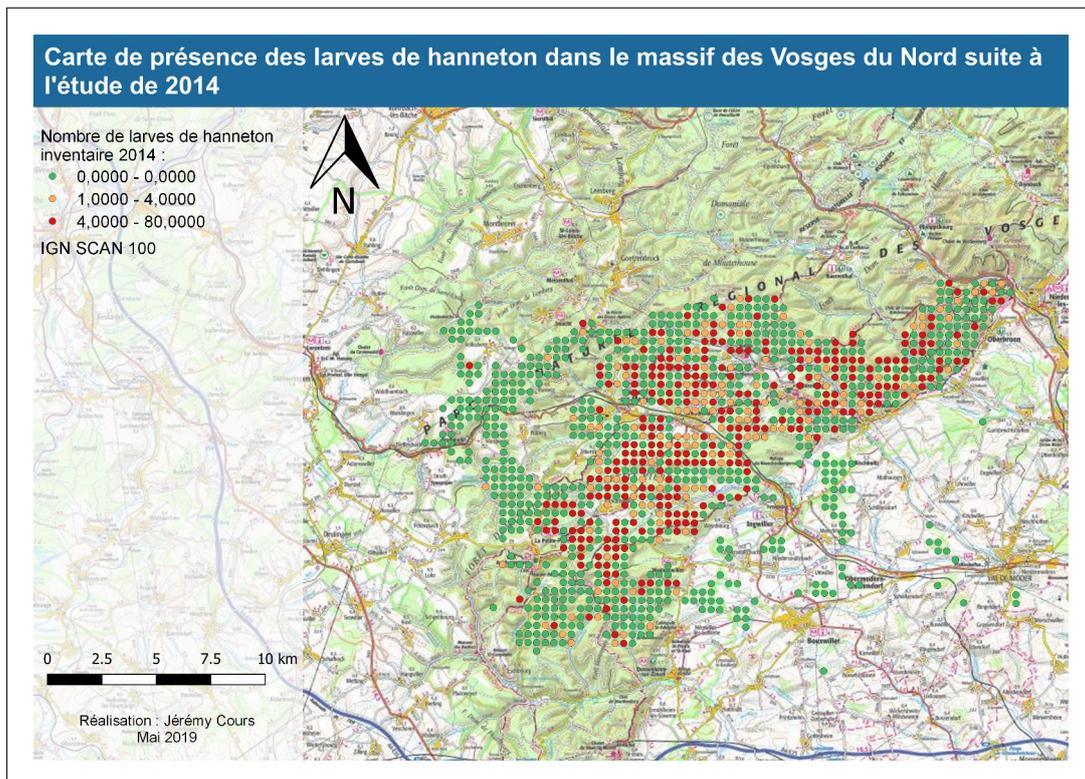


FIGURE B.4 – Carte de présentation des résultats de l'étude de 2014. Légende : nombre de larves par m<sup>2</sup>.

Dans l'objectif de répétition de nos échantillonnages, nous avons décidé de sélectionner 9 parcelles au sein desquelles nous avons installé 20 placettes de mesure. Afin d'étirer notre gradient de surface terrière, notre variable d'intérêt pour cette étude, nous avons sélectionné 3 parcelles dont les peuplements étaient jugés fermés, 3 parcelles avec des peuplements jugés ouverts et enfin 3 parcelles avec des peuplements jugés à ouverture dite « intermédiaire ». De plus, les parcelles sélectionnées ne devaient pas avoir eu d'interventions sylvicoles depuis le dernier vol des hannetons adultes en mai 2015.

Par ailleurs, nous avons recherché des parcelles présentes sur des profils topographiques relativement similaires, c'est-à-dire en zones planes. L'objectif ici étant de réduire le potentiel effet d'autres facteurs. En outre, nous recherchions le type de peuplement le plus infesté par les larves de hanneton selon les données de l'étude de 2014, c'est à dire un peuplement mûr (dominance de gros-bois) et composé d'un mélange chêne - hêtre - pin sylvestre (cf. Annexe D) ; mélange relativement commun au sein des peuplements forestiers des Vosges du Nord (cf. Table B.1).

Forêt	Parcelle	G moyen	% G résineux	% G feuillus
FD Ingwiller	100	31 ± 7	52%	48%
FD Ingwiller	106	26 ± 6	5%	95%
FD Ingwiller	117 A	34 ± 7	76%	24%
FD Ingwiller	117 B	27 ± 10	67%	33%
FD Ingwiller	141	31 ± 8	46%	54%
FD Ingwiller	155	20 ± 8	13%	87%
FD Ingwiller	201	36 ± 11	73%	27%
FD Ingwiller	203	24 ± 9	45%	55%
FD La Petite Pierre Sud	13	22 ± 11	38%	62%

TABLE B.1 – Caractéristiques des parcelles utilisées dans le cadre de l'étude. Signification abréviation : G = surface terrière.

Nous pouvons remarquer que de manière générale, la stratégie de sélection de peuplements plus ou moins ouverts a été bonne car nous retrouvons un bon gradient de surface terrière sur l'ensemble des placettes réalisées (cf. Fig.B.5).

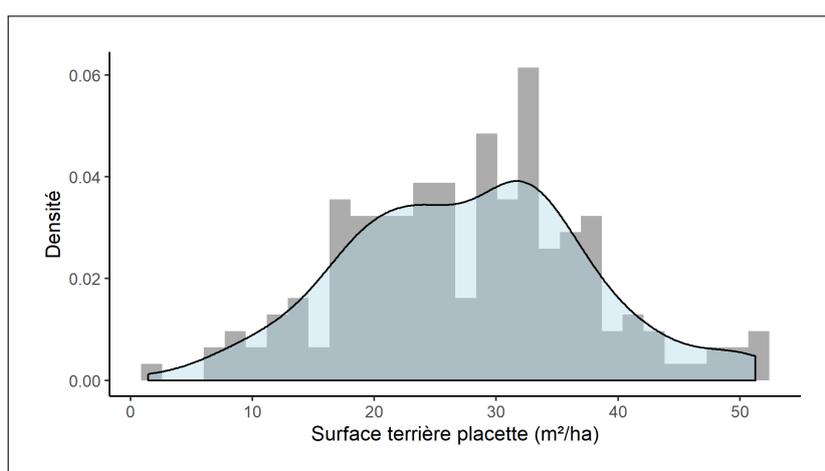


FIGURE B.5 – Courbe de densité (distribution) et histogramme avec valeurs de densité de la surface terrière relevée sur chaque placette de l'étude.

De ce fait, nous avons sélectionné plusieurs parcelles sur l'ensemble de la zone déjà infestée par le hanneton en 2014, se trouvant tout autour de la commune de Wimmenau (67). Nous notons par ailleurs les chiffres généralement élevés du nombre de larves trouvées en 2018, en moyenne par m<sup>2</sup> et pour chaque parcelle (cf.

Fig.B.6).

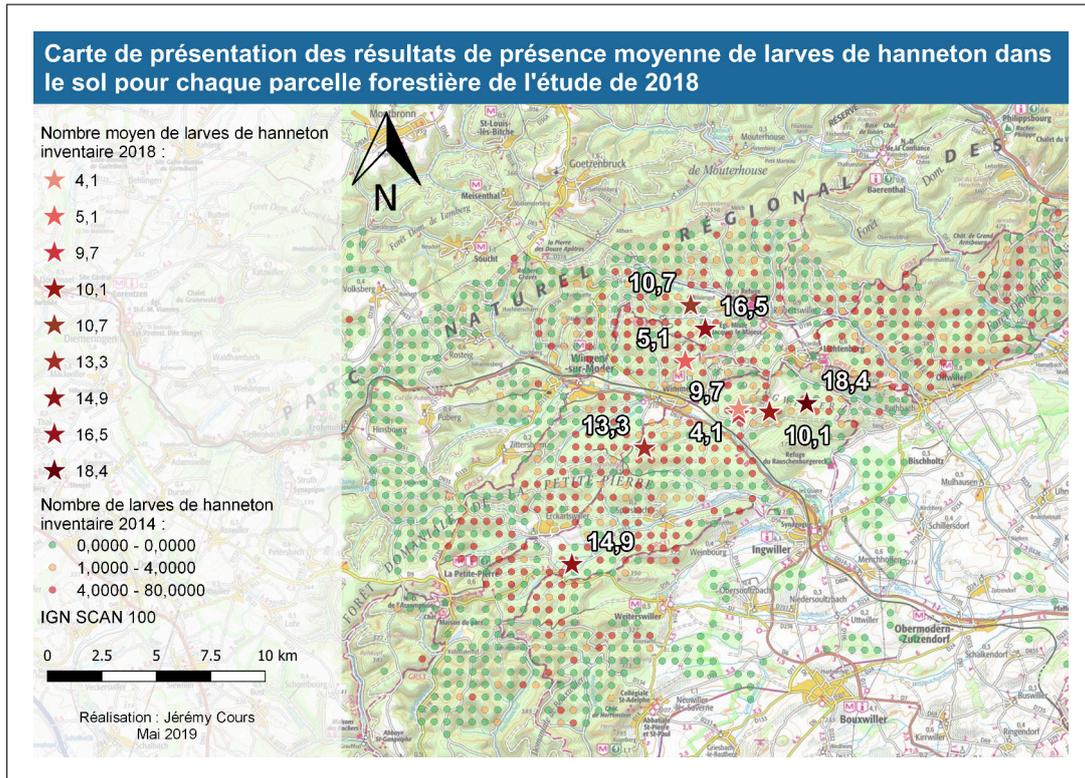


FIGURE B.6 – Carte de présentation des résultats de l'étude de 2014 (points en transparences) et de 2018 (étoiles). Les chiffres représentent la moyenne du nombre de larves L3 comptabilisées/m<sup>2</sup> pour chaque parcelle. Nous remarquons que nous avons cherché à rester au sein de la zone infestée.

Enfin, et il s'agit d'un point capital, nous avons recherché des peuplements relativement similaires. L'étude de 2014 nous a appris que la densité de larves était plus importante dans les peuplements mûrs présentant un certain mélange des essences majoritaires dans le massif : le pin sylvestre, le hêtre commun et le chêne (toutes essences).

### Mise en place des placettes : cheminement et plan d'échantillonnage

À l'intérieur de chaque parcelle sélectionnée, nous avons mis en place des transects en U (aller - retour) avec un espacement de 40 mètres entre chaque point (placettes circulaires emboîtées). Le nombre de point total à installer était de 20 : 10 placettes à l'aller puis 10 placettes au retour (cf. Fig.B.7). Le choix de 20 placettes par parcelle a été un choix empirique : nous cherchions un niveau relativement bon de description du gradient en surface terrière sans toutefois que le protocole soit trop lourd à mettre en œuvre. Après la phase de prise de donnée terrain, nous pouvons annoncer une erreur relative (Equation B.1) pour la surface terrière de seulement 4,5% et pour le nombre de larves de hanneton de 10% sur l'ensemble des 9 parcelles.

$$Er = Student_{0,05;n} \times \frac{CV}{\sqrt{n-1}} \quad (B.1)$$

Où Er = erreur relative ; Student = coefficient *t* de Student ; CV = coefficient de variation ; n = nombre d'échantillons.

Notre objectif était de pouvoir mettre en œuvre un système à la fois statistiquement valable et adaptable à chaque cas de figure rencontré sur le terrain (e.g. zone pentue à éviter). Nous avons ainsi installé 180 placettes

de description.

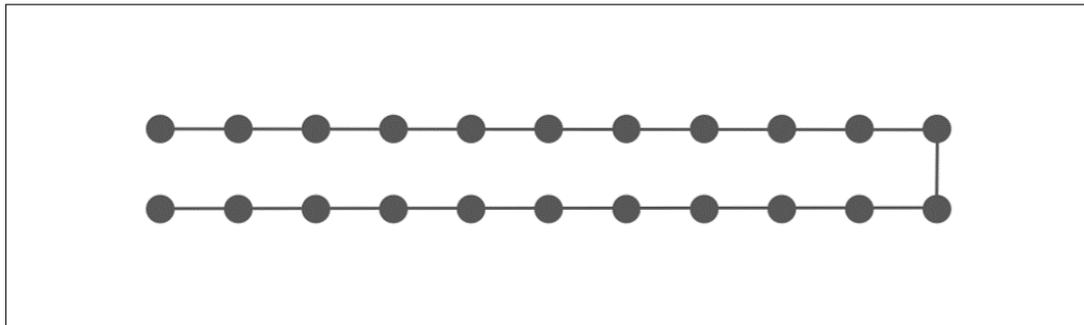


FIGURE B.7 – Schéma du transect mis en œuvre sur le terrain. Ce dernier s'apparente à un échantillonnage systématique mais il est plus facilement adaptable aux situations sur le terrain. La distance entre chaque point est de 40 mètres.

### B.2.3 Relevé des données

Nous l'avons précisé avant, pour caractériser l'environnement forestier autour du centre de la placette (où les fosses sont creusées), nous avons compartimenté l'espace vertical selon différentes strates végétales. Chacune de ces strates a été décrite sur des placettes circulaires de rayons différents : 1 mètre, 4 mètres et 10 mètres (cf. section B).

Pour les deux strates herbacée et arbustive, le recouvrement a été décrit selon la méthode d'abondance-dominance de Braun-Blanquet [54]. Cette méthode fournit une donnée semi-quantitative ou qualitative ordinale selon différentes classes **d'abondance-dominance** :

- 0** : absence de la strate décrite sur la surface étudiée ;
- 1** : recouvrement de 1 à 10% de la surface étudiée ;
- 2** : recouvrement de 11 à 25% de la surface étudiée ;
- 3** : recouvrement de 26 à 50% de la surface étudiée ;
- 4** : recouvrement de 51 à 75% de la surface étudiée ;
- 5** : recouvrement de 76 à 100% de la surface étudiée ;

Enfin, dans l'hypothèse de voir cette variable subir un important effet opérateur, elle n'a été mesurée que par une seule personne sur l'ensemble des placettes.

#### Strate herbacée

La strate herbacée est définie comme étant les végétaux présents entre 0 et 30cm de haut. Les mesures s'échelonnent selon un ordre logique :

1. Mesure du recouvrement par la méthode d'abondance-dominance pour la strate muscinale et la strate herbacée ;
2. Mesure de la proportion d'occupation de chaque espèce. Ces proportions nous permettront ensuite de déterminer la diversité spécifique à travers le calcul de l'indice de Shannon [52] pour chaque placette ;
3. Si présence de semis : précision de l'état sanitaire de chaque espèce ligneuse ;
4. Mesure de la hauteur moyenne des espèces non-ligneuses et des espèces ligneuses au décimètre près.

### Strate arbustive

La strate arbustive est divisée en deux classes : la strate arbustive basse entre 0,30 et 2 mètres de haut et la strate arbustive haute entre 2 et 7 mètres de haut [5]. Les variables relevées ci-dessous le sont pour les deux strates de façon séparées. Les mesures s'échelonnent selon un ordre logique :

1. Mesure du recouvrement par la méthode d'abondance-dominance ;
2. Mesure de la proportion d'occupation de chaque espèce ;
3. Précision de l'état sanitaire de chaque espèce ligneuse.

### Strate arborescente

En premier lieu, un simple diagnostic dendrométrique a été réalisé. Ainsi, sur la placette de 10 mètres de rayon, la circonférence de chacune des tiges a été mesurée ; pour chaque tige, l'essence a été notée et la position sociale au sein du peuplement (dominante, dominée et sous-étage).

Par ailleurs, une mesure de la surface terrière au relascope à chaînette a été réalisée au facteur 1. Cette mesure consistait à réaliser 4 tours relascope aux extrémités des branches d'une croix dont le sens serait celui du transect et le centre, le centre de la placette (cf. Fig.B.8). Ces 4 mesures permettent de connaître l'ambiance plus générale du peuplement autour des placettes.

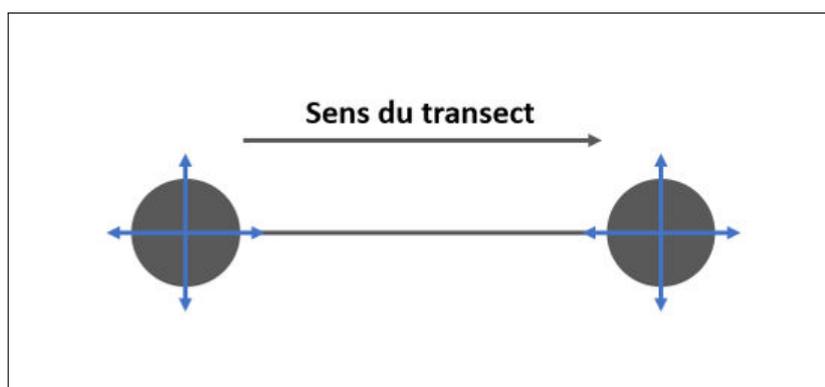


FIGURE B.8 – Schéma de réalisation des quatre tours relascope (extrémités des flèches) autour de chaque centre de placette.

En outre, la hauteur totale a été relevée sur la tige la plus grosse et la troisième plus grosse au sein du périmètre de la placette (la hauteur dominante étant par définition la hauteur des 100 plus grosses tiges [70], nous aurions dû relever nos données sur 3 tiges mais dans un souci d'allègement du protocole, nous avons décidé de mesurer les 1<sup>er</sup> et 3<sup>e</sup> tiges les plus grosses et d'en faire la moyenne ensuite). Sur ces mêmes tiges, une notation de l'état sanitaire a été réalisée grâce au protocole DEPERIS [36]. Ce protocole s'appuie sur le croisement entre la mortalité des branches et le manque de ramification/manque d'aiguille. Il peut être à la fois mis en œuvre sur des essences feuillues et résineuses. Cette mesure a elle aussi été acquise par une seule et même personne sur l'ensemble des placettes.

### Variables microclimatique et microtopographique

De surcroit, deux variables d'étude du climat et de la topographie ont été mesurées. D'abord une mesure de luminosité relative (transmittance <sup>1</sup>) a été réalisée au sol et à 1 mètre de haut, au centre de chaque placette. L'équipement utilisé mesure le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) le long d'une perche de 1 m

1. Part du flux lumineux traversant la canopée.

(SunScan, Delta-T Devices, UK). Le PAR comprend les longueurs d'onde s'étendant de 400 nm à 700 nm, utilisé par le feuillage vert des plantes lors de la photosynthèse. La transmittance est calculée comme le PAR mesuré sous couvert divisé par le PAR mesuré hors forêt ou dans une grande trouée. La transmittance varie entre 0 (aucune lumière au sol) et 1 (trouée laissant passer autant de lumière qu'en plein découvert).

D'autre part, il a été noté pour chaque placette un indice topographique selon 4 niveaux différents (1 = pertes latérales d'eau ; 2 = autant de pertes que d'apports latéraux ; 3 = apports latéraux positifs ; 5 = apports latéraux exceptionnels) [47].

### Dénombrement des larves dans le sol

Le dénombrement des larves dans le sol s'est fait au moyen de fosses creusées sur chaque placette. Il s'agissait de fosses cubiques de 50 × 50 × 50 cm. Cependant, si la roche mère était trop proche de la surface du sol, il n'était pas possible de creuser jusqu'à une profondeur de 50cm ; dans ce cas-là, la profondeur atteinte était notée en observation. Deux fosses étaient creusées sur chaque placette, à 1 mètre du centre de la placette et préférentiellement dans le sens du transect.



FIGURE B.9 – Photo de deux fosses creusées pour le dénombrement des larves. Forêt domaniale d'Ingwiller (67). ©Jérémy Cours

## B.3 Résultats

### B.3.1 Caractéristiques de la variable étudiée et conséquences

Dans un souci de clarté, nous avons décidé de suivre pour l'analyse des résultats la même logique que celle du protocole, c'est à dire une analyse en premier lieu de chaque strate de végétation. Enfin, dans un second temps, nous présenterons le(s) faciès forestier(s) les plus favorable(s) selon les données que nous avons relevées à l'abondance de larves L3 de hanneton forestier dans le sol.

Mais avant toute analyse, nous devons observer la distribution de la variable étudiée : la densité de larves de hanneton forestier au stade L3 par m<sup>2</sup>.

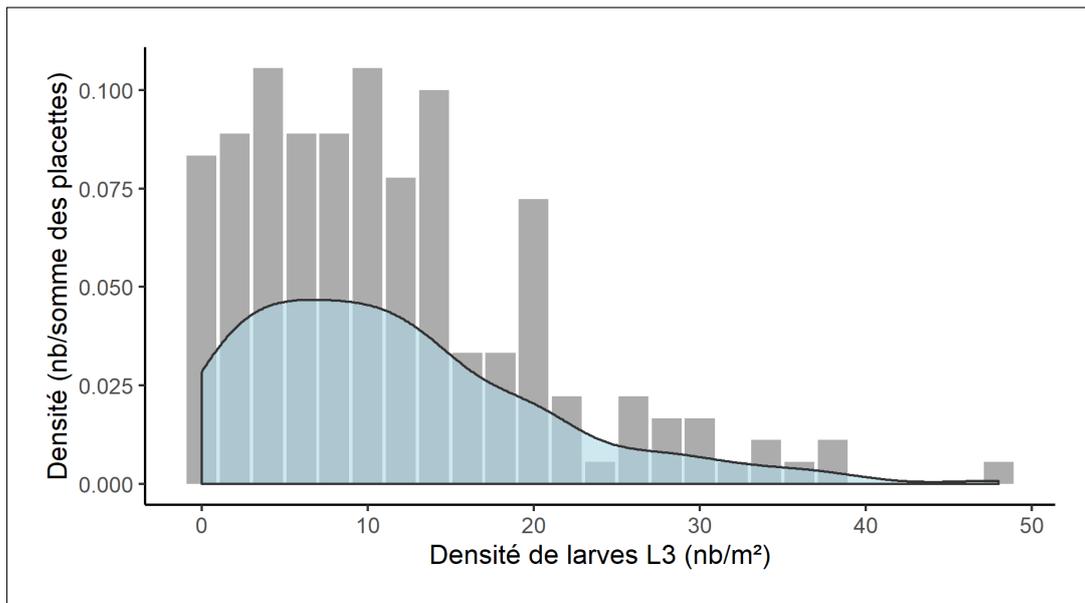


FIGURE B.10 – Courbe de densité (distribution) et histogramme du nombre de larves de hanneton forestier comptabilisées dans chaque placette de l'étude.

La distribution de notre variable étudiée est asymétrique vers les valeurs les plus faibles. Cette asymétrie a été démontrée à travers l'utilisation d'un test de Shapiro-Wilk sur notre variable ([74] ;  $p < 0,001$  avec hypothèse  $H_0$  : la distribution suit une loi Normale). Par ailleurs, il s'agit de données de comptage, c'est à dire que notre variable est quantitative discrète (elle n'est pas continue : nous ne pouvons avoir de « demi-larves ») et qu'elle ne peut pas être négative. Ces deux caractéristiques nous amènent à délaisser le modèle linéaire au profit du modèle linéaire généralisé avec famille de Poisson [61] (distribution poissonnienne de nos données). Ce modèle est particulièrement bien adapté aux variables  $y$  de comptage [4].

Selon la loi de Poisson, la probabilité d'observer une valeur  $y$  vaut [26] [95] :

$$P(Y = y) = \frac{e^{-\mu} \mu^y}{y!} \quad y = 0, 1, 2, \dots \quad (\text{B.2})$$

Où  $\mu$  est la moyenne de la distribution et également sa variance (l'égalité entre la moyenne et la variance de la distribution est une caractéristique de la loi de Poisson  $E(Y) = \text{Var}(Y) = \mu$ ).

La fonction de lien d'une régression de Poisson est généralement la fonction  $\log$  :  $f(y) = \log(y)$  ; il s'agit donc d'un modèle log-linéaire [95].

$$\log(E(y)) = \alpha + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_i x_i \quad (\text{B.3})$$

Pouvant se réécrire :

$$E(y) = e^{\alpha + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_i x_i} \quad (\text{B.4})$$

Où  $E(y)$  est l'espérance de la variable  $y$ ;  $\alpha$  est l'intercept (ou terme constant);  $\beta_i$  est le coefficient associé à la  $i^{\text{ème}}$  variable explicative  $x_i$ .

### B.3.2 Strate herbacée

Comme nous l'avons précédemment dit, l'étude de la strate herbacée s'est effectuée dans une placette circulaire d'un mètre de rayon. L'étude de cette strate se montrait intéressante au premier abord car elle pourrait représenter une barrière physique à la femelle imago hanneton forestier au moment de la ponte. Par ailleurs, les racines de la strate herbacée sont consommées par les larves rhizophages et il devient intéressant de savoir si une espèce en particulier pourrait favoriser ou au contraire défavoriser la survie des larves dans le sol. Nous rappelons par exemple qu'une grande majorité de la biomasse racinaire se trouve dans les 20 premiers cm du sol : 64 à 77% de la biomasse racinaire vivante dans différentes forêts feuillues allemandes [55].

La strate herbacée semble selon les variables relevées, ne pas être très impliquée dans l'abondance des larves dans le sol. Néanmoins, deux variables arrivent à être significatives : la hauteur moyenne de la végétation herbacée non ligneuse (« hmoy\_herb ») et la présence de semis (« pres\_semis »; cf. Tab.B.2).

Variables	Coefficients	p.value
hmoy_herb	- 0,153	< 0,001
pres_semis :Oui	- 0,137	< 0,01

TABLE B.2 – Variables significatives du modèle linéaire généralisé concernant l'étude de la strate herbacée. La variable quantitative hauteur moyenne de la végétation non ligneuse (« hmoy\_herb ») a été centrée-réduite, les coefficients du modèles sont donc comparables. Le modèle reste peu explicatif (déviante nulle : 1301 ; déviante résiduelle : 1250).

L'étude des coefficients nous montre que les deux variables ont un effet similaire sur le nombre de larves dans le sol : plus la hauteur de la végétation herbacée non ligneuse est élevée et moins il y a de larves ; de même en présence de semis (espèces ligneuses). Pour estimer le pouvoir explicatif d'un modèle linéaire généralisé, il est possible d'estimer le coefficient de détermination  $R^2$  en utilisant la déviante nulle et la déviante résiduelle [26].

$$R^2 = 1 - \frac{D_{\text{résiduelle}}}{D_{\text{nulle}}} \quad \text{avec } D : \text{deviance} \quad (\text{B.5})$$

Dans le cas de notre modèle, le coefficient de corrélation est égal à 3,9%. Il nous faut donc être très prudent concernant la significativité de nos deux variables.

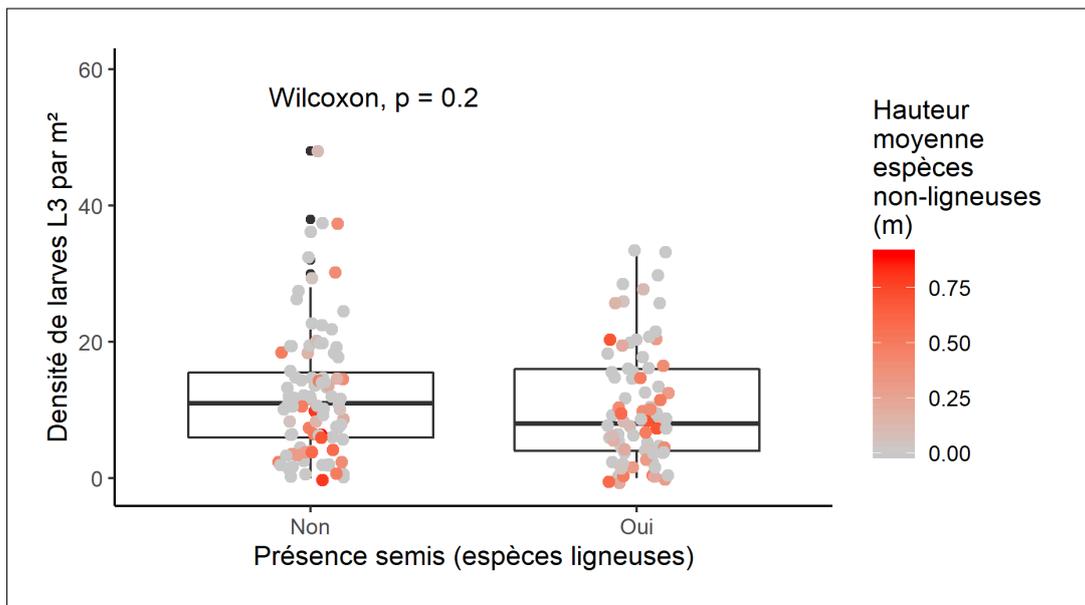


FIGURE B.11 – *Boxplot comparatif du nombre de larves L3 en fonction de la variable présence de semis. La couleur des points fournit l'information sur la deuxième variable : la hauteur moyenne des espèces non-ligneuses. On voit que malgré le protocole, les hauteurs dépassent 30cm en certains endroits. Ainsi ces milieux où il y a une plus faible densité de larves sont plutôt recouverts par une strate arbustive basse. Attention : les boîtes à moustache représentent la médiane et ses quartiles et non pas la moyenne.*

Nous ne constatons pas de différence significative entre les deux valeurs de présence de semis (test non-paramétrique de Wilcoxon utilisé en raison de la non-normalité de la distribution de notre variable d'intérêt (la densité de larves de hanneton)). Par contre, nous remarquons que les zones où la végétation non ligneuse est la plus haute sont bien associées (de manière générale) à une densité plus faible de larves dans le sol. Nous remarquons aussi que la hauteur moyenne de cette végétation dépasse les 30cm maximum de la strate herbacée définis dans le protocole dû à des mesures sur des végétaux non-ligneux de taille supérieur à 30 cm. Nous avons ainsi un indice de l'importance éventuelle de la strate arbustive basse sur une densité plus faible de larves de hanneton dans le sol.

### B.3.3 Strate arbustive

Comme nous l'avons précédemment définie, la strate arbustive a été divisé en deux dimensions spatiales : strate arbustive basse entre 0,30 et 2 mètres de haut et la strate arbustive haute d'une hauteur comprise entre 2 et 7 mètres. De plus, cette strate a été décrite au sein d'une placette de 4 mètres de rayon. L'hypothèse principale concernant cette strate est la même que pour la strate herbacée : a-t-elle un effet barrière physique à la femelle imago hanneton forestier qui ne choisit donc pas cet endroit pour pondre ses œufs ? Cette hypothèse est issue des observations terrain des gestionnaires : les techniciens forestiers territoriaux (TFT) et les correspondants observateurs qui a chaque vol observent des femelles cherchant des zones relativement ouvertes pour se poser au sol et pondre.

#### À la base de nos hypothèses : une première étude à Compiègne en 2016

À Compiègne, une campagne d'observation a été mise en œuvre durant le vol de 2016 afin de mieux comprendre les zones au sein desquelles les femelles imago préféraient pondre. Des milieux avec des types de végétation différents ont été sélectionnés et des placettes de 1 are y ont été matérialisées. Ainsi, sur chacune de ces placettes, un groupe d'une dizaine de personnes observait l'entrée des insectes dans le sol et ce en simultané avec d'autres groupes présents sur d'autres placettes. Les sites étaient abandonnés après l'entrée de plus de 10 femelles hannetons dans le sol (le site était alors dit comme étant infesté) et le lendemain, le groupe rejoignait un autre site. Ainsi, tant qu'il n'y avait pas 10 pontes au sein d'une placette sur la première soirée d'observation, il y avait retour du groupe le soir d'après sur le même site. Ainsi, un site a été visité 5 soirs d'affilé à cause du faible nombre de pontes constatées. Dans ces cas précis, le nombre de pontes était cumulatif d'un jour sur l'autre afin d'atteindre 10. L'un des résultats est le faible nombre de pontes dans le recrues forestier (principalement de la régénération de chêne (*Quercus spp.*), charme commun (*Carpinus betulus*) et de hêtre commun (*Fagus sylvatica*)). Nous pouvons observer ce résultat ci-dessous (cf. Fig.B.12). Nous remarquons aussi que de manière générale, le recrues était relativement bien refermé (cf. Fig.B.13 - recouvrement toujours  $\geq 3$ ).

Les groupes de signifiante statistique ont été réalisés grâce à la méthode post-hoc de Tukey après comparaison statistique des moyennes des moindres-carrées (« least-square means ») permettant de s'affranchir en partie des problèmes d'inégalité du nombre d'échantillons au sein de chacun des groupes (« n » cf. Fig.B.12). Le package lsmeans a été utilisé dans ce cadre [50]. La p.value de rejet de l'hypothèse nulle, c'est à dire que les moyennes des différents groupes (végétation principale) sont statistiquement égales, est de 0,001. Ainsi, à ce seuil, le groupe « recrues » a significativement moins de ponte que les autres groupes. « n » est l'échantillon de chaque groupe.

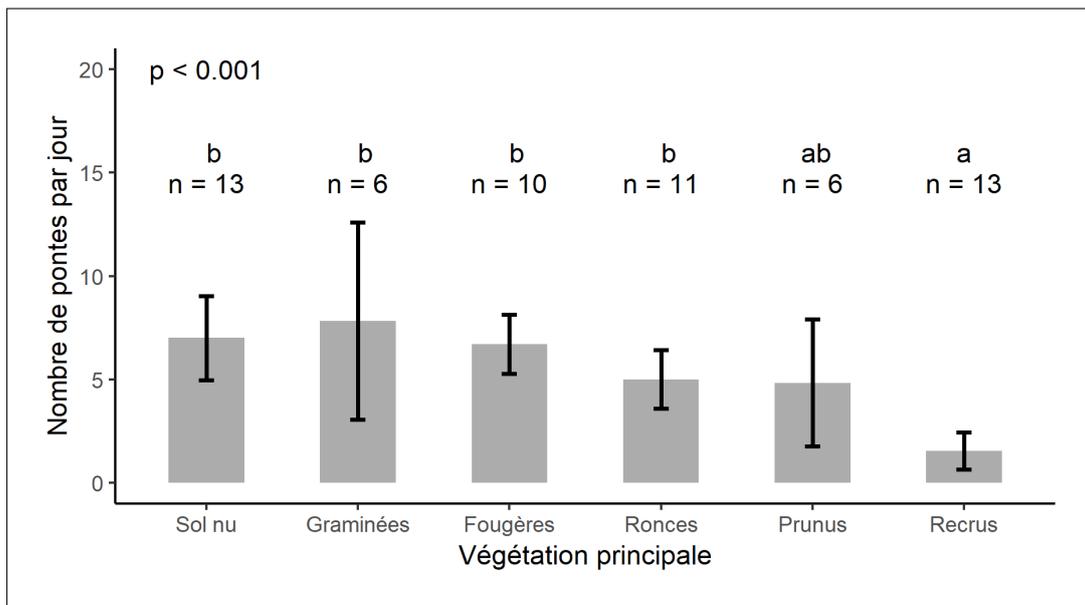


FIGURE B.12 – Nombre de pontes par type de végétation principale durant le vol de Compiègne en 2016. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de pontes par type de végétation principale et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard <sup>2</sup>.

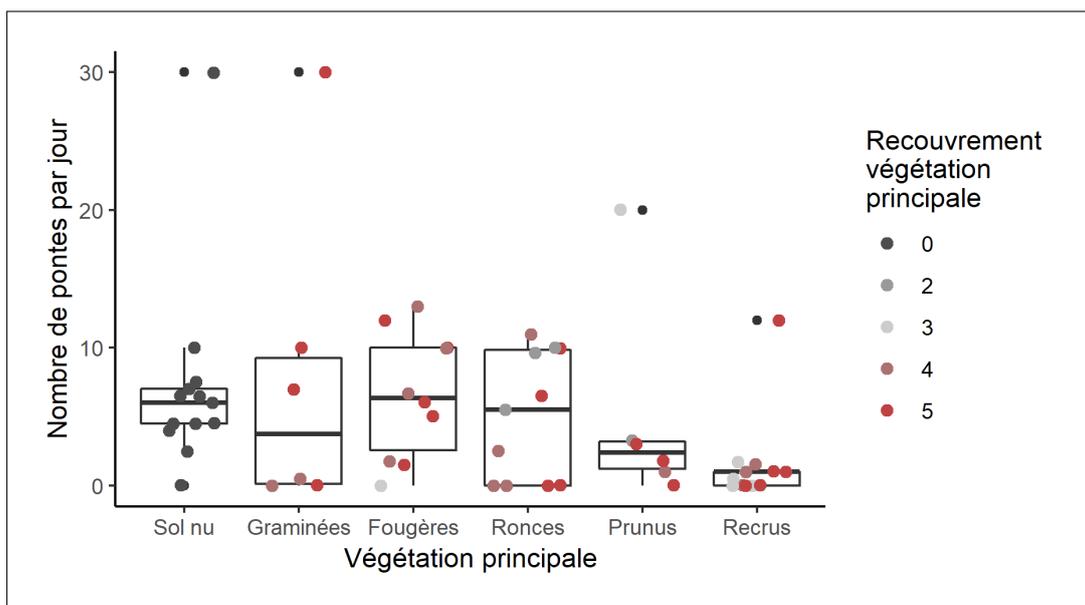


FIGURE B.13 – Nombre de pontes par type de végétation principale et recouvrement de cette dernière durant le vol de Compiègne en 2016.

Par ailleurs, nous comptons parmi les observations d'évitement des zones trop densément recouvertes par une strate arbustive basse, les témoignages de Joseph Meyer (2015) dans les Vosges du Nord [56]. Il notait « [la femelle imago] choisit le dernier moment pour atterrir facilement sur un sol propre, dépourvu de toute adventice gênante ou trop drue ou de semis par taches trop denses et hauts » [56].

2.  $se = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$  avec  $se$  = erreur standard ;  $\sigma$  = écart-type ;  $n$  = taille de l'échantillon.

### Strate arbustive basse

De retour à notre étude de 2018, nous remarquons en premier lieu, une baisse progressive du nombre de larves de hanneton dans le sol selon un recouvrement progressif du sol par la strate arbustive basse (pour rappel, entre 0,30 et 2 mètres de haut). Nous voyons aussi nos effectifs par classe de recouvrement progressivement se réduire. Néanmoins, d'après la méthode des comparaisons multiples de Tukey sur le modèle poissonnien reliant la densité de larve au recouvrement (nombre de larves ~ coefficient d'abondance), nous observons une différence significative dans le nombre de larves entre les zones ouvertes et les zones refermées par cette strate (cf. Fig.B.14). Le niveau de p.value marquant la significativité statistique est 0,01.

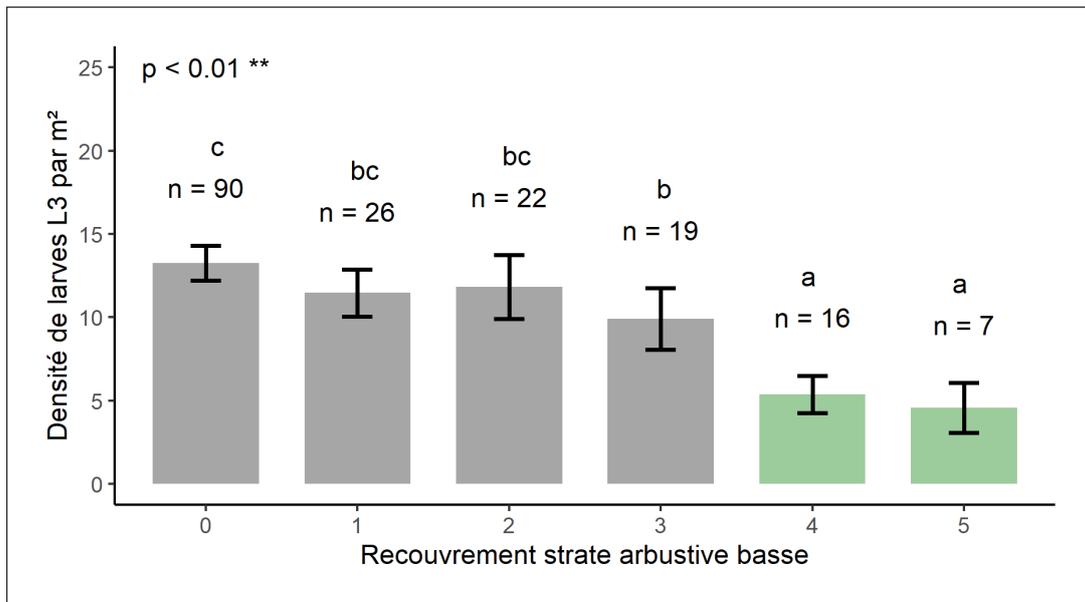


FIGURE B.14 – Densité de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive basse. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves par classe de recouvrement et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les couleurs différencient la classe de recouvrement « Ouvert » (gris) et « Fermé » (vert).

Cependant, nous constatons une forte disparité entre les effectifs de chacune des classes de recouvrement. Pour corriger cet élément, il est possible d'effectuer une comparaison multiple de Tukey des moyennes des moindres-carrés. L'ajustement des moyennes permet de prendre en compte le déséquilibre entre nos classes de recouvrement. Le niveau de significativité est toujours fixé à 0,01.

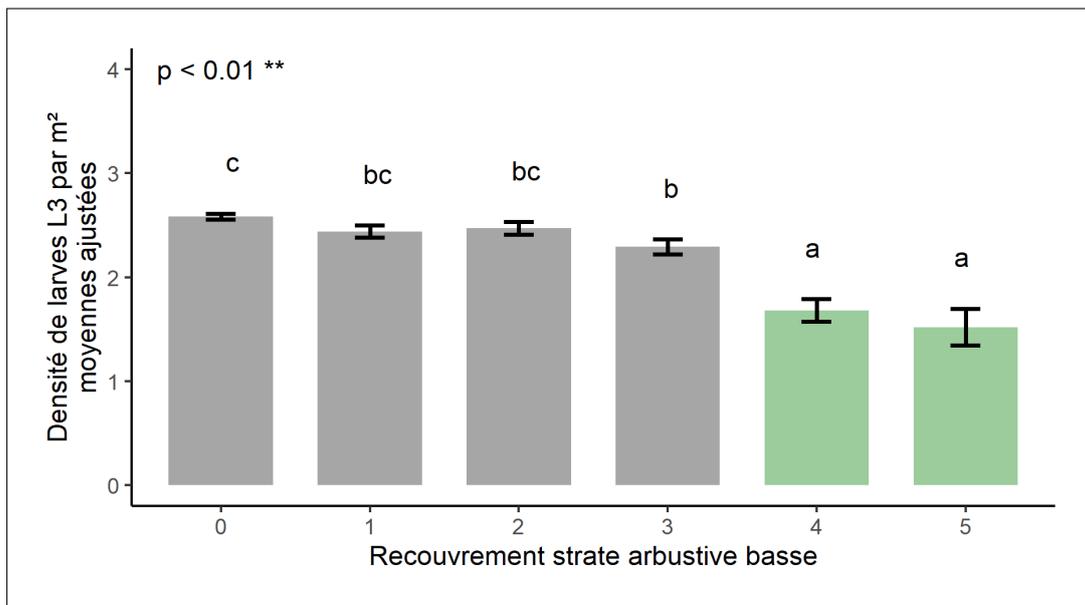


FIGURE B.15 – Densité de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive basse. Les histogrammes représentent les moyennes ajustées du nombre de larves par classe de recouvrement et les barres d'erreurs représentent les erreurs standards ajustées. Les couleurs différencient les classes de recouvrement « Ouvert » (gris) et « Fermé » (vert).

Par ailleurs, toujours dans l'objectif de réduire le biais d'échantillonnage, nous avons séparé notre échantillon en deux classes : « Ouvert » et « Fermé » ; le premier pour les recouvrements strictement inférieurs à 4 (en gris sur les figures précédentes) et la classe « Fermé » pour les classes 4 et 5 (en vert sur les figures précédentes ; cf. Fig.B.17). En moyenne, il y a 7 larves de moins au m<sup>2</sup> dans les milieux où la végétation arbustive basse représente un couvert de plus de 50% que dans les zones où cette même strate a une couverture inférieure à 50% (cf. Fig.B.16).

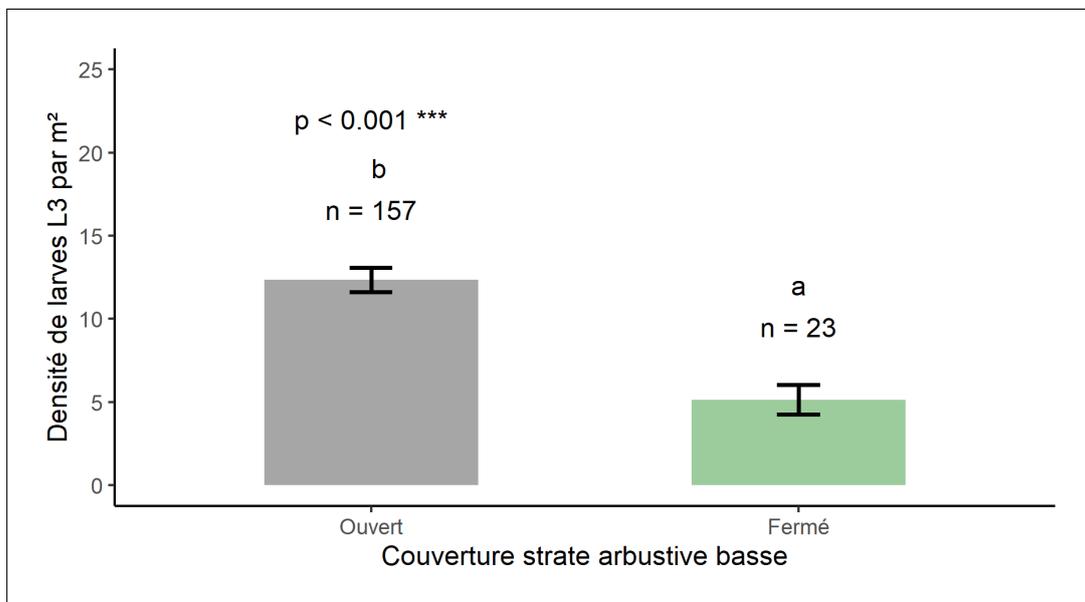


FIGURE B.16 – Densité moyenne de larves L3 pour les deux catégories de recouvrement de la strate arbustive basse.

Nous retrouvons toujours une différence significative entre les deux catégories, à travers un test non-paramétrique de Wilcoxon (test utilisé en réponse à la distribution non-normale des données). Notre hypothèse

est, dès lors, qu'une végétation arbustive basse, a au moment du vol, une action de barrière face aux femelles adultes ; ce que nous informe l'étude de Compiègne pour le recrues (cf. Fig.B.12). Par contre, la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) n'avait pas cet effet de barrière au moment de ce même vol. Pourtant, nous voyons bien ici que peu importe la végétation caractéristique du couvert, il y a moins de larves sous couvert fermé, même sous fougère aigle (cf. Fig.B.17). Dès lors, quels sont les liens entre ce taux de recouvrement et la densité de larves dans le sol ? Il semble ici que l'effet barrière au moment du vol reste une explication incomplète concernant les zones recouvertes par la fougère aigle.

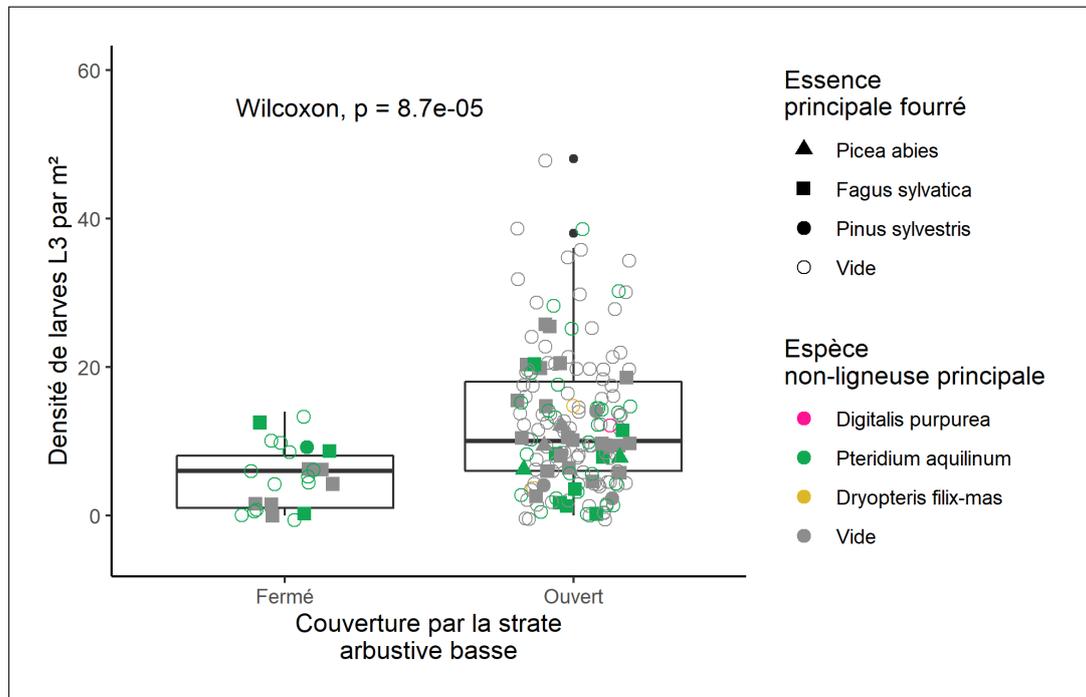


FIGURE B.17 – Boxplot de la densité de larves L3 pour les deux catégories de recouvrement de la strate arbustive basse. Les boîtes à moustaches représentent la médiane et les 1<sup>er</sup> et 3<sup>e</sup> quartiles.

Cette baisse progressive de la densité de larves selon une augmentation du recouvrement par la végétation arbustive basse est aussi illustrée par les coefficients du modèle de régression de Poisson ci-dessous.

Variables	Coefficients	Erreur standard	p.value
c_ab_arbb :1	- 0,145	0,029	< 0,05
c_ab_arbb :2	- 0,1114	0,065	< 0,1
c_ab_arbb :3	- 0,292	0,068	< 0,001
c_ab_arbb :4	- 0,902	0,112	< 0,001
c_ab_arbb :5	- 1,064	0,179	< 0,001

TABLE B.3 – Variables significatives du modèle linéaire généralisé concernant l'étude de la variable « coefficient d'abondance de la strate arbustive basse ». Le modèle reste peu explicatif (déviante nulle : 1301 ; déviante résiduelle : 1170).

En réutilisant la même méthode de calcul du coefficient de détermination  $R^2$  (cf. Equation B.5), nous atteignons pour le modèle ci-dessus (c'est à dire pour la seule variable « coefficient d'abondance de la strate arbustive basse ») un résultat  $R^2$  de 10%. C'est à dire que cette seule variable explique 10% du nombre de larves dans le sol.

Par ailleurs, en réutilisant la variable binaire « couverture de la strate arbustive », nous avons cherché à mesurer sa probabilité d'occurrence selon la densité de larves dans le sol.

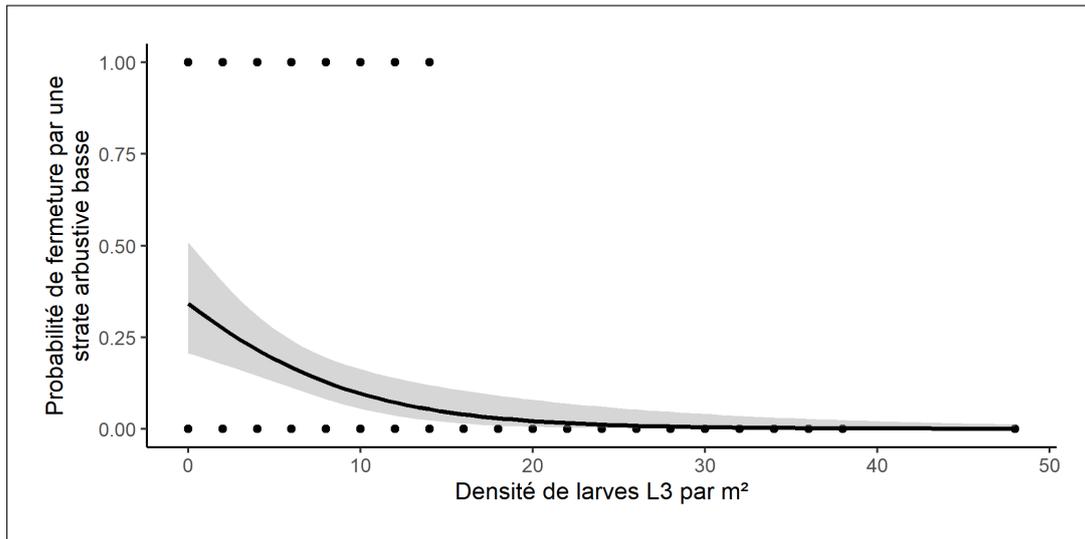


FIGURE B.18 – Courbe de probabilité de fermeture d'une strate arbustive basse (coefficients d'abondance  $\geq 4$ ) selon la densité de larves dans le sol. Courbe ajustée selon une régression logistique. La zone grisée autour de la courbe de probabilité représente l'intervalle de confiance à 95%.

La probabilité d'avoir une couverture de la strate arbustive basse « fermé » (coefficients d'abondance  $\geq 4$ ) augmente lorsqu'il y a moins de larves. Autrement formulé, la densité de larve se réduit lorsque la strate arbustive basse est assez refermée (cf. Fig.B.18). Nous constatons un résultat très similaire si l'on modélise la probabilité de présence de la strate arbustive (coefficients d'abondance  $> 0$ ). Un haut niveau de probabilité de présence de la strate arbustive basse est associé à une faible densité de larves (cf. Fig.B.19).

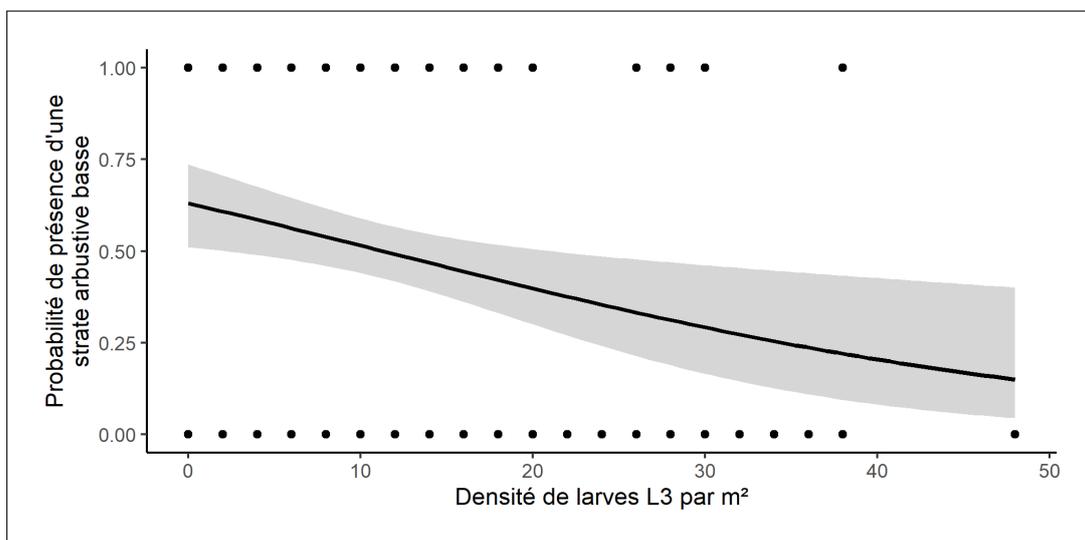


FIGURE B.19 – Courbe de probabilité de présence d'une strate arbustive basse selon la densité de larves dans le sol. Courbe ajustée selon une régression logistique. La zone grisée autour de la courbe de probabilité représente l'intervalle de confiance à 95%.

Pour illustrer une fois de plus nos résultats, nous pouvons observer la proportion de la répartition des classes de recouvrement de la strate arbustive basse selon l'histogramme de la densité de larves de hanneton dans le sol. Nous remarquons bien que les valeurs de fort recouvrement se concentrent pour des niveaux relativement réduits de densité de larves (cf. Fig.B.20).

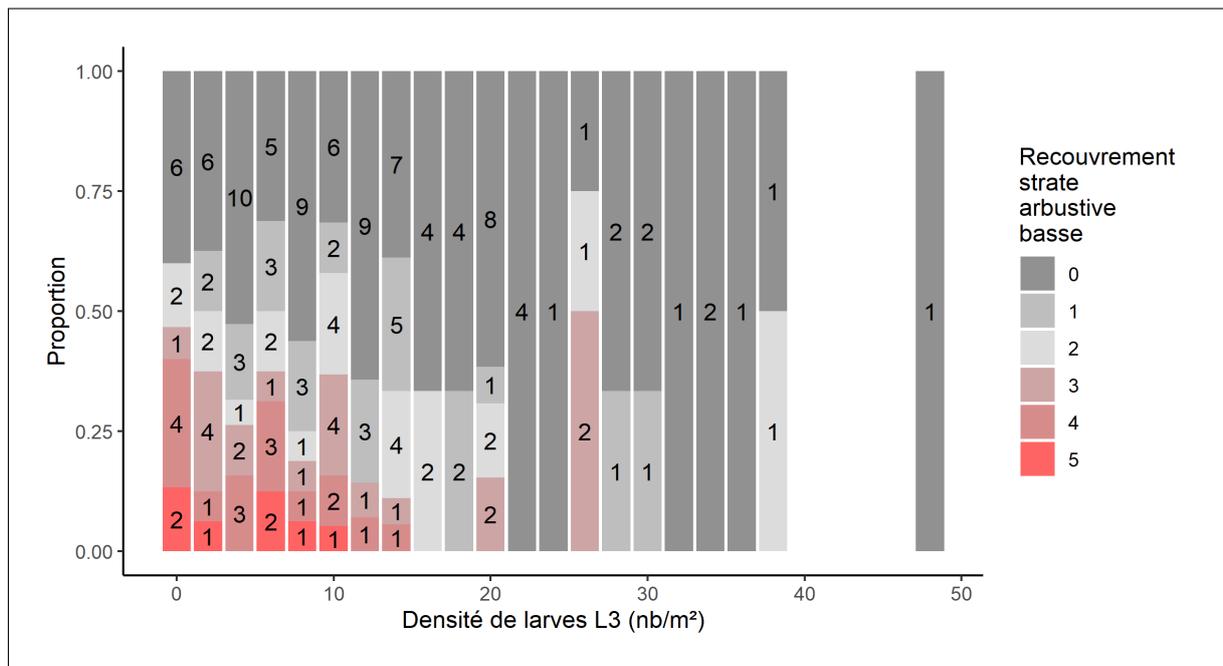


FIGURE B.20 – Proportion des classes de recouvrement de la strate arbustive basse selon la densité de larves. Les chiffres représentent les effectifs de placettes pour chaque classe de recouvrement pour un niveau donné de larves dans le sol.

### Strate arbustive haute

Contrairement à la strate arbustive basse, si l'on trouve des différences significatives entre certaines classes de recouvrement, nous ne pouvons y percevoir une quelconque logique (cf. Fig.B.21). Nous remarquons le manque flagrant d'effectifs dans les classes de recouvrement élevées (seulement 13 échantillons pour la classe de recouvrement « fermé »; c'est à dire les classes de recouvrement/abondance  $\geq 3$ ). Cela se perçoit d'ailleurs dans les erreurs standards relativement importantes pour ces coefficients d'abondances.

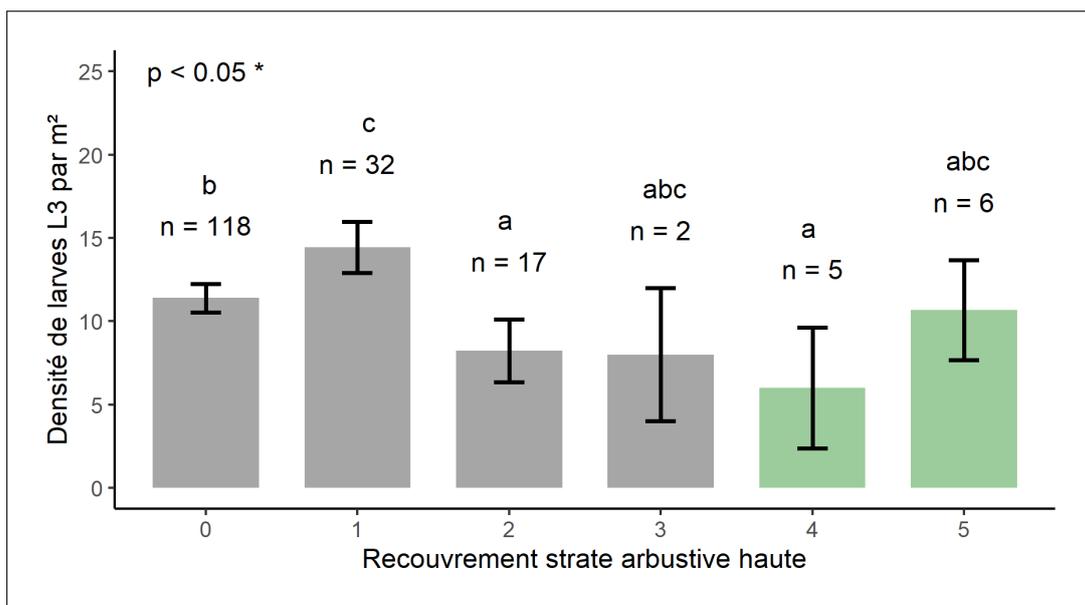


FIGURE B.21 – Densité de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive haute. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves par classe de recouvrement et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les couleurs différencient la classe de recouvrement « Ouvert » (gris) et « Fermé » (vert).

Le manque d'échantillonnage pour la classe « fermé » se perçoit bien dans la figure ci-dessous (cf. Fig.B.22). Comme nous l'avons dit précédemment, l'hypothèse principale que nous cherchions à vérifier est la relation entre l'abondance de larves de hanneton et la surface terrière des peuplements. Dans ce cadre, nous n'avons pas cherché de milieux ayant une végétation plus ou moins étagée ce qui peut expliquer la structure déséquilibrée de l'échantillonnage. Ne cherchant pas ces zones étagées, il y a statistiquement peu de milieux caractérisés par un étagement de la végétation au sein des 9 parcelles que nous avons sélectionnées.

De manière synthétique, nous ne relevons pas de différence significative entre une couverture jugée ouverte et une couverture jugée fermée (« fermé » : recouvrement  $\geq 3$ ) selon le test non-paramétrique de Wilcoxon (cf. Fig.B.22).

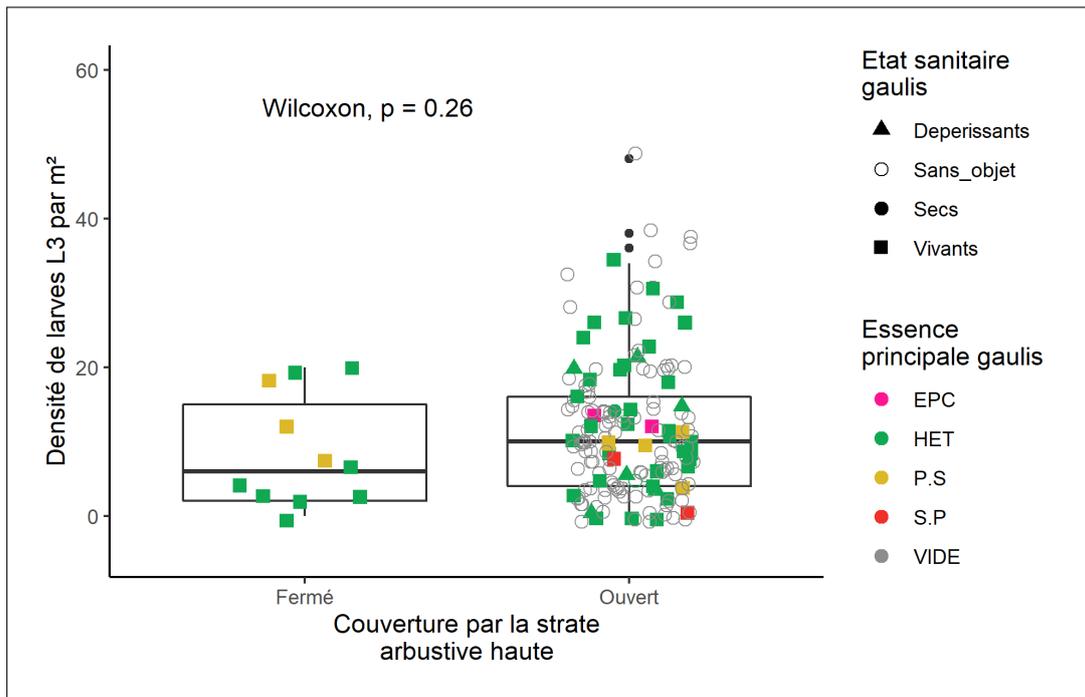


FIGURE B.22 – Boxplot de la densité de larves L3 pour les deux catégories de recouvrement de la strate arbustive haute. Les boîtes à moustaches représentent la médiane et les 1<sup>er</sup> et 3<sup>e</sup> quartiles.

Nous retrouvons cette absence de significativité à travers les probabilités de fermeture du milieu par une strate arbustive haute d'une part qui reste très faible (bien plus faible que la strate arbustive basse). D'autre part par la probabilité de présence de la strate arbustive haute qui ne montre aucune tendance selon la densité de larves de hanneton dans le sol (cf. Fig.B.23 et Fig.B.24).

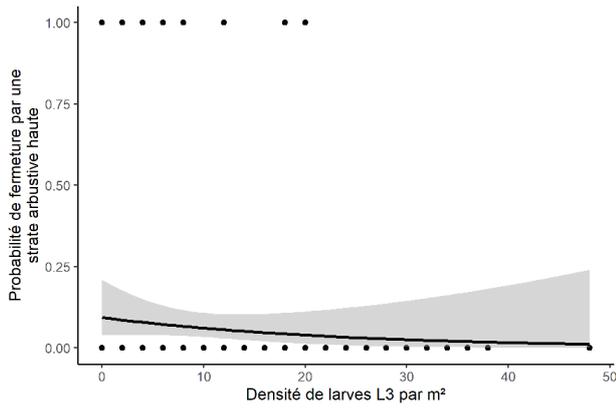


FIGURE B.23 – Courbe de probabilité de fermeture d'une strate arbustive haute (coefficients d'abondance < 3) selon la densité de larves dans le sol. Courbe ajustée selon une régression logistique. La zone grisée autour de la courbe de probabilité représente l'intervalle de confiance à 95%.

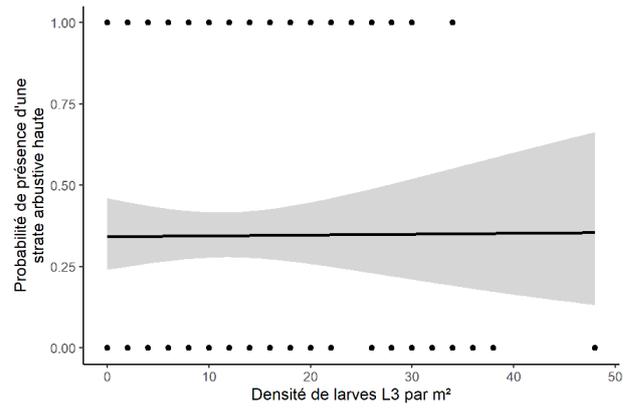


FIGURE B.24 – Courbe de probabilité de présence d'une strate arbustive haute selon la densité de larves dans le sol. Courbe ajustée selon une régression logistique. La zone grisée autour de la courbe de probabilité représente l'intervalle de confiance à 95%.

Nous retrouvons l'importance comparée de la strate arbustive basse à la haute à travers la figure suivante (cf. Fig.B.25). Peu importe le niveau de recouvrement par la strate haute, un faible niveau de larves reste associé à de forts coefficients de recouvrement par la strate arbustive basse (rouge).

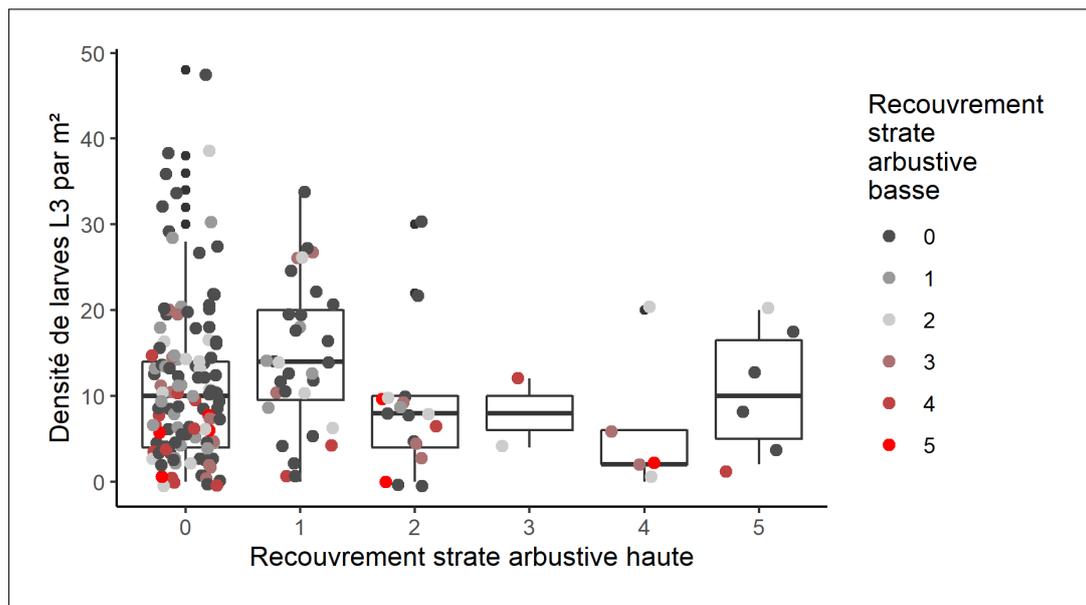


FIGURE B.25 – Densité de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive haute. Les couleurs des points représentent les classes de recouvrement par la strate arbustive basse. Pour rappel, les boîtes à moustache représentent la médiane et ses quartiles.

### B.3.4 Strate arborescente

Pour la strate arborescente, il existe un grand nombre de variables (28 au total !). Dans l'objectif de faire le tri au sein de ces variables, le critère d'information d'Akaike (AIC) pour définir les variables statistiquement significatives a été utilisé. Ce critère permet de faire un tri parmi l'ensemble des variables. Par ailleurs, pour des problèmes de colinéarité ou multicollinéarité (apparaît lorsque plusieurs variables déterminent le même phénomène - par exemple : la surface terrière feuillus mesurant la même chose que la surface terrière résineuse selon une relation inversée), certaines autres variables ont été écartées du modèle. C'est une notion se rapprochant

de la notion de corrélation : la différence réside dans le fait que si effectivement deux variables colinéaires sont très fortement corrélées, deux variables simplement corrélées ne mesurent pas obligatoirement la même chose (ce qui est le cas pour deux variables colinéaires). Pour repérer ce phénomène de colinéarité, nous avons examiné les facteurs d'inflation de la variance (FIV ou VIF en anglais) - la colinéarité entre deux facteurs entraîne une très forte augmentation de la variance des estimateurs associés aux variables en question.

Le modèle final est présenté dans le tableau ci-dessous.

Variables	Coefficients	Erreur standard	p.value
Présence Pin sylvestre : OUI	1,621	0,077	< 0,001
Proportion G Pin sylvestre	- 0,382	0,043	< 0,001
N tiges dominantes	0,114	0,024	< 0,001
Dg	- 0,114	0,024	< 0,001
G Epicéa	- 0,088	0,026	< 0,001
Note DEPERIS 1	0,073	0,025	< 0,01
G Hêtre	- 0,065	0,026	< 0,01

TABLE B.4 – Variables significatives du modèle linéaire généralisé concernant l'étude de la strate arborescente. Pouvoir explicatif du modèle de 18,3% (déviante nulle : 1283,9; déviante résiduelle : 1049). Signification des abréviations : G = surface terrière; N = densité; Dg = diamètre quadratique moyen; DEPERIS 1<sup>er</sup> = note DEPERIS de l'arbre le plus gros de la placette.

Afin de pouvoir comparer et hiérarchiser les variables entre elles selon les coefficients du modèle, nous avons centré-réduit les variables numériques. Cela revient à soustraire la moyenne de la distribution d'une variable à chacune des valeurs de la dite variable puis de diviser chacune des valeurs par l'écart-type de la distribution (cf. Equation B.6).

$$x = \frac{X - \mu}{\sigma} \quad (\text{B.6})$$

Où  $x$  est la valeur centrée-réduite,  $X$  la valeur avant transformation,  $\mu$  la moyenne de la distribution de la variable et  $\sigma$  l'écart-type de la distribution de la variable.

Pour la seule strate arborescente, les deux variables associées au pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) sont celles ayant les effets les plus importants sur la densité de larves dans le sol. La présence de pin sylvestre favorise l'abondance dans le sol tandis que l'augmentation de sa proportion sur la surface terrière totale à l'effet inverse : un effet négatif sur la densité de larves. C'est bien ce que l'on perçoit sur la figure suivante : on y voit en moyenne un nombre plus faible de larves lorsqu'il n'y a pas de pin sylvestre (désigné par un test non paramétrique de Wilcoxon ;  $p < 0,05$ ). Lorsque le pin sylvestre est présent, on remarque un nombre de larves plus faible pour les fortes surfaces terrières de pin sylvestre (les points rouges ; cf. Fig.B.26).

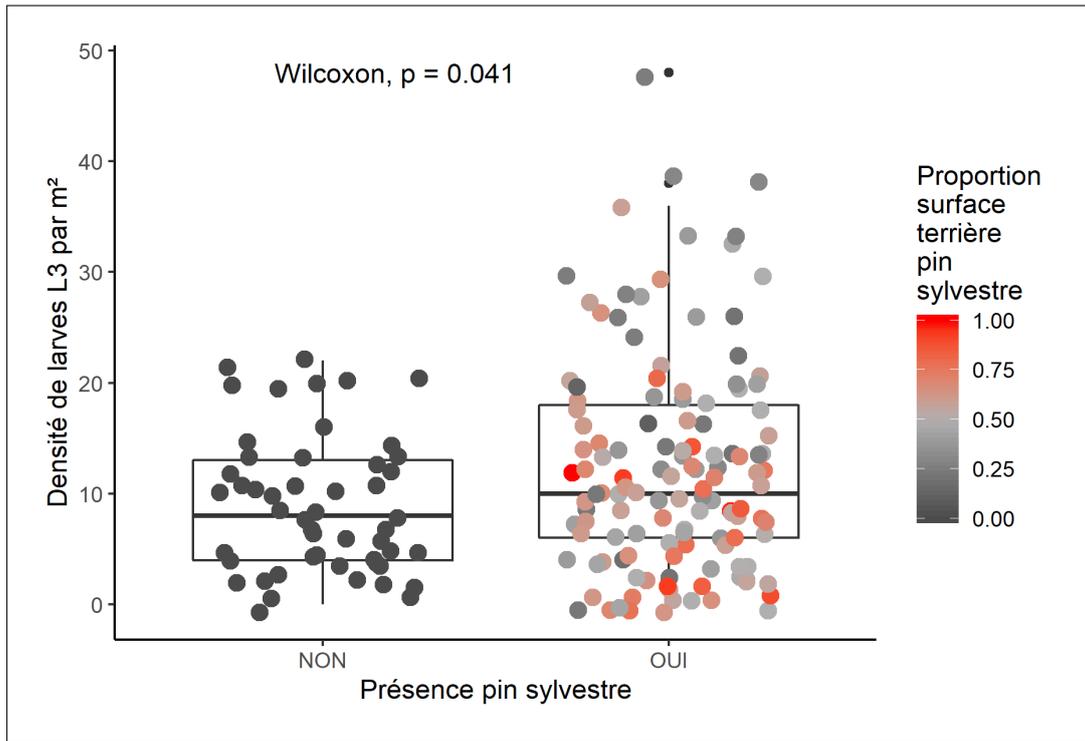


FIGURE B.26 – Densité de larves de hanneton selon présence ou non du pin sylvestre et selon sa proportion de surface terrière.

Dans un second temps, nous percevons une interaction entre la proportion de surface terrière en pin sylvestre (plus elle est élevée, moins il y a de larves) et le recouvrement par la strate arbustive basse (pouvant expliquer une certaine proportion des cas de faibles densités de larves associées à une faible proportion de surface terrière en pin sylvestre ; cf. Fig.B.27).

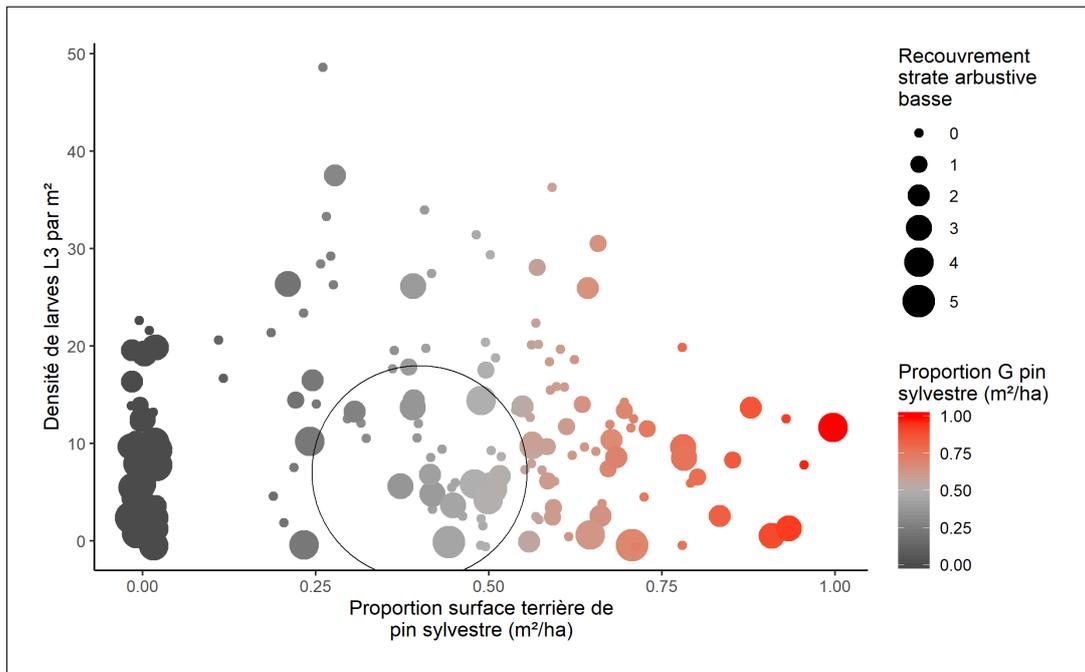


FIGURE B.27 – Densité de larves de hanneton selon la proportion de surface terrière en pin sylvestre et le recouvrement par la strate arbustive basse. L'échelle de couleur n'a que vocation à une meilleure lisibilité du graphique

Néanmoins, il nous reste une question : pour quelle raison, lorsque le pin sylvestre est absent, la densité de larves est plus faible ? Pour formuler une partie de la réponse, nous avons examiné la couverture faite par la strate arbustive basse et ce en fonction de la présence/absence du pin sylvestre : lorsqu'il est absent, nous retrouvons souvent une plus forte couverture par la strate arbustive basse (cf. Fig.B.28).

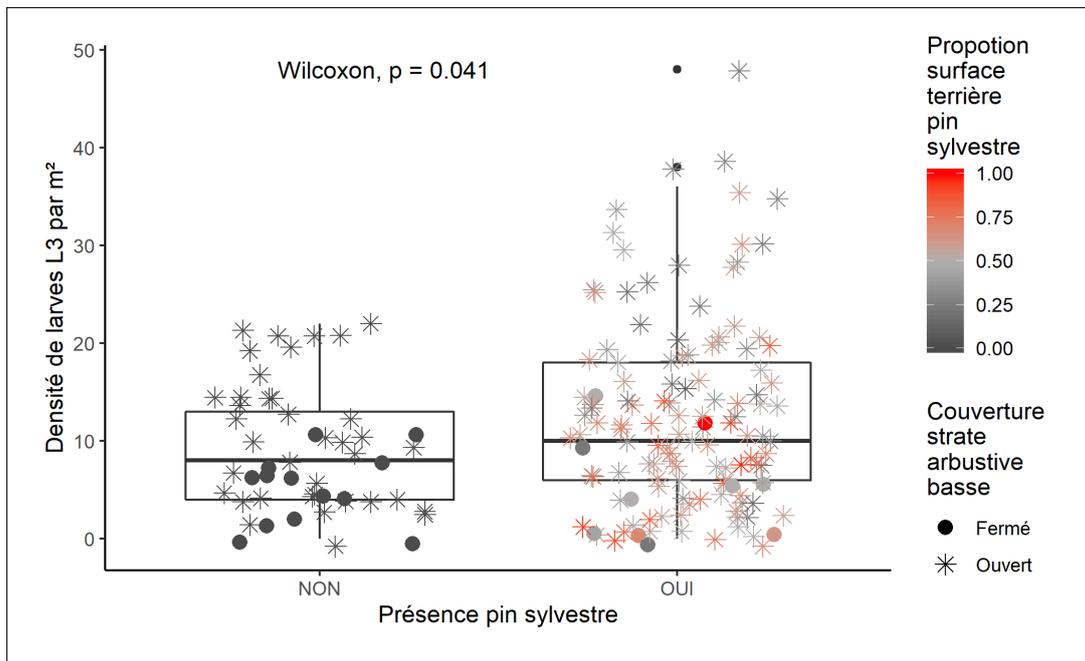


FIGURE B.28 – Densité de larves de hanneton selon présence ou non du pin sylvestre et selon son niveau de surface terrière et le recouvrement par la strate arbustive basse.

Cependant, il n'est pas question de disparition de la strate arbustive basse par la cause du pin sylvestre : nous remarquons dans la figure suivante que de manière générale, si le pin sylvestre est absent, les milieux sont relativement plus ouverts (surface terrière totale plus faible). Cette plus grande ouverture doit permettre le développement d'une strate arbustive basse ayant un impact négatif sur les effectifs de larves de hanneton dans le sol (cf. Fig.B.29).

Ainsi, nous montrons bien ici qu'il y a corrélation entre absence de pin sylvestre et un moindre nombre de larve mais certainement pas causalité ! Causalité du moindre nombre de larves plutôt imputable à une végétation basse plus abondante.

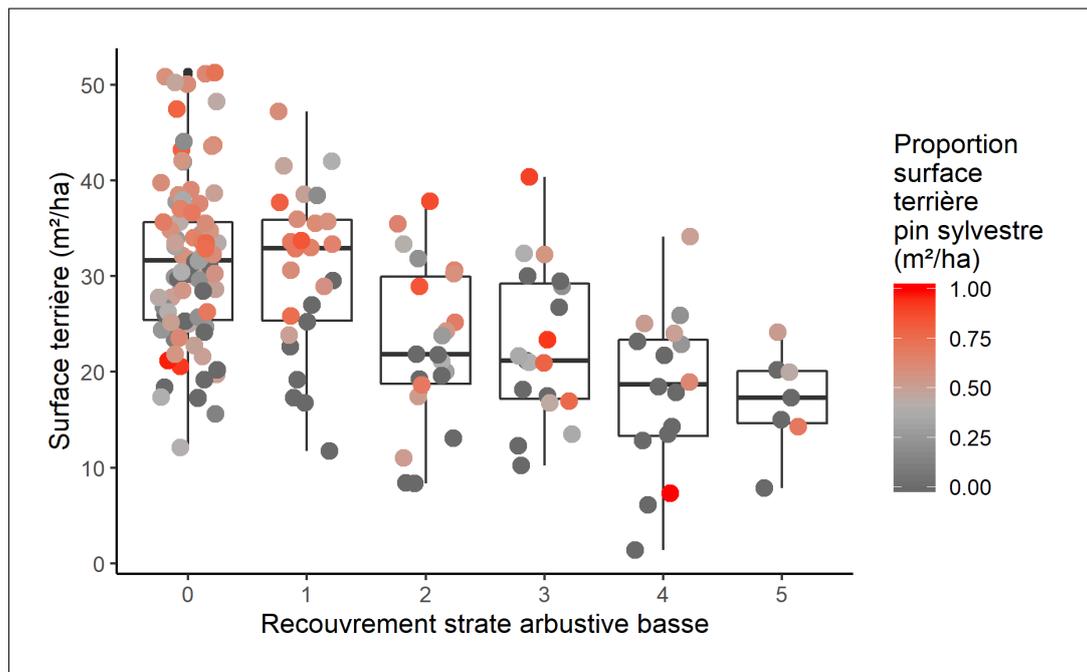


FIGURE B.29 – Recouvrement de la strate arbustive basse en fonction de la surface terrière relevée au sein de la placette de rayon = 10 mètres.

Par ailleurs, d'autres variables significatives dans le modèle peuplement sont plus difficiles à représenter graphiquement. Toutefois, l'analyse des coefficients nous permet déjà de comprendre l'influence de chacune sur la densité de larves de hanneton dans le sol :

- **Densité en tiges dominantes** : a un effet positif sur la densité de larves dans le sol. **Comment analyser l'impact de cette variable ?** Cette variable est très **liée à la surface terrière totale** relevée au sein de la placette de rayon de 10 mètres (cf. Fig.B.30). Il nous sera possible pour le modèle général (prenant en compte l'ensemble des strates forestières), de préférer la surface terrière qui offre une meilleure stabilité entre les différents types de peuplements (contrairement à la densité de tiges dominantes trop liée à la sylviculture pratiquée et au stade de développement du peuplement ; en modifiant la variable densité de tiges dominantes par la variable surface terrière, le modèle passe de 17.2% à 15.5% soit une perte de seulement 1.7%). Cela reste une information très intéressante car elle peut aussi **indirectement représenter l'état d'homogénéité du peuplement (plus il y a de tiges dominantes et plus le peuplement est homogène)**. Nous pouvons d'ailleurs informer le lecteur que nous avons calculé un indice de Shannon concernant la structuration hiérarchique du peuplement (structure basée sur la proportion du nombre de tiges dominantes, dominées et de sous-étage). Nous ne relevons aucune relation entre l'hétérogénéité du peuplement (indice de Shannon pour la seule strate arborescente) et la densité de tiges dominantes (nb/ha).
- **Diamètre quadratique moyen** : il est lui négativement associé à la densité de larves de hanneton dans le sol ; c'est à dire que **plus il est élevé, moins il y a de larves**. Analysée à posteriori, cette relation pourrait sembler contraire à la relation avec la densité de tiges dominantes. Nous pourrions croire que plus il y a de tiges dominantes, plus grand est le diamètre quadratique moyen. Pourtant, nous voyons bien que ce n'est pas le cas dans la figure B.31. Ceci est le résultat de notre sélection de peuplements adultes ou matures principalement composés d'arbres de diamètres relativement élevés. Nous n'avons de fait pas forcément de relation entre le diamètre quadratique moyen et la densité de tiges dominantes.
- **La surface terrière d'épicéa commun (*Picea abies*)** : la relation est négative et cela nous amène à penser

que **les essences résineuses sont moins appétentes pour les imagos** qui pourraient ainsi être en nombres inférieurs dans ces parcelles dominées par les résineux. Cela conduirait à moins de ponte dans ces milieux dominés par des essences résineuses.

- **La note DEPERIS** de l'arbre le plus gros de la placette de rayon 10 mètres : la relation positive entre les deux variables<sup>3</sup> amène à penser que les larves de hanneton ont un impact négatif sur la vitalité des arbres adultes. Cet élément est important car il vient renforcer l'hypothèse que les larves ont un impact à court terme sur la régénération naturelle et à plus long terme sur la vitalité des arbres adultes. Néanmoins, il nous faut être prudent et la relation peut ainsi être inverse : nous retrouvons une densité de larves plus forte pour des arbres déjà en perte de vitalité (indépendamment de la présence des larves). Toutefois, dans les deux cas, la présence en nombre important des larves de hanneton a au moins un effet aggravant sur la vitalité des arbres à travers la consommation de leurs racines fines.
- **Surface terrière en hêtre** : il s'agit ici d'une variable positivement associée à la densité de larves de hanneton ; c'est à dire que **plus la surface terrière de hêtre est élevée et plus le nombre de larves dans le sol est important.**

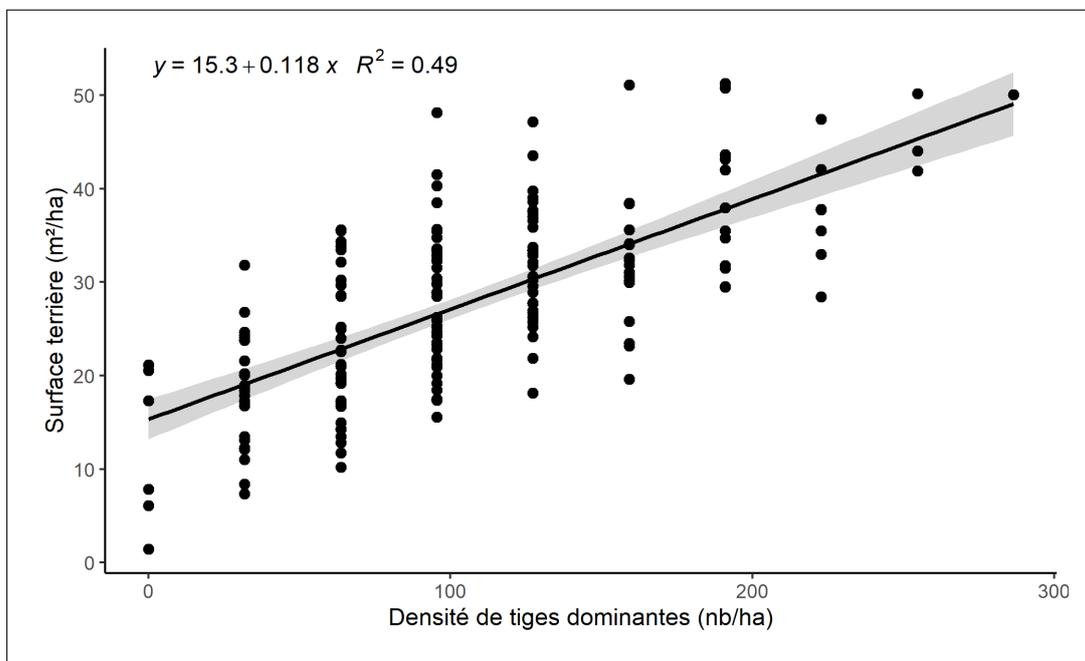


FIGURE B.30 – Relation entre la densité de tiges dominantes (nb/ha) et la surface terrière (m²/ha) mesurée au sein de la placette de rayon 10 mètres.

3. Note DEPERIS : de 0 à 5, plus elle est élevée, plus l'état sanitaire du houppier est mauvais

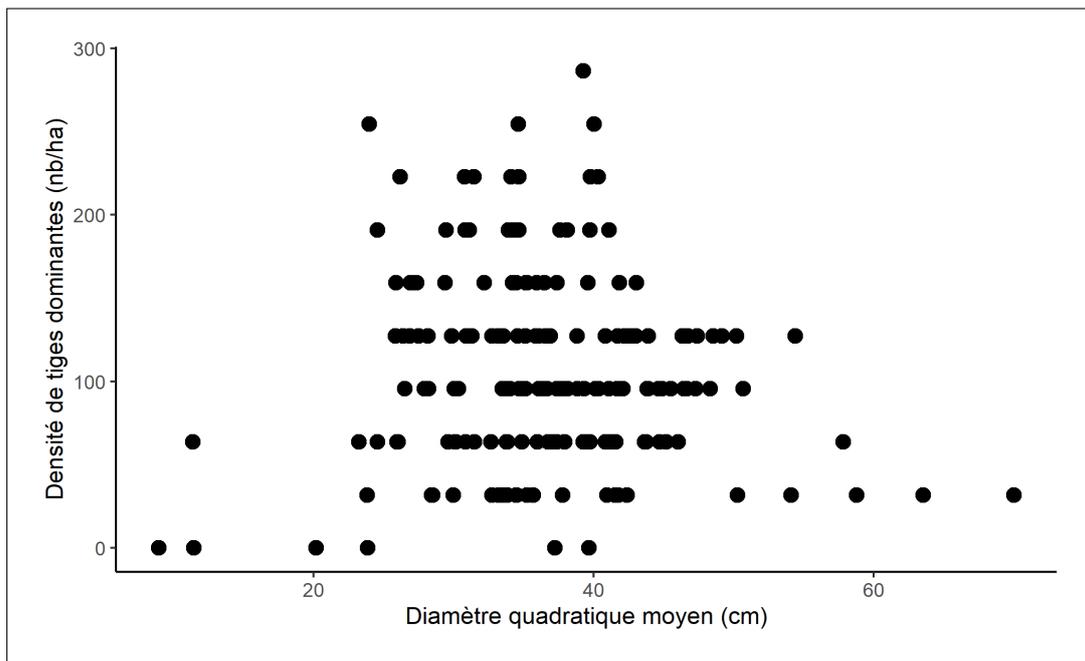


FIGURE B.31 – Relation (ou absence de relation) entre la densité de tiges dominantes et le diamètre quadratique moyen.

Ci-dessous, nous constatons que les notes DEPERIS sont généralement plus élevées dans les peuplements feuillus (et plus spécifiquement concernant les **arbres feuillus**). Il semble donc que généralement, sur les placettes visitées, il y ait un phénomène général et préoccupant de perte de vitalité des arbres feuillus (hêtre et chêne principalement). Concernant les valeurs extrêmes de densité de larves ( $> 20$  larves/m<sup>2</sup>), nous pouvons observer une tendance d'augmentation de la densité de larves en lien avec la note DEPERIS (cf. Fig.B.32).

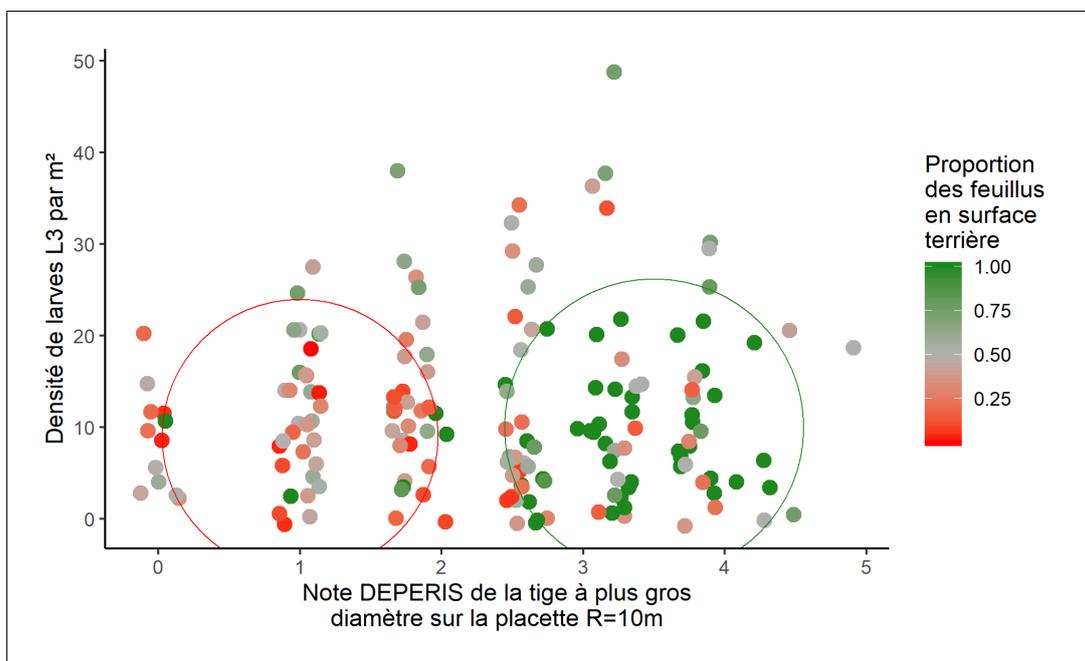


FIGURE B.32 – Relation entre la densité de larves de hanneton et la note DEPERIS de la tige la plus grosse sur la placette de 10 mètres de rayon. La note DEPERIS est comprise entre 0 et 5 : plus elle est élevée, plus l'état sanitaire est **mauvais**. On voit que les parcelles majoritairement composées d'essences résineuses (et donc où l'arbre le plus gros était un résineux (principalement des pins sylvestres)) résistent généralement mieux aux infestations de larves de hanneton.

### B.3.5 Etude de la physiologie forestière générale

Selon les données que nous avons récoltées en 2018, nous avons cherché à préciser les milieux favorisant ou non l'abondance des larves de hanneton dans le sol. Dans cet objectif, nous avons étudié chacune des strates indépendamment l'une de l'autre ; excepté pour la strate arborescente où les interactions avec la strate arbustive basse sont devenues trop grande.

Au sein des parties suivantes, nous allons essayer plusieurs modèles :

1. La régression de Poisson : nous verrons néanmoins que nous nous confrontons à un problème de surdispersion de notre modèle ; il faudra donc modifier l'estimation des coefficients du modèle.
2. La régression quasi-Poisson : c'est un modèle permettant de modéliser des données de comptage surdispersées.
3. La régression binomiale négative : c'est un autre modèle permettant de modéliser des données de comptage surdispersées.

#### 1<sup>er</sup> modèle : régression de Poisson

Pour l'ajustement de ce premier modèle, nous avons rassemblé l'ensemble des variables de chacune des strates puis par itération, nous avons sélectionnés les plus significatives.

Variables	Coefficients	Erreur standard	p.value
Présence Pin sylvestre :OUI	1,109	0,084	< 0,001
c_ab_arbb :1	0,049	0,07	
c_ab_arbb :2	0,104	0,073	
c_ab_arbb :3	- 0,178	0,088	< 0,05
c_ab_arbb :4	- 0,96	0,125	< 0,001
c_ab_arbb :5	- 0,87	0,185	< 0,001
Proportion G pin sylvestre	- 0,421	0,04	< 0,001
Présence semis :OUI	- 0,145	0,048	< 0,01
Note DEPERIS 1	0,129	0,025	< 0,001
G Epicéa	- 0,1	0,024	< 0,001
Dg	- 0,07	0,026	< 0,01

TABLE B.5 – Variables significatives du modèle de l'ensemble des strates de végétation pour la régression de Poisson. Pouvoir explicatif du modèle de 24,9% (déviante nulle : 1283,9 ; déviante résiduelle : 963,8). Signification des abréviations : G = surface terrière ; c\_ab\_arbb = coefficient d'abondance-dominance pour la strate arbustive basse ; N = densité ; Dg = diamètre quadratique moyen ; DEPERIS 1<sup>er</sup> = note DEPERIS de l'arbre le plus gros de la placette.

Pour mieux nous représenter les coefficients du modèle, il nous est possible de les visualiser sous forme de graphique (cf. Fig.B.33).

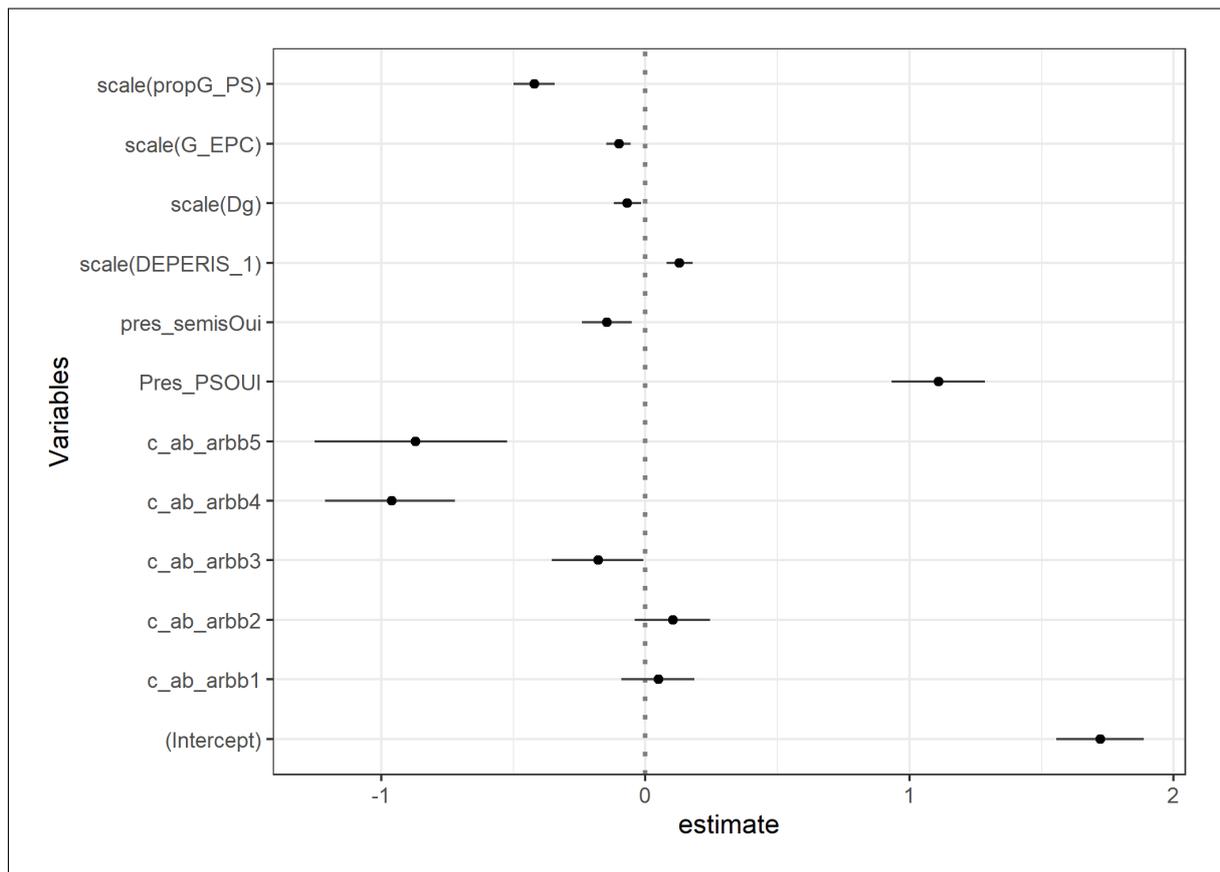


FIGURE B.33 – Schématisation des coefficients du modèle de régression de Poisson. Les points représentent le coefficient et les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95%.

De même que pour le modèle de la strate arborescente, l'ensemble des variables quantitatives sont centrées-réduites (Equation B.6). Les coefficients du modèle sont donc comparables.

Nous constatons encore la forte relation négative entre le recouvrement par une strate arbustive basse et la densité de larves dans le sol. Ce sont les coefficients d'abondance-dominance 3, 4 et 5 qui sont associés aux coefficients négatifs les plus élevés.

Par ailleurs, la présence de pin sylvestre d'une part et sa proportion en surface terrière d'autre part restent des variables importantes dans ce modèle.

Néanmoins, la déviance résiduelle reste élevée en comparaison des degrés de liberté (déviance résiduelle = 963,8 pour 163 degrés de liberté). C'est un premier indice de surdispersion de notre modèle.

Par défaut, le paramètre de dispersion ( $\phi$ ) d'une régression de Poisson est de 1 et cette contrainte ne permet donc pas de prendre en compte un coefficient de surdispersion [53] [15] [69]. La surdispersion a lieu lorsque la variance observée est supérieure à la variance modélisée car la dispersion de cette dernière est égale à une constante contrainte par le type de modèle [53]. Dans notre cas, la variance observée est de 82,6 alors que la variance issue de la modélisation par la régression de Poisson est de 21,04.

Cette dispersion contrainte est inhérente à la loi de Poisson, la variance  $var(\mu)$  est égale à la moyenne  $\mu$ . Pourtant, dans le cas de nos données, la variance observée est comme nous l'avons dit de 82,6, la moyenne du nombre de larves de hanneton est de 11,4 (la variance est donc  $7,2 \times$  plus grande que la moyenne).

Il existe d'ailleurs un test proposé par Dean [21] testant la surdispersion d'un modèle et basé sur l'équation  $var(Y_i) = \mu_i(1 + \tau\mu_i)$  où  $E(Y_i) = \mu_i$ . Les hypothèses étant finalement  $H_0 : \tau = 0$  et  $H_1 : \tau \neq 1$ .

Ce test est dans le cas de notre modèle hautement significatif ( $p < 2,2e-16$ ) et sur les valeurs supérieures, il y a donc surdispersion.

La surdispersion n'amène pas à une mauvaise estimation des coefficients  $\beta$  du modèle mais ne pas la prendre en compte amène à sous-estimer les erreurs standards de chaque coefficient. Ceci peut en rendre certains significatifs alors qu'ils ne le sont pas en réalité (risque de première espèce augmenté : faux positif) [69]. Il est alors possible d'estimer le paramètre de dispersion. La première estimation est simple à mettre en œuvre, il s'agit du calcul de la déviance résiduelle sur les degrés de liberté ( $D/ddl$ ) et ce qui donne dans le cas de notre modèle Poissonien 5,84 (963,8/165). Il existe une autre estimation plus « exacte » :

$$\hat{\phi} = \frac{\chi^2}{ddl} \quad (\text{B.7})$$

Où  $\hat{\phi}$  est l'estimation du paramètre de dispersion,  $ddl$  les degrés de liberté ( $n - p$ ,  $n$  étant l'effectif et  $p$  le nombre de paramètres (variables)),  $\chi^2$  le khi-deux de Pearson ( $\chi^2 = \sum(\text{residus de Pearson})^2$  et  $\text{residus de Pearson} = (y - \hat{y}/s)$  avec  $y$  : observations;  $\hat{y}$  : valeurs prédites;  $s$  = écart-type estimé de  $y$ ).

Par cette estimation, nous trouvons un paramètre de dispersion de 5,21 relativement proche de celui calculé avec la déviance résiduelle. Pour prendre en compte la surdispersion, nous allons maintenant utiliser une régression quasi-Poisson (qui reste une loi de Poisson où  $\phi \neq 1$ ). Dans ce dernier cas, les coefficients ne changent pas [69], seules les erreurs standards le sont à travers une multiplication par la racine carrée du paramètre de dispersion ( $\sqrt{\phi} = \sqrt{5,21} = 2,28$ ).

## 2<sup>e</sup> modèle : régression de quasi-Poisson

L'utilisation d'une régression quasi-Poisson permet d'augmenter les erreurs standards qui sont sous-estimées dans le cas de la régression de Poisson avec surdispersion. Nous pensons que cette surdispersion est inhérente à notre donnée de base : le nombre de larves présentes dans 1m<sup>2</sup> de sol a une très forte variance. Le passage à un modèle linéaire généralisé avec pour famille « quasi-Poisson », a eu l'effet escompté, c'est à dire la perte de significativité d'un certain nombre de variables.

Variables	Coefficients	Erreur standard	p.value
Présence Pin sylvestre :OUI	1,015	0,205	< 0,001
c_ab_arbb :1	- 0,024	0,154	
c_ab_arbb :2	- 0,002	0,16	
c_ab_arbb :3	- 0,255	0,192	
c_ab_arbb :4	- 0,993	0,288	< 0,001
c_ab_arbb :5	- 0,951	0,417	< 0,05
Proportion G pin sylvestre	- 0,39	0,09	< 0,001
Note DEPERIS 1	0,127	0,058	< 0,05

TABLE B.6 – Variables significatives du modèle de l'ensemble des strates de végétation pour la régression de quasi-Poisson. Pouvoir explicatif du modèle de 21,9% (déviante nulle : 1283,9; déviante résiduelle : 1002,2). Signification des abréviations : G = surface terrière ; c\_ab\_arbb = coefficient d'abondance-dominance pour la strate arbustive basse.

Nous pouvons remarquer que les coefficients associés à chaque variable sont différents de ceux du modèle de Poisson. Ceci est la cause de la suppression des variables devenues non-significatives. Le coefficient de détermination  $R^2$  est de 21,9%.

Pour mieux nous représenter les coefficients du modèle, il nous est possible de les visualiser sous forme de

graphique (cf. Fig.B.34).

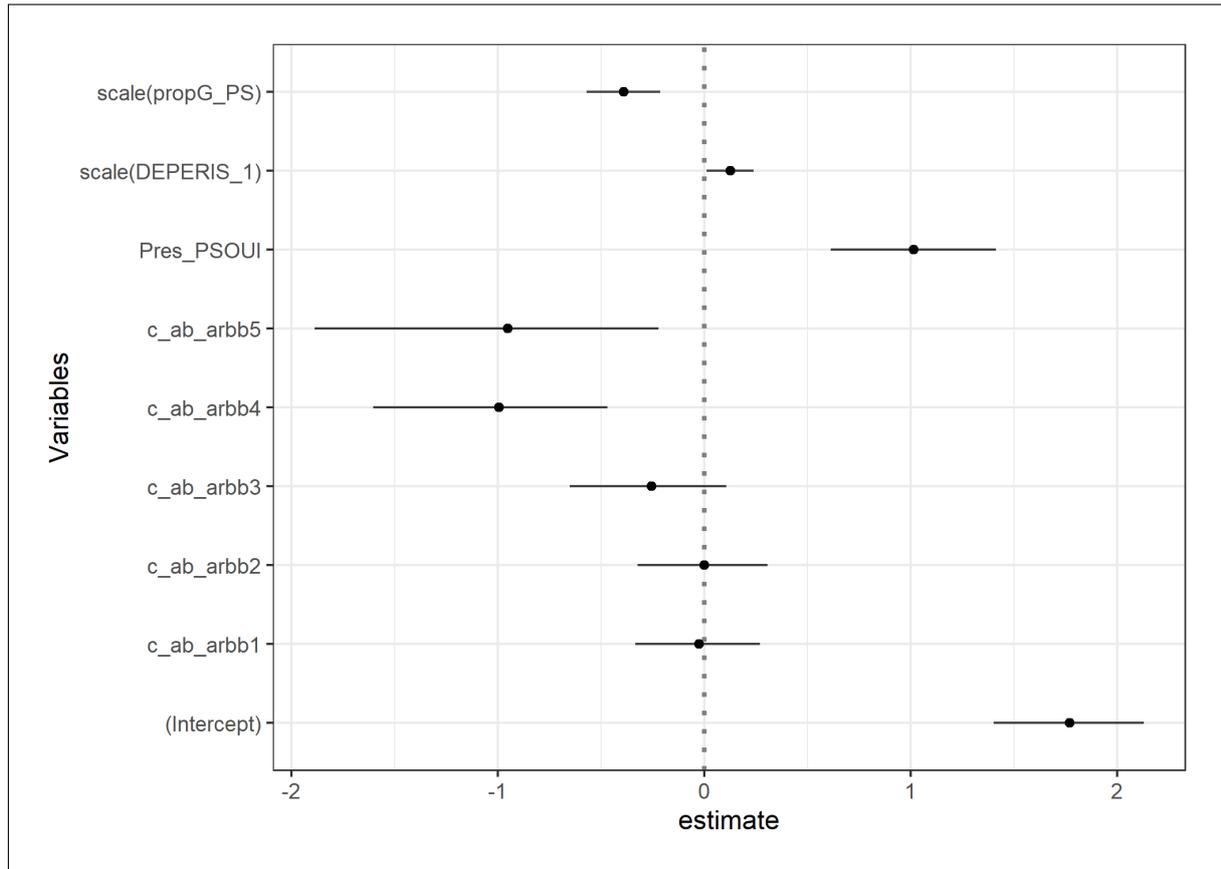


FIGURE B.34 – Schématisation des coefficients du modèle de régression de quasi-Poisson. Les points représentent le coefficient et les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95%.

Malgré l'abandon de certaines variables et l'augmentation des erreurs standards des variables restantes, nous mettons en avant une fois de plus l'importance de la strate arbustive basse, de la présence du pin sylvestre et sa proportion en surface terrière. On remarque de plus que les effets de ces variables sont stables et affectent toujours de la même manière la densité de larves dans le sol : négativement pour le recouvrement par strate arbustive basse et la proportion de surface terrière de pin sylvestre et positivement avec la présence ou non du pin sylvestre et la note DEPERIS de l'arbre le plus gros.

### 3<sup>e</sup> modèle : régression binomiale-négative

De même qu'avec le modèle quasi-Poisson, un certain nombre de variables ont été abandonnées dans le modèle binomiale-négative car non-significatives (cf. Tab.B.7).

Variables	Coefficients	Erreur standard	p.value
c_ab_arbb :1	- 0,016	0,176	
c_ab_arbb :2	- 0,019	0,185	
c_ab_arbb :3	- 0,312	0,206	
c_ab_arbb :4	- 0,971	0,25	< 0,001
c_ab_arbb :5	- 0,955	0,337	< 0,01
Présence Pin sylvestre :OUI	0,943	0,241	< 0,001
Proportion G pin sylvestre	- 0,376	0,107	< 0,001
Note DEPERIS 1	0,116	0,067	< 0,01

TABLE B.7 – Variables significatives du modèle de l'ensemble des strates de végétation pour la régression binomiale-négative. Pouvoir explicatif du modèle de 16,9% (déviante nulle : 253,82; déviante résiduelle : 210,83). Signification des abréviations : G = surface terrière ; c\_ab\_arbb = coefficient d'abondance-dominance pour la strate arbustive basse ; N = densité ; DEPERIS 1<sup>er</sup> = note DEPERIS de l'arbre le plus gros de la placette.

Pour mieux nous représenter les coefficients du modèle, il nous est possible de les visualiser sous forme de graphique (cf. Fig.B.35).

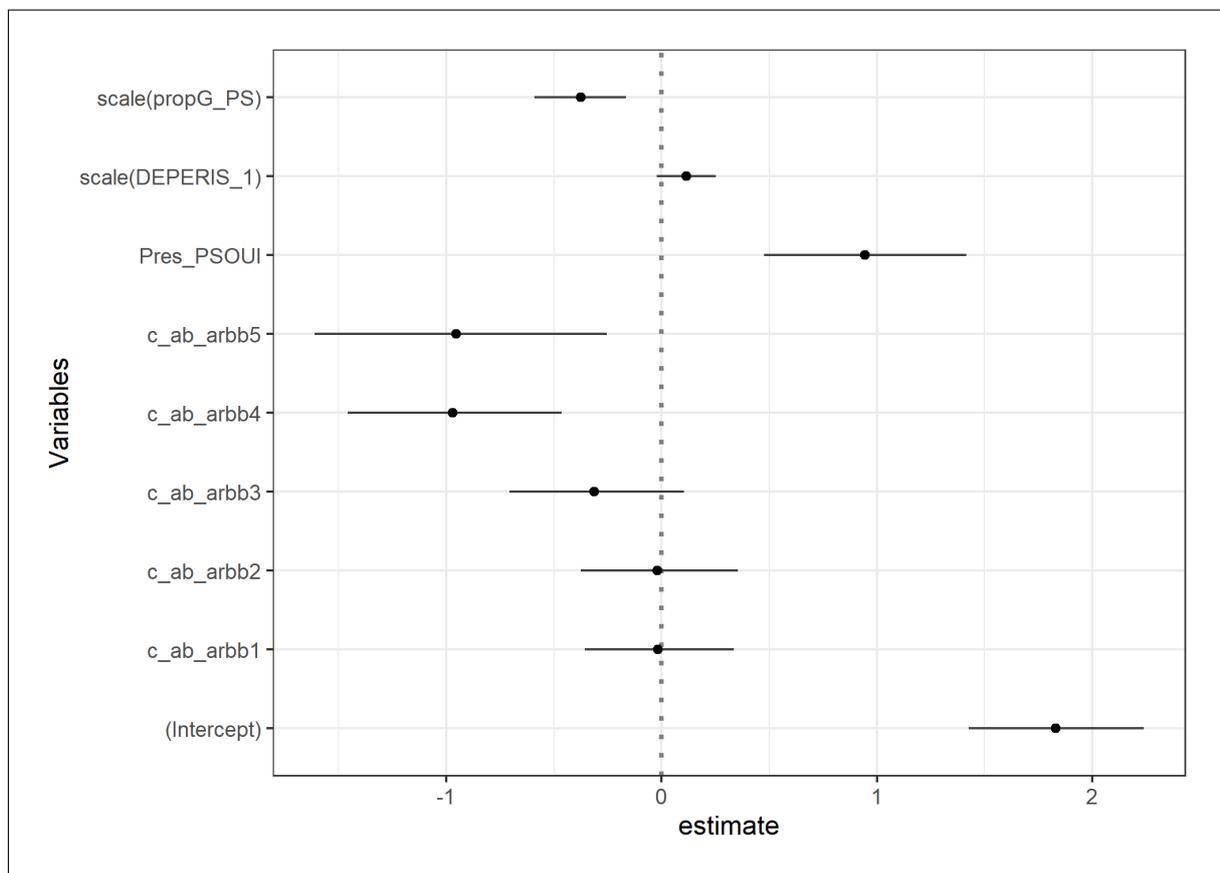


FIGURE B.35 – Schématisation des coefficients du modèle binomial-négatif. Les points représentent le coefficient et les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95%.

Nous retrouvons les mêmes variables que pour le modèle quasi-Poisson mais cela avec un coefficient de détermination  $R^2$  moindre (16,9% vs. 21,9% pour quasi-Poisson). De plus, les relations entre la variable à expliquer (le nombre de larves dans le sol) et les différentes variables explicatives sont constamment les mêmes, à l'image de la stabilité des modèles quasi-Poisson et binomial négatif.

#### 4<sup>e</sup> modèle : modèle linéaire mixte généralisé

Une hypothèse des modèles précédents est l'indépendance des données. Néanmoins, comme nous l'avons vu, les données ont été relevées au sein de 9 parcelles différentes. Dès lors, nous ne pouvons nier l'importance de l'effet historique de ces différentes parcelles : il y a certainement eu plus ou moins de pontes par les femelles au sein de chacune de ces parcelles. Nous supposons donc une certaine corrélation entre les placettes présentes dans une même parcelle. Et ceci pour différentes raisons que nous ne pouvons connaître précisément : il peut par exemple y avoir eu moins d'adultes sur une parcelle donnée au moment du vol de 2015 pour des raisons inconnues et indépendantes de ce que le milieu peut-être avantageux ou non pour les larves.

Par ailleurs, il existe deux types de variables pouvant être mises en œuvre au sein des modèles statistiques [26] :

- Variables à effet fixe : constante inconnue que nous essayons d'estimer depuis nos données. Ce sont les variables utilisées au sein des modèles précédents ;
- Variables à effet aléatoire : on ne peut pas estimer directement cet effet. On essaie plutôt d'estimer les paramètres décrivant la distribution de cet effet aléatoire.

Nous comprenons bien que nous ne pouvons précisément estimer les effets induis par l'historique de chaque parcelle. En revanche, nous pouvons définir cet historique comme étant un effet aléatoire. Un effet aléatoire que nous allons introduire dans un modèle linéaire mixte généralisé en remettant en œuvre la famille de Poisson. Nous avons fait cela à l'aide du package R « lme4 » et sa fonction « glmer » [6]. Nous assumons ainsi ne pas connaître l'ensemble des paramètres déterminant l'abondance des larves dans le sol ; ces paramètres inconnus amenant à constater des disparités dans la moyenne du nombre de larves au sein de chaque parcelle (cf. Tab.B.8).

Parcelles	Moyenne nombre de larves (nb/m <sup>2</sup> )
100	18,4
106	10,1
117_C	9,7
117_O	4,1
13	14,9
141	16,5
155	5,1
201	13,3
203	10,7

TABLE B.8 – Moyenne de la densité de larves L3 (nb/m<sup>2</sup>) pour chaque parcelle échantillonnée.

Variabes	Coefficients	Erreur standard	p.value
c_ab_arbb :1	0,046	0,062	
c_ab_arbb :2	0,122	0,074	< 0,1
c_ab_arbb :3	- 0,112	0,089	
c_ab_arbb :4	- 0,515	0,135	< 0,001
c_ab_arbb :5	- 1,064	0,191	< 0,001
Présence Pin sylvestre :OUI	0,61	0,097	< 0,001
Proportion G pin sylvestre	- 0,28	0,043	< 0,001
Note DEPERIS 1	0,13	0,026	< 0,001
Présence semis :OUI	- 0,109	0,05	< 0,05

TABLE B.9 – Variables significatives du modèle linéaire mixte généralisé de l'ensemble des strates de végétation. Pouvoir explicatif du modèle de 40,2% (déviante nulle : 1283,9 ; déviante résiduelle : 767,6). Signification des abréviations : G = surface terrière ; c\_ab\_arbb = coefficient d'abondance-dominance pour la strate arbustive basse ; DEPERIS 1<sup>er</sup> = note DEPERIS de l'arbre le plus gros de la placette.

Pour mieux nous représenter les coefficients du modèle, il nous est possible de les visualiser sous forme de graphique (cf. Fig.B.36).

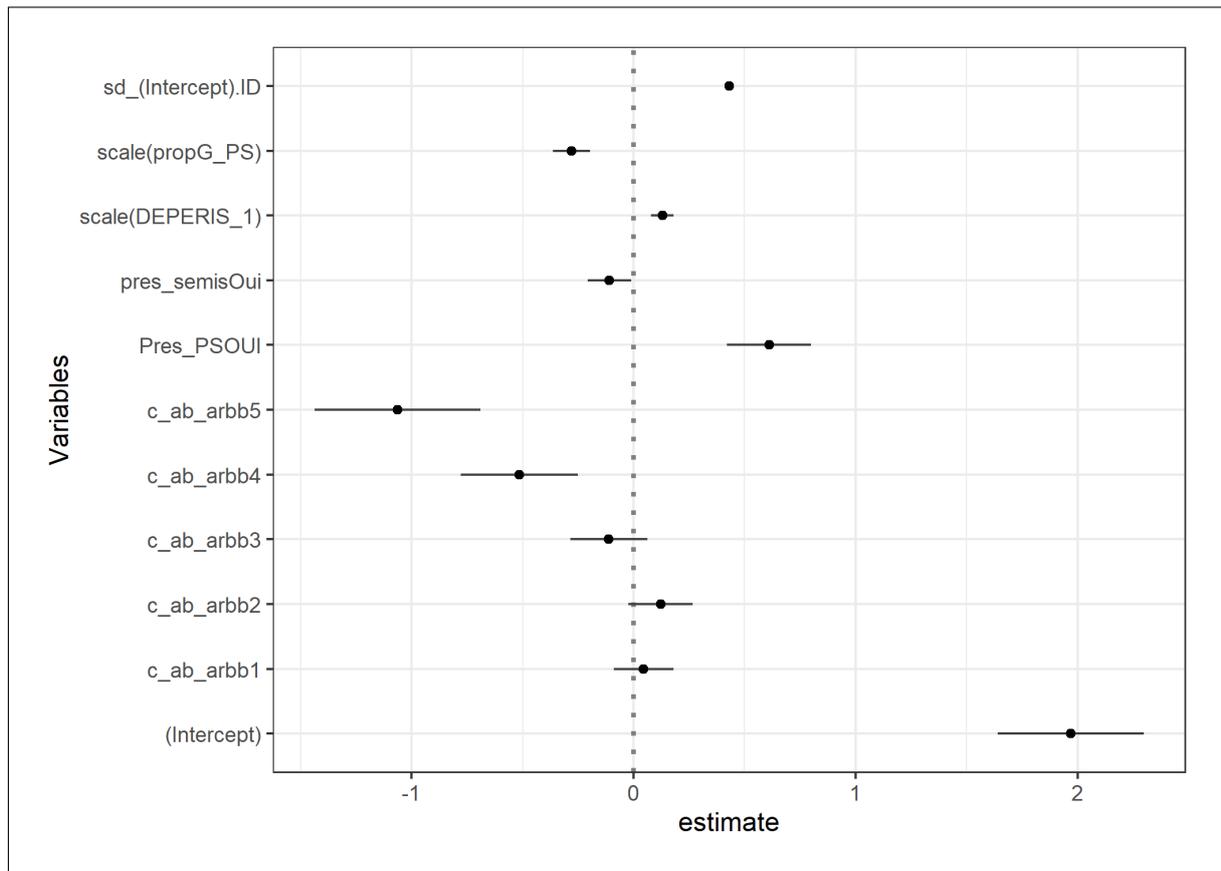


FIGURE B.36 – Schématisation des coefficients du modèle linéaire mixte généralisé. Les points représentent le coefficient et les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95%.

En prenant en compte un effet aléatoire entre les parcelles, nous retrouvons un modèle final très similaire aux deux derniers modèles (quasi-Poisson et binomial négatif). Nous retrouvons cependant une variable supplémentaire : la présence de semis négativement associée au nombre de larves dans le sol. À travers la présence de semis, nous percevons une fois de plus cet effet négatif par la végétation basse sur la densité de larves de hanneton.

## B.4 Discussion

### B.4.1 Préambule

Dans l'objectif d'étudier les milieux au sein desquels nous avons les probabilités les plus fortes de rencontrer un nombre important de larves de hanneton et au contraire, les milieux associés à un faible nombre de larves; nous avons couplé différentes approches : une approche par strate forestière complétant une approche plus générale. Nous avons ici pour but d'approfondir la deuxième approche : de caractériser les milieux types défavorables à l'abondance de larves de hanneton.

Nous l'avons vu au sein des différents modèles paramétrés, ils ont deux facteurs qui reviennent très souvent, négativement reliés à la densité de larves : **le recouvrement par la strate arbustive basse et la proportion de surface terrière en pin sylvestre**. Au contraire, **la présence de pin sylvestre et la note DEPERIS de l'arbre le plus gros de la placette** sont les principaux facteurs positivement corrélés à la densité de larves de hanneton dans le sol.

### B.4.2 Importance du recouvrement par la strate arbustive basse

La première variable importante est le recouvrement du sol par une strate arbustive basse. Plus le recouvrement est fort et plus la densité de larves dans le sol est faible (cf. Fig.B.37). Par ailleurs, nous remarquons que cette tendance est observée pour toutes espèces de végétation : que la strate arbustive basse soit composée de fourrés de hêtre, de pin sylvestre ou encore de fougère aigle (cf. Fig.B.38).

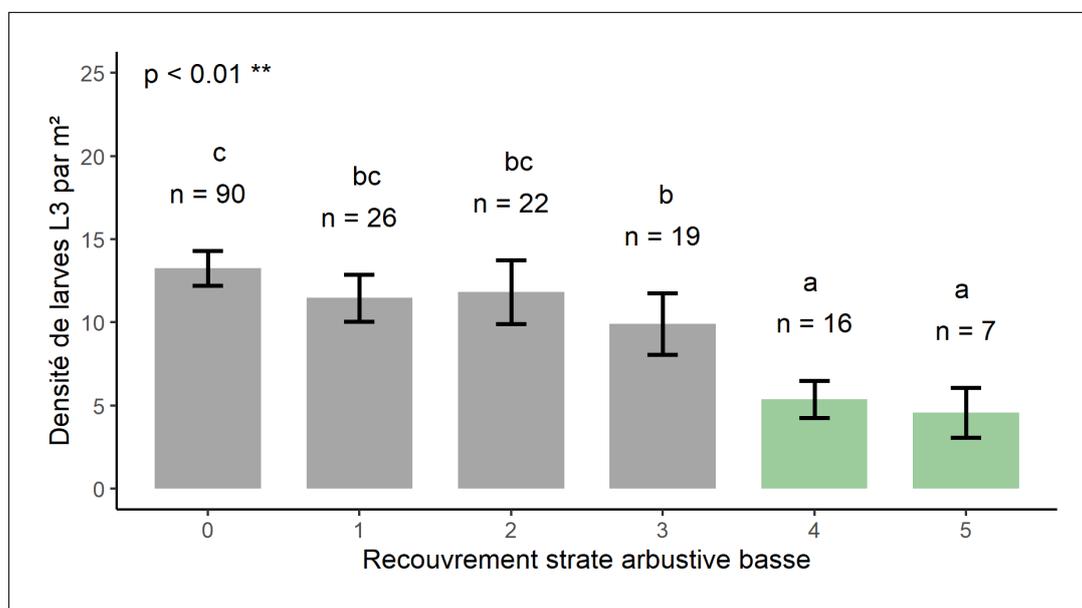


FIGURE B.37 – Densité moyenne de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive basse. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves par classe de recouvrement et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les couleurs différencient la classe de recouvrement « Ouvert » (gris) et « Fermé » (vert).

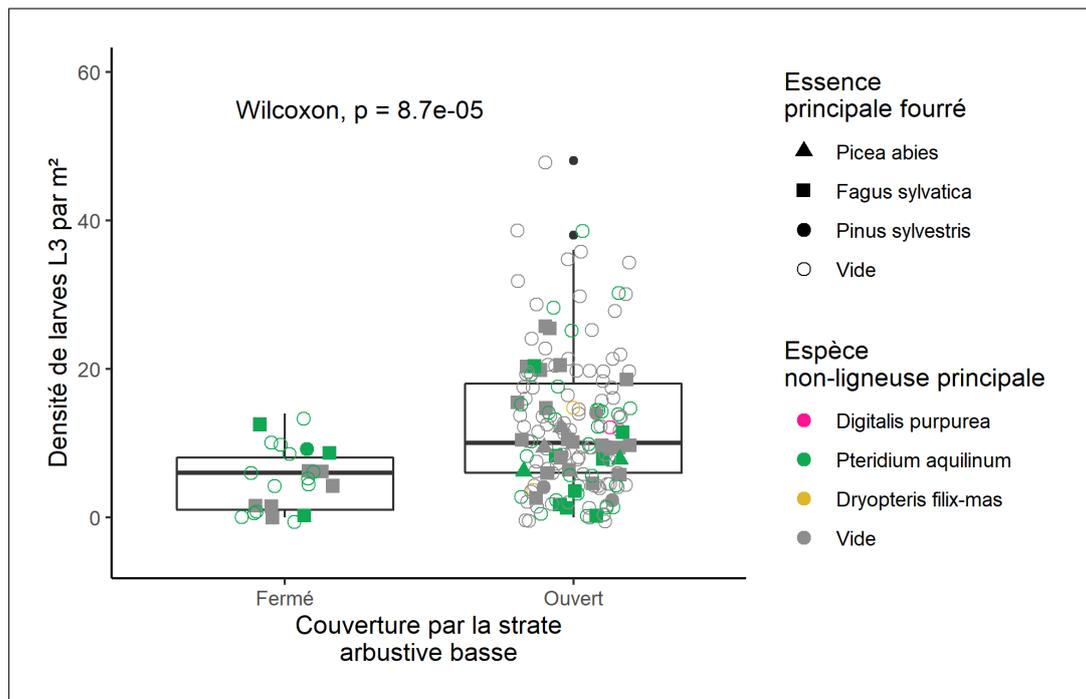


FIGURE B.38 – Boxplot de la densité de larves L3 pour les deux catégories de recouvrement de la strate arbustive basse. Les boîtes à moustaches représentent la médiane et le 1<sup>er</sup> et 3<sup>e</sup> quartiles.

Niemczyk et al. (2017) ont déjà montré une plus faible occurrence de larves L2 dans un peuplement forestier au stade du fourré. Néanmoins, ils ont aussi montré une plus forte occurrence de larves dans le sol sous un fort couvert de végétation herbacée au sol [62]. Nous n'avons pas assez de données concernant la végétation herbacée pour conforter ce résultat. Par contre, nos résultats sont relativement divergents des résultats de Švestka (2009) où le plus grand nombre de larves pondus l'était sous fort couvert (dans son cas principalement de jeunes pins sylvestre) [92]. Cependant, dans ces mêmes conditions de fort ombrage, la mortalité relative entre le stade L1 et L2 était plus importante dans ces milieux fortement ombragés (77% de mortalité) que dans les zones plus ouvertes (59% de mortalité dans les milieux moyennement ombragés) [92]. D'après Niemczyk (2017), cela serait l'effet d'organismes entomopathogènes en densité plus importante dans ces zones ombragées où les conditions microclimatiques (variation d'humidité dans le sol moins marquée (?)) leurs sont plus favorables [62].

En ce sens, Ferron (1965) mettait en évidence d'une part l'importance de la température sur le développement de *Beauveria tenella* (Delacr.) Siem. sur les larves de hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.) : les larves commençaient à être micosées à partir d'une température de 13°C dans le cas des meilleures conditions de contamination (forte humidité) et la température optimale était de 20°C [28]. D'autre part, il mettait en évidence la grande importance de l'humidité du sol : plus un sol est humide, mieux se développe le champignon. Ainsi, il faisait part de plusieurs études Allemande sur le pourcentage de mycose dans les sols : d'abord une étude sur *Beauveria densa* dont le pourcentage de mycose est très lié à l'humidité du sol (« en année très humide, 90% de mycoses dans la terre très humifère contre 72% dans le sol sableux ; en année plus sèche, 85% de mycoses dans la terre humifère contre 19% dans le sol sableux ») [84] ; puis une étude « sur les alluvions du Rhin, où les mycoses sont un facteur peu important (6 à 7%) de la régulation des populations larvaires de *Melolontha melolontha* L. et de *Melolontha hippocastani* F., en raison, semble-t-il, de la sécheresse estival » [64] [28].

La première hypothèse d'explication du nombre plus faible de larves sous fort recouvrement de la strate arbustive basse est l'effet barrière d'une végétation dense au sol (recrus) : c'est la réflexion dégagée de la cam-

pagne d'observation menée à Compiègne en 2016. Néanmoins, lors de cette campagne, il était observé un niveau important de ponte dans les zones recouvertes par la fougère aigle. C'est que la phénologie de cette dernière est plus tardive et qu'elle ne se trouve que sous forme de crosse au moment de l'émergence des hannetons adultes (ne recouvrant de fait pas totalement le sol).

La deuxième hypothèse certainement complémentaire à la première serait les conditions microclimatiques sous cette végétation dense plus favorables aux organismes entomopathogènes parasitant plus fortement les larves dans le sol. Il faut savoir que ces conditions microclimatiques sont largement modifiées par le couvert de la fougère aigle : ainsi lorsque le recouvrement par cette espèce est de 52%, la lumière incidente est réduite de 85% [23]. En outre, le taux d'humidité du sol reste plus grand sous ptéridaie (en comparaison avec une prairie sur stations similaires) [23]. De plus, les frondes contenant des acides phénoliques, intoxiquent le sol lors de la libération de ces derniers à l'automne [23]. Cela pose de réels problèmes allélopathiques au moment de la régénération des peuplements et peut aussi avoir un rôle dissuasif quant aux insectes phytophages. Par ailleurs, la fougère aigle a une capacité de réaction induite à l'herbivorie [83] par la libération de cyanure [23]; une réaction semblant plutôt se dérouler dans la partie aérienne de la plante [27]. Par contre, il est retrouvé dans les rhizomes et en faible quantité dans les racines, un glucoside norsesquiterne toxique (cancérigène pour l'homme), le ptaquiloside [27]. Ce même composé se retrouve d'ailleurs par lixiviation des frondes, dans la solution du sol à des concentrations pouvant être importantes [75]. Par ailleurs, le réseau de rhizome dans le sol pourrait jouer un autre rôle de barrière aux déplacements verticaux saisonniers des larves.

Enfin, la troisième hypothèse repose sur un argument de source d'alimentation des larves souterraines pour expliquer les faibles densités sous fougère aigle. Nous pouvons émettre l'hypothèse que les rhizomes et racines de fougère aigle sont peu appétents pour les larves de hanneton. Nous rappellerons la présence de composés toxiques pour certains animaux dans les rhizomes de la fougère aigle dont le ptaquiloside décrite précédemment [75].

Pour conclure sur l'importance d'un couvert par la strate arbustive basse, nous pouvons enfin mettre en œuvre une méthode d'inférence bayésienne. L'inférence bayésienne est issue de la formule de Bayes (formule de probabilité conditionnelle) :

$$P[H_A|D] = \frac{P[D|H_A] \times P[H_A]}{P[H_A] \times P[D|H_A] + P[H_B] \times P[D|H_B]} \quad (\text{B.8})$$

Où  $H_A$  est l'hypothèse (ou proposition) A,  $H_B$  est l'hypothèse (ou proposition) B et D est un évènement particulier. On dit de  $P[H_A|D]$  qu'il s'agit de la probabilité conditionnelle de l'hypothèse  $H_A$  sachant D.

Nous pouvons étendre cette formule à nos données : nous pouvons ainsi noter un recouvrement booléen de la strate arbustive basse (« ouvert » → coefficients d'abondance < 4 et « fermé » → coefficients d'abondance ≥ 4). De même, nous pouvons noter une abondance relative du nombre de larves dans le sol selon que la densité du nombre de larves est supérieure ou inférieure à la moyenne de la densité du nombre de larves (moyenne ≈ 11,42 larves par m<sup>2</sup>; « peu de larves » → < à la moyenne et le contraire pour « beaucoup de larves » (> à la moyenne)). Cela nous donne le tableau des évènements suivant (l'unité est « la placette »).

	Couvert arbb ouvert	Couvert arbb fermé	Total
Peu de larves	80	21	101
Beaucoup de larves	77	2	79
Total	157	23	180

TABLE B.10 – Tableau des évènements selon qu'il y ait peu ou beaucoup de larves et selon que la couverture par la strate arbustive basse (arbb) est ouverte ou fermée.

En relatif à ce que nous avons établi précédemment, nous pouvons établir deux hypothèses et un évènement qui nous intéresse particulièrement :

- $H_A$  : hypothèse « il y a peu de larves »  $P[H_A] = 101/180 \approx 0,561$  ;
- $H_B$  : hypothèse « il y a beaucoup de larves »  $P[H_B] = 79/180 \approx 0,439$  ;
- $D$  : évènement « couvert arbustif bas fermé » ;
- $P[D|H_A] = 21/101 \approx 0,208$  : probabilité que le couvert arbustif bas soit fermé alors qu'il y a peu de larves ;
- $P[D|H_B] = 2/79 \approx 0,025$  : probabilité que le couvert arbustif bas soit fermé alors qu'il y a beaucoup de larves.

Ce qui nous intéresse est de connaître la probabilité qu'il y ait **peu de larves** dans le sol (relativement à la moyenne) en sachant que le couvert arbustif bas est **fermé**.

$$P[H_A|D] = \frac{0,208 \times 0,561}{0,561 \times 0,208 + 0,439 \times 0,025} \approx 0,91 \quad (\text{B.9})$$

Ainsi, la probabilité qu'il y ait peu de larves dans le sol sachant que le couvert arbustif bas est fermé est d'environ **91%**.

Dans le sens contraire, la probabilité qu'il y ait beaucoup de larves dans le sol sachant que le couvert arbustif bas est fermé est d'environ 9%. Nous chiffrons ainsi l'importance de l'hypothèse selon laquelle une strate arbustive basse abondante est négativement corrélée au nombre de larves dans le sol. D'ailleurs, nous remarquons bien ici la conséquence de l'effet « fermeture par un fort recouvrement de la strate arbustive basse » : en milieux ouverts, il y a à peu près autant de placettes associées à un faible et un grand nombre de larves.

### B.4.3 Rôle du pin sylvestre

Par ailleurs, deux variables semblent avoir des relations invraisemblables avec la densité de larves de hanneton : la présence de pin sylvestre positivement corrélée et la proportion de surface terrière de pin sylvestre négativement corrélée. Nous avons dès lors déjà évoqué en partie une réponse à ce que l'on peut voir, à première vue, comme étant un paradoxe : plus il y a de pin sylvestre, moins il y a de larves et en parallèle, s'il y a du pin sylvestre, il y a plus de larves dans le sol. Nous avons montré alors que s'il n'y a pas de pin sylvestre, il y a aussi de manière générale moins de surface terrière et donc il y potentiellement une strate arbustive plus abondante. Nous voyons très bien cela au sein des graphiques ci-dessous. Certes, il y a moins de larves lorsqu'il n'y a pas de pin sylvestre (cf. Fig.B.39). Cependant, nous remarquons qu'il y a de moins en moins de surface terrière totale à mesure que la proportion de pin sylvestre baisse (cf. Fig.B.40). En parallèle, à mesure que la surface terrière baisse, nous relevons une plus forte probabilité de rencontrer une strate arbustive basse (cf. Fig.B.40) : la surface terrière est significativement plus élevée lorsqu'il y a absence de forte couverture du sol par une strate arbustive basse.

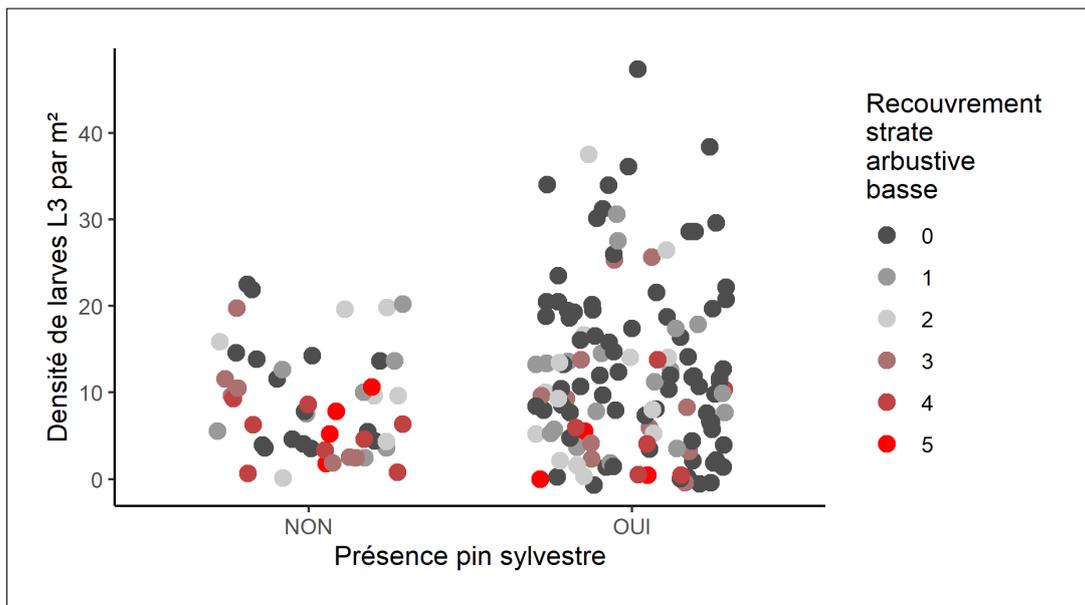


FIGURE B.39 – Densité de larves de hanneton dans le sol selon la présence ou non du pin sylvestre et le recouvrement par une strate arbustive basse.

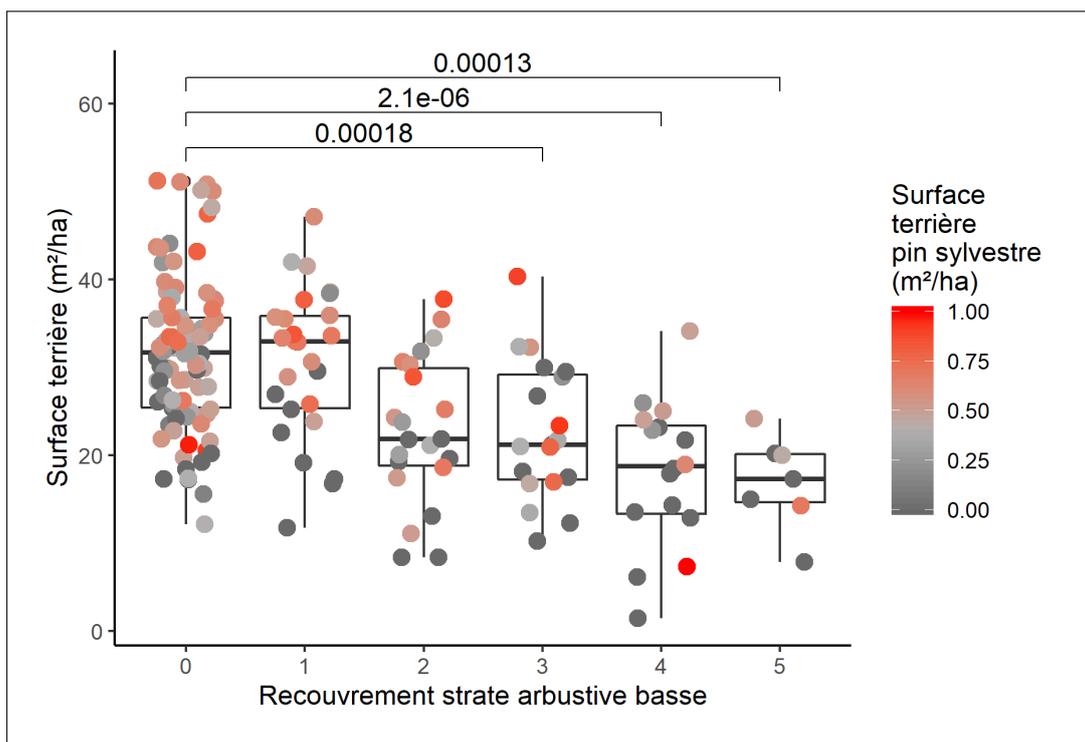


FIGURE B.40 – Recouvrement de la strate arbustive basse en fonction de la surface terrière relevée au sein de la placette de rayon = 10 mètres. Tests de comparaison de moyenne selon une méthode anova (analyse de la variance).

De ce fait, la strate arbustive basse est présente de manière plus importante lorsqu'il n'y a pas de pin sylvestre (cf. Fig.B.41 et Fig.B.42). Ainsi, l'absence de pin sylvestre indique indirectement (au sein de nos données) une plus forte couverture par la strate arbustive basse qui, nous l'avons vu, est négativement corrélée à la densité de larves de hanneton dans le sol. Ainsi, si l'on s'intéresse à la proportion de surface terrière de pin sylvestre seul, le pin sylvestre a plutôt un impact négatif sur la présence des larves de hanneton dans le sol. C'est un résultat proche de celui mis en avant par Niemczyk et al. (2017) qui montrait un plus faible nombre de larves dans le

sol en présence de pin sylvestre dans le peuplement [62]. De plus, au sein de nos données, c'est la proportion de pin sylvestre en non celle plus générale des essences résineuses, qui est la plus discriminante pour le nombre de larves de hanneton dans le sol.

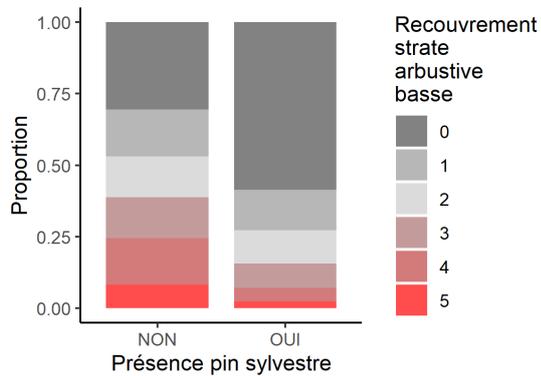


FIGURE B.41 – Proportion des classes de recouvrement par la strate arbustive basse selon qu'il y a présence ou non de pin sylvestre.

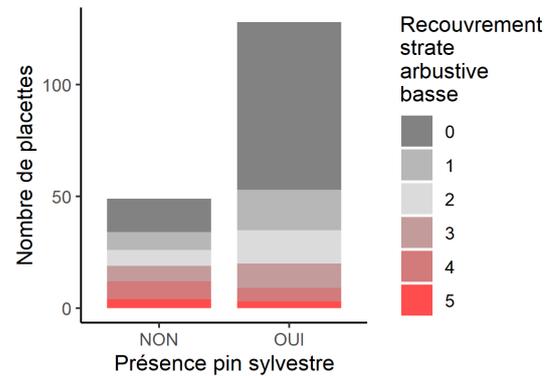


FIGURE B.42 – Dénombrement des placettes présentant du pin sylvestre ou non et pour les deux classes de présence, les classes de recouvrement par la strate arbustive basse.

Par ailleurs, dans notre analyse, il a été posé la question d'une interaction possible entre le pin sylvestre (sa présence et son abondance) et la fougère aigle. Ce que nous pouvons dire en accord avec nos données, c'est qu'il y a une proportion relativement similaire de placette contenant de la fougère aigle, qu'il y ait absence ou présence de pin sylvestre (cf. Fig.B.43). Il en est de même selon que la proportion de pin sylvestre est importante ou non (cf. Fig.B.44).

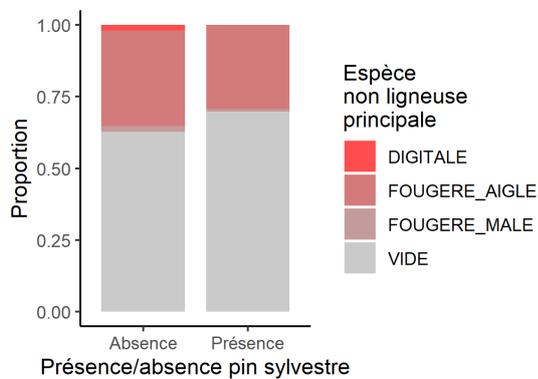


FIGURE B.43 – Proportion de placettes présentant de la fougère aigle selon qu'il y a présence ou non de pin sylvestre.

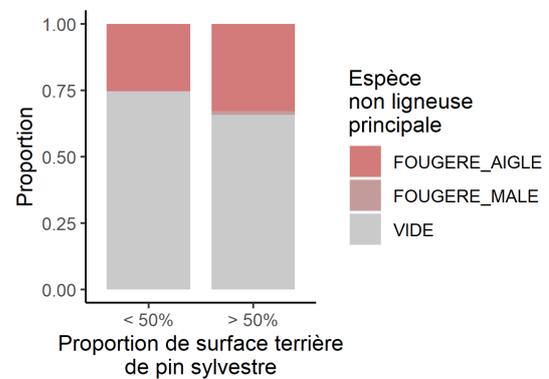


FIGURE B.44 – Proportion de placettes présentant de la fougère aigle pour les seules placettes contenant du pin sylvestre. La proportion de pin sylvestre est divisée en 2 classes (inférieur et supérieur à 50%).

Par ailleurs, nous retrouvons la fougère aigle en plus ou moins grande quantité et ce qu'il y ait absence, peu ou beaucoup de pin sylvestre sur la placette (cf. Fig.B.45).

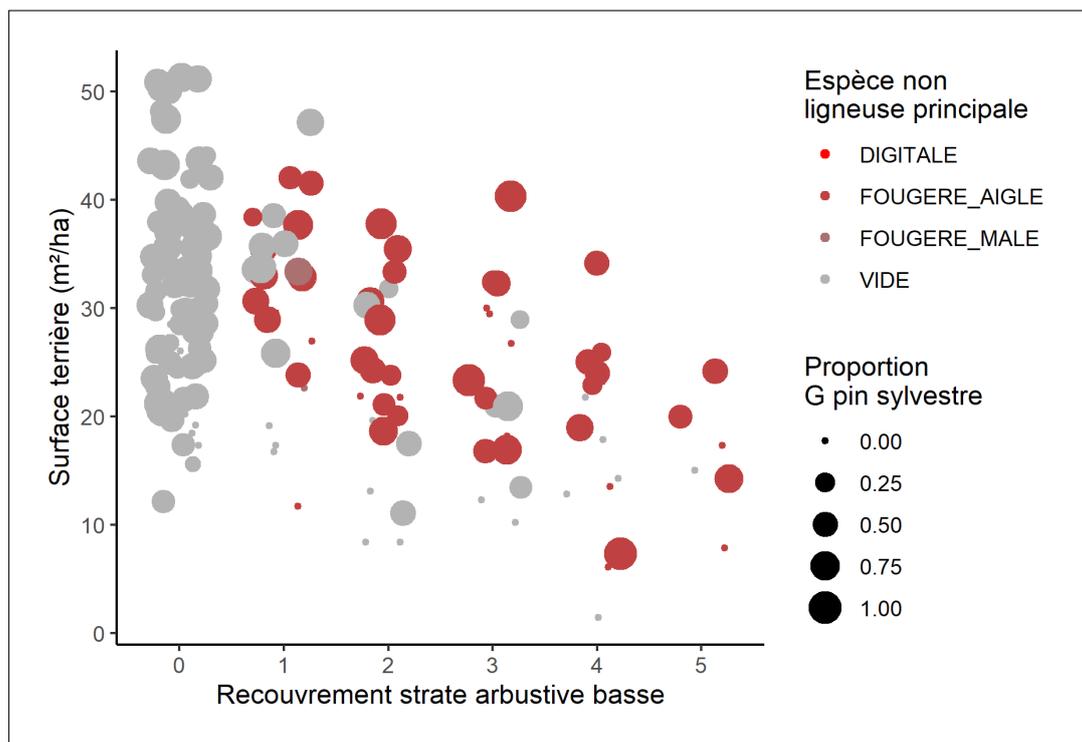


FIGURE B.45 – Recouvrement de la strate arbustive basse en fonction de la surface terrière relevée au sein de la placette de rayon = 10 mètres. Les couleurs représentent l'espèce non-ligneuse principale relevée sur la placette et la taille des points désignent la proportion de surface terrière de pin sylvestre.

#### B.4.4 Quelle physionomie forestière est défavorable à l'abondance des larves de hanneton forestier dans le sol ?

De ce fait, après avoir analysé l'ensemble des éléments relevés durant l'étude de 2018 et selon nos données, nous pouvons décrire un type de peuplement forestier plutôt défavorable à l'abondance de larves de hanneton dans le sol. Rappelons néanmoins qu'il s'agit de types de peuplements s'intégrant dans les peuplements sélectionnés au moment du protocole : peuplements mûrs et mélangés. Nous entendons bien utiliser le terme « abondance » sans extrapoler les paramètres à l'œuvre quant à un plus ou moins grand nombre de larves dans le sol : est-ce un choix de la femelle adulte ? ; est-ce dû à la survie des larves ? ... Ces paramètres ont été discutés avant et sont des hypothèses qui restent à tester.

Le peuplement ainsi défavorable à une grande abondance de larves est un **peuplement présentant 2 strates, relativement ouvert, composé d'une part relativement importante de pin sylvestre et présentant une végétation au sol (strate arbustive basse) plutôt très abondante**. Dans le cadre de nos données, cette végétation au sol était soit seulement composée de hêtre commun ou de fougère aigle ou parfois des deux mélangés. À savoir que dans un souci purement sylvicole, il serait plutôt intéressant d'être en présence de recrues ligneux (sous la forme d'un fourré feuillu). Nous avons seulement (en très grande majorité) des échantillons où la strate arbustive basse est composée de hêtre commun ou de fougère aigle ; néanmoins, nous avons pu voir pendant le workshop Benchafor, lors de la journée terrain que l'on retrouvait une différence nette d'état du système racinaire beaucoup plus développé sur un semis de pin sylvestre issue d'un fourré dense en comparaison au système racinaire d'un semis de pin sylvestre présent à une dizaine de mètres du premier mais dans une zone plus ouverte (cf. Fig.B.46).

En terme sylvicole, cela pourrait se traduire par un peuplement majoritairement résineux (pin sylvestre), à structure hétérogène (traitement régulier « dynamique »), c'est à dire présentant 2 strates de végétation marquées avec une abondante strate arbustive basse. Néanmoins, nous entendons bien que sur un peuplement infesté par les larves de hanneton, composé entièrement d'essences feuillues et montrant des traces de dépérissement marqués, il est préférable d'être relativement prudent et d'éviter toute intervention trop importante pouvant amener à un dépérissement généralisé du peuplement faisant perdre de fait le potentiel d'ensemencement de la parcelle en question. Au contraire, en étant prudent, il est potentiellement possible de réintégrer des zones de fourrés défavorables aux larves.

De même, dans les zones de fourrés, il est préférable d'éviter les ouvertures trop importantes comme les cloisonnements sylvicoles et dans certaines situations, il sera nécessaire de se montrer prudent en ne créant pas par exemple des cloisonnements trop rapprochés les uns des autres, au risque de réintroduire le hanneton au sein de ces jeunes peuplements. Enfin, lorsque nous discutons de strates arbustives basses, nous discutons en partie de dynamique ligneuse. Cette dernière se trouve dans l'ensemble des forêts touchées par une phase épidémique de hanneton forestier, compromise par un équilibre sylvo-cynégétique perdu. Nous pouvons par exemple citer l'exemple de la forêt domaniale d'Arc-en-Barrois où en 1976, certaines zones étaient fortement impactées par la pression des ongulés. Au sein de ces zones, en comparaison des zones où la pression était plus faible, la strate arbustive basse était moins dense au profit d'espèces herbacée pionnières [11].



FIGURE B.46 – Photo de comparaison de deux systèmes racinaires de pin sylvestre. À gauche : semis issu d'un fourré dense de pin sylvestre → système racinaire dont racine pivot bien développé ; à droite : semis présent à une dizaine de mètres mais issu d'une zone plus ouverte → système racinaire peu développé et absence de racine pivot car consommation par les larves.

#### B.4.5 Arbre de régression

Pour conclure notre discussion, nous avons mis en œuvre la méthode de construction d'un arbre de régression (CART = Classification and regression trees). Dans le but d'exposer son utilisation, revenons à la base : nous cherchons à expliquer une variable  $Y$  par un ensemble de variables explicatives  $X$ , vecteur de taille  $p$  ( $p$  étant le nombre de variables explicatives). Le modèle prend alors la forme  $Y = \beta X$  et les méthodes statistiques cherchent à estimer les coefficients  $\beta$ . Dans ce cadre, nous pouvons utiliser des modèles paramétriques liées à des hypothèses sur la distribution de la variable à expliquer (par exemple, nous avons précédemment utilisé des modèles joint à l'hypothèse que le nombre de larves dans le sol suit une distribution Poissonnienne). La méthode CART est une méthode non-paramétrique et donc plus facile à utiliser mais, de fait, associée à une puissance statistique plus faible. Ici elle nous permet de valider les modèles présentés ci-avant et d'apporter un éclairage sur le type de peuplement défavorable à la densité de larves dans le sol. La méthode CART partitionne l'espace formé par l'ensemble des variables explicative  $X$  en tentant de réduire la variance de chaque partie créée (que l'on retrouve sous forme de nœuds dans l'arbre de régression) [33]. Cette méthode permet de créer un modèle non-paramétrique sous une forme visuelle facilement interprétable (cf. Fig.B.47). Elle a été théorisée par Breiman et al. en 1984 [13]. Contrairement à une régression linéaire dont la pente est par définition linéaire ;

dans le cas d'un modèle CART, la pente d'estimation de la valeur  $Y$  se trouve sous forme d'escalier (chaque marche représentant la moyenne  $Y$  pour chaque sous-ensemble de l'ensemble des variables explicatives  $X$ ) [13].

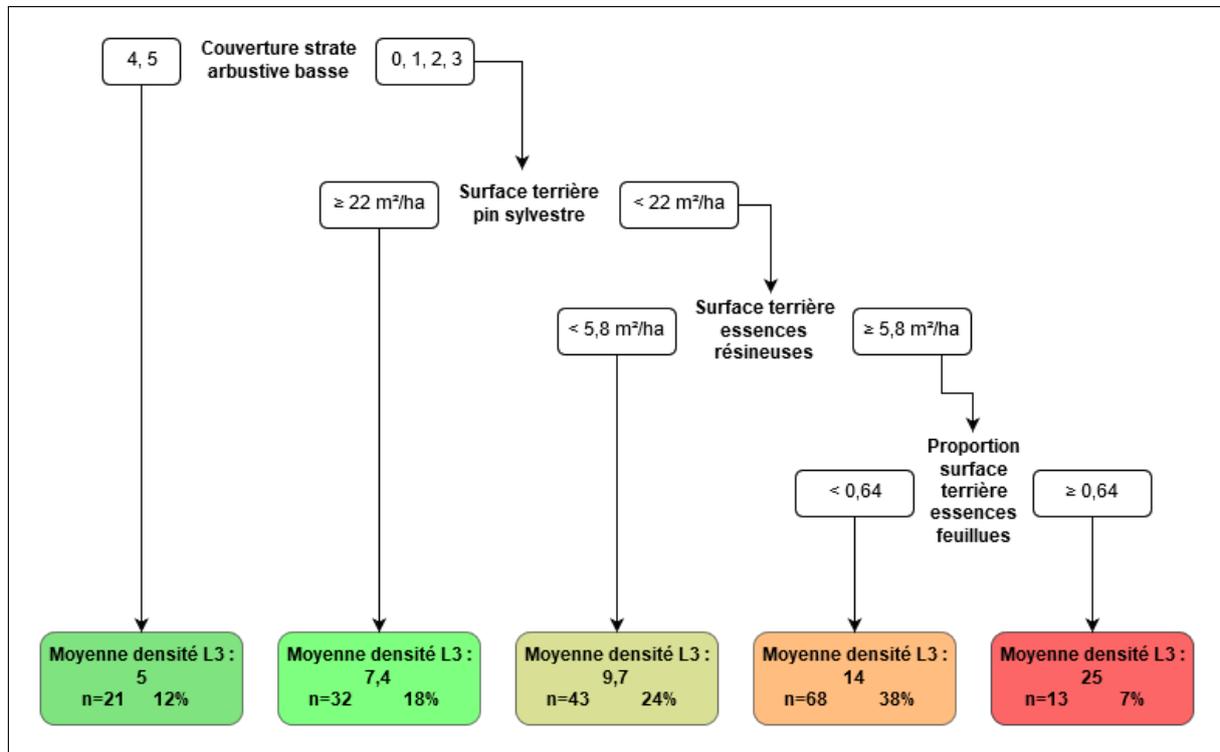


FIGURE B.47 – Arbre de régression prédisant le nombre de larves de hanneton dans le sol selon notre table de données. Les couleurs représentent le nombre de larves moyen pour chacun des sous-groupes : du vert où il y en a relativement peu au rouge où il y en a le plus. Le « Nb L3 » représente la moyenne du nombre de larves pour chaque nœud (5 larves étant la densité moyenne pour les classes 4 et 5 de recouvrement par la strate arbustive basse).

Les nœuds principaux de notre arbre de régression, c'est à dire les plus « significatifs » sont, de même que pour nos modèles précédents : la strate arbustive basse et la surface terrière de pin sylvestre. Nous voyons que plus le recouvrement par la strate arbustive basse est fort et moins il y a de larves en moyenne. De même avec la surface terrière de pin sylvestre : si elle est supérieure ou égale à 22 m<sup>2</sup>/ha, alors il y a en moyenne moins de larves dans le sol que si elle est inférieure à cette valeur. Le nœud « surface terrière résineuse » est difficilement interprétable : nous sommes dans une situation où il y a peu de couvert arbustif au sol, où le pin sylvestre est présent à moins de 22 m<sup>2</sup>/ha. Nous voyons sur la figure B.48 que la surface terrière de pin sylvestre est très corrélée à la surface terrière résineuse. Par ailleurs, nous remarquons qu'il y a très peu de points en dessous de 5,8 m<sup>2</sup>/ha de surface terrière résineuse/pin sylvestre sauf les nombreux points à 0. Nous avons précédemment vu que lorsqu'il y a peu de surface terrière de pin sylvestre, il y a peu de surface terrière totale et une probabilité accrue de rencontrer de la végétation au sol (cf. section B).

Pour le nombre le plus élevé de larves moyen (nb L3 = 25), malgré la faible quantité de pin sylvestre, il y a au moins 5,8 m<sup>2</sup>/ha de surface terrière résineuse et en mélange avec une proportion d'au moins 64% de feuillus sur la surface terrière. De ce fait, les peuplements assez refermés, composés d'un minimum de résineux et d'une majorité de feuillus sont les peuplements où la présence de larves dans le sol est la plus importante.

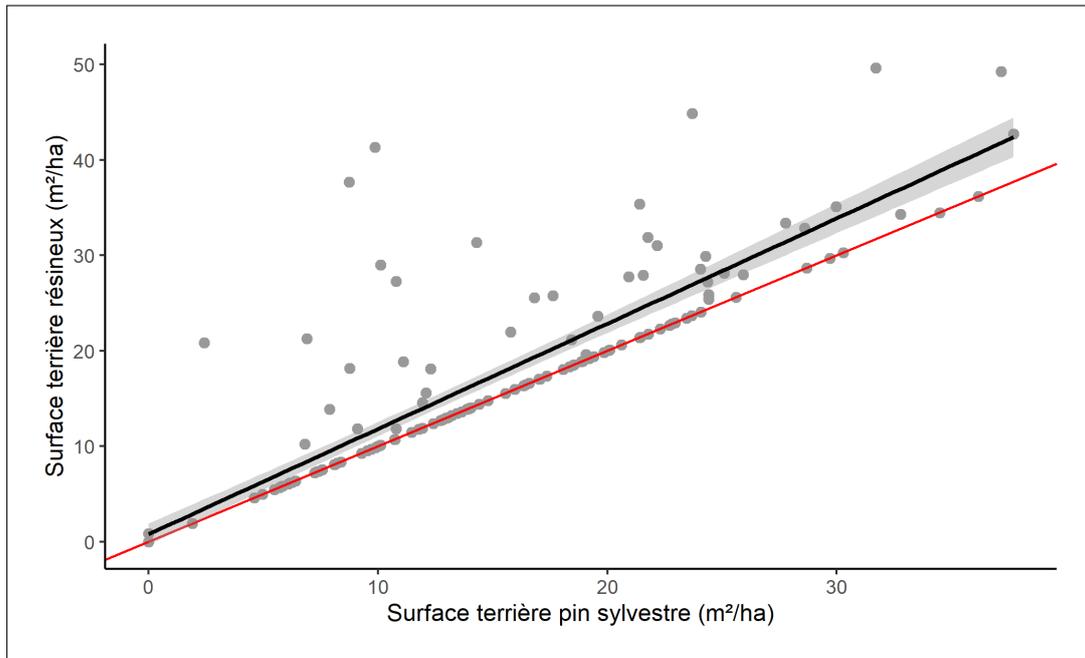


FIGURE B.48 – Relation entre la surface terrière de pin sylvestre et la surface terrière résineux. En rouge : droite de linéarité (pente = 1, ordonnée à l'origine = 0); en noir : droite de régression linéaire. On voit que la relation est pratiquement linéaire.

## B.5 Conclusion

À travers cette étude menée en 2018, nous avons cherché à caractériser les zones de plus ou moins forte abondance des larves de hanneton forestier dans le sol. Pour rappel, cette étude s'inscrit plus généralement dans la continuité des résultats de l'étude de 2014 qui concluait sur un nombre plus élevé de larves de hanneton dans les peuplements âgés (mûrs) et mélangés (chêne - hêtre en mélange avec du pin sylvestre). Notre objectif premier était alors de préciser l'interaction entre la surface terrière et l'abondance de larves dans le sol. L'objectif second était d'arriver à décrire relativement finement l'environnement forestier autour des fosses creusées et d'en faire le lien avec l'abondance de larves ; le tout en zone infestée.

Ainsi, d'après les données relevées sur le terrain, nous pouvons décrire le peuplement type défavorable à la présence de larves dans le sol (au sein de notre sélection de peuplements mûrs et mélangés) : **il s'agit d'un peuplement relativement ouvert, composé de 2 strates marquées : canopée composée d'une proportion importante de pin sylvestre et une strate arbustive basse (entre 0.3 et 2 mètres de haut) plutôt très abondante**. Au contraire, les peuplements où le nombre de larves devrait être le plus élevé sont des peuplements adultes, homogènes, relativement capitalisés et sans végétation au sol, présentant une petite fraction de résineux et surtout une proportion importante d'arbres feuillus.

Néanmoins, nous devons bien mettre en avant que notre étude est une image à un instant  $t$  mais que la phase épidémique revêt une dimension temporelle importante. Nous avons observé des tâches de semis peu denses totalement ravagées par la consommation racinaire des larves sous-terraines. Nous observons le même phénomène autour des îlots denses de régénération. Ainsi, lorsque nous évoquons le besoin de présence d'une strate arbustive basse au sein des peuplements, il est nécessaire que cette strate soit présente sur des surfaces relativement importantes au risque de les voir disparaître à cause de l'implantation périphérique à ces îlots des larves de hanneton. Par ailleurs, nous rappelons que lorsque nous discutons du besoin de présence de cette strate arbustive basse, nous sommes dans l'obligation d'évoquer la nécessité du maintien ou du retour à un équilibre entre ce que le milieu peut produire de biomasse et la consommation par les ongulés.



FIGURE B.49 – Mortalité d'une tâche de semis relativement peu dense à cause de la consommation racinaire par les larves de hanneton. ©Jérémy Cours

---

---

## APPENDIX C

---

STUDY ON FOREST COCKCHAFFER  
(*MELOLONTHA HIPPOCASTANI*) HABITAT.  
STUDY REALISED IN NORTH VOSGES  
MOUNTAINS IN 2018. ENGLISH VERSION.

## C.1 Introduction

Cockchafer (of genus *Melolontha*) are quite big coleoptera, belonging to scarabaeidae family [59]. They have been known for a long time as a pest in agriculture and in forest [59]. Thus, we find contribution from several authors at 19th century concerning cockchafer biology [37] or its mores, damage and defences against [71].

Within forests, the ecosystem which interest us, 2 species are mainly spotlighted in damage :

- Forest cockchafer (*Melolontha hippocastani* Fabr.)
- Common cockchafer (*Melolontha melolontha* L. previously named *Melolontha vulgaris* [71])

Cockchafer, as whole coleoptera is an insect with complete metamorphosis. It means that its life is splitted into 3 development phases: larval stage, nymphal stage and imago stage. For the specie which interest us in this study (forest cockchafer), if the imago stage does not last more than one year (of which only one month out of the ground), the larval stage is much more longer, extending over 3 years. Larval stage is underground and larvae diet is mainly composed of plant roots. It is this aspect of insect life which lead us to study this specie in this study. By this root consumption, larvae destroy regeneration within forest parcels and weaken adult trees. On seedlings, it is sometime the whole root system which is ate [90]. The most often, it stays no more than taproot which have too big diameter to be eat entirely.

One element makes population control difficult: polyphagous diet of specie and both, at larval and imago stage. Therefore, larvae eat roots of oak (*Quercus* spp.), common beech (*Fagus sylvatica*) and even Scots pine (*Pinus sylvestris*). This root consumption results growth low of plants: it induces reduction of water absorption leading a reduction of photosynthesis rate [45]. Trees encounter water stress and does not maintained its secondary metabolism to insure primary metabolism (metabolisme essentiel for plant survive) [12]. This impossibility to maintain secondary metabolism means that plants lost there defences against herbivory. Forest cockchafer emergence, every 4 years, have a strong impact on tree growth because of defoliation [8].

Cockchafer damage is report in big number of European countries: Poland [97], Czech Republic [91], Germany [94] or also Russia [7].

In France, we live for almost a decade an epidemic phase within several sandy forests in Picardie (Compiègne-Laigue, Chantilly), in the south of Île-de-France (Fontainebleau) and in Vosges mountain (Northern Vosges). Within these forest massifs, forest cockchafer cause significant damage in seedling patches and weaken adult trees.

Despite these observations of generalized damage and several studies on the topic Malgré ces constats de dégâts généralisés et plusieurs études sur le sujet [92] [90] [62], we do not have quite a lot of elements to understand spatial repartition of forest cockchafer larvae in forest. Also, we do not know what determine the choice of laying place by adult female and what forest condition determine larvae survival.

Then, we search in this report to better understand characteristics of forest stands linked to more or less larvae number in soil.

## C.2 Material and methods

### C.2.1 Preamble

The first objective of protocol is to characterised the abundance of forest cockchafer larvae (in our case, at third instar) within soil according to several ecological variables. We tried to describe as finely as possible forest environment. For this, we stratified vertical dimension in several categories : each for one particular vegetation layers. Each layer is described in circular plot nested with different radius(cf. Fig.C.1).

**Herbaceous layer** : described within 1 meter radius plot, it is all vegetation present between 0 and 30 cm high ;

**Shrub layer** : described within 4 meters radius plot, this layer is splitted in 2 parts : low shrub layer presents between 0,30 and 2 meters high and then high shrub layer presents between 2 and 7 meters high ;

**Tree layer** : described within 10 meters radius plot, it represents all vegetation which measure more than 7 meters high.

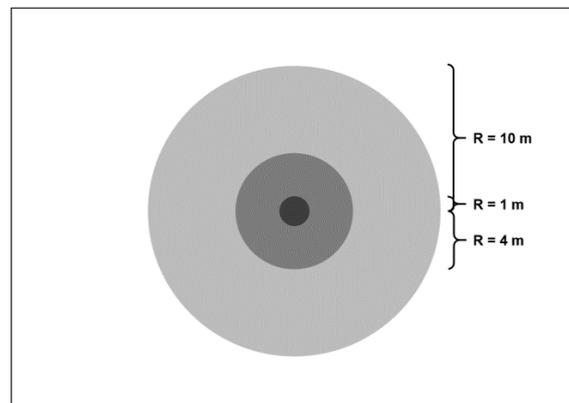


Figure C.1 – Organization of nested plots for forest environment description.

Originally, this study is the continuation of another study, coordinated in 2014 by Nageleisen et al. in Ingwiller state forest. The 2014 study concluded with the redaction of one article [60] in "Revue forestière française" (a french forest publication edited by AgroParisTech in Nancy). This study consisted in realisation of 1100 sample points in Ingwiller forest and surroundings. Within these 1100 points, 967 served for statistical analysis of favourable factors for forest cockchafer. Some dendrometic variables was significant : there was positive correlation between deciduous trees basal area and number of larvae in soil. Furthermore, the larvae number was higher in old and mix (*Fagus sylvatica*, *Quercus spp.* and *Pinus sylvestris*) forest stands (cf. Annexe ??). The other assumptions was the higher density of larvae within basal area between 15 to 25 m<sup>2</sup>/ha. For information, every statistical treatments are perform with R software [72].

### C.2.2 Forest parcels choice and study plots implementation

#### Forest parcels choice

First, selectionned plots should be infested by cockhafer larvae. For this, we used presence map of larvae in soil derived from 2014 study [60] (cf. Fig.C.2 et Fig.C.3). Furthermore, we relied on observations from ONF field colleagues.

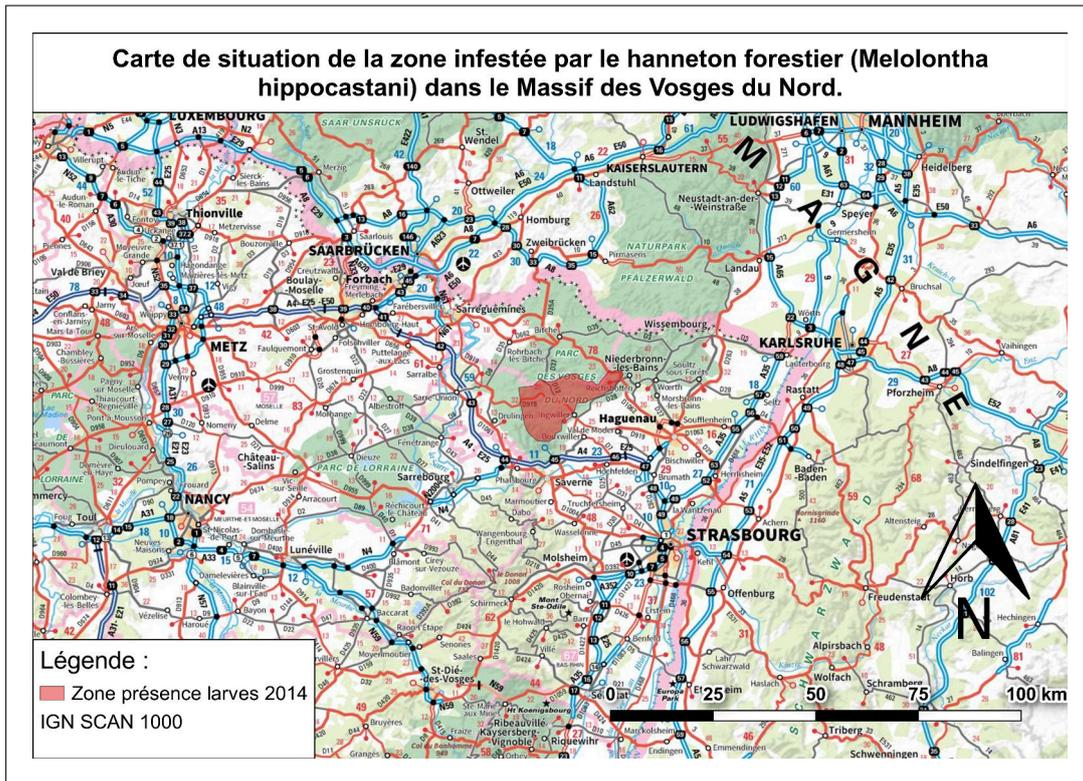


Figure C.2 – Location map of infested area by forest cockchafer larvae in 2014. It is potentially 21 000 ha infested by cockchafer larvae. Data : ©IGN

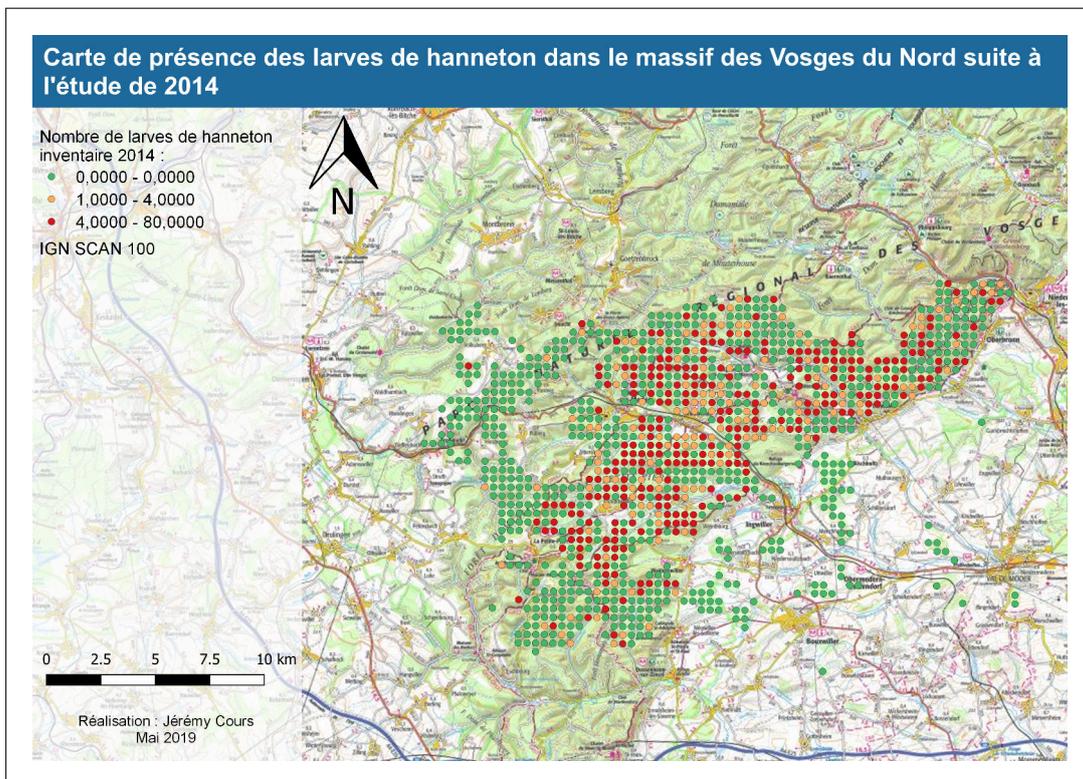


Figure C.3 – Presentation map of 2014 study results. Legend: larvae density (nb/m<sup>2</sup>). Data : ©IGN

In objective of repetition of our samples, we decided to select 9 forest parcels where we installed 20 measure plots. In order to stretch a basal area gradient, our interest variable in this study, we selected 3 parcels defined by open stands, 3 parcels defined by closed stands and 3 parcels defined by intermediary closure of stands.

Moreover, selected parcels must don't be impacted by forest intervention (harvest) since last adult emergence in 2015.

Furthermore, we searched forest parcels characterized by similar topography, which mean in flat environment. The objective was to reduce potential effects of other factors. In addition, we looked for most infested by larvae type of stand according to 2014 study. It means old stand composed by mix of oak, beech and scots pine (cf. Appendix ??) ; mix relatively common in forests of North Vosges mountains (cf. Table C.1).

Forest	parcel	Mean BA	% coniferous BA	% deciduous BA
FD Ingwiller	100	31 ± 7	52%	48%
FD Ingwiller	106	26 ± 6	5%	95%
FD Ingwiller	117 A	34 ± 7	76%	24%
FD Ingwiller	117 B	27 ± 10	67%	33%
FD Ingwiller	141	31 ± 8	46%	54%
FD Ingwiller	155	20 ± 8	13%	87%
FD Ingwiller	201	36 ± 11	73%	27%
FD Ingwiller	203	24 ± 9	45%	55%
FD La Petite Pierre Sud	13	22 ± 11	38%	62%

Table C.1 – Traits of forest parcels used for the study. Abbreviation meaning : BA = basal area ; FD = state forest.

Globally, choice strategy of stand more or less "opened" was good because we have a good gradient of basal area (cf. Fig.C.4).

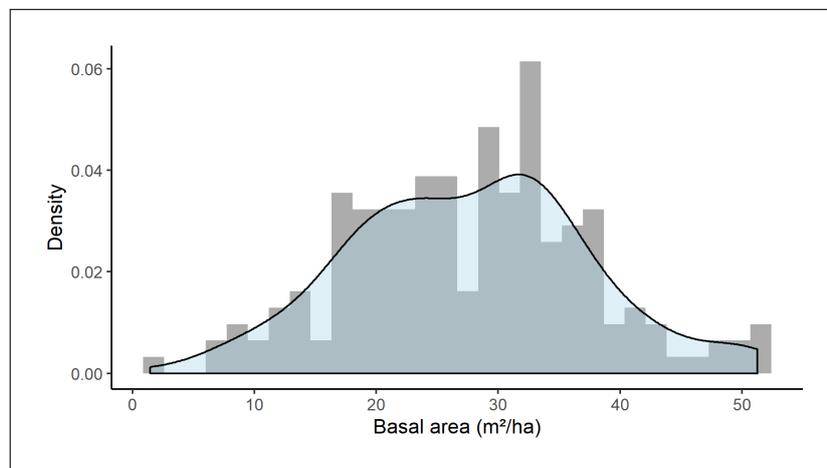


Figure C.4 – Density curve (distribution) and histogram of basal area measured on each study plot.

Therefore, we selected several forest parcels in the hole area already infested by forest cockchafer larvae in 2014. These selected parcels are located around Wimmenau (67) city. We notice that grub number means found in 2018, are globally (very) high (cf. Fig.C.5).

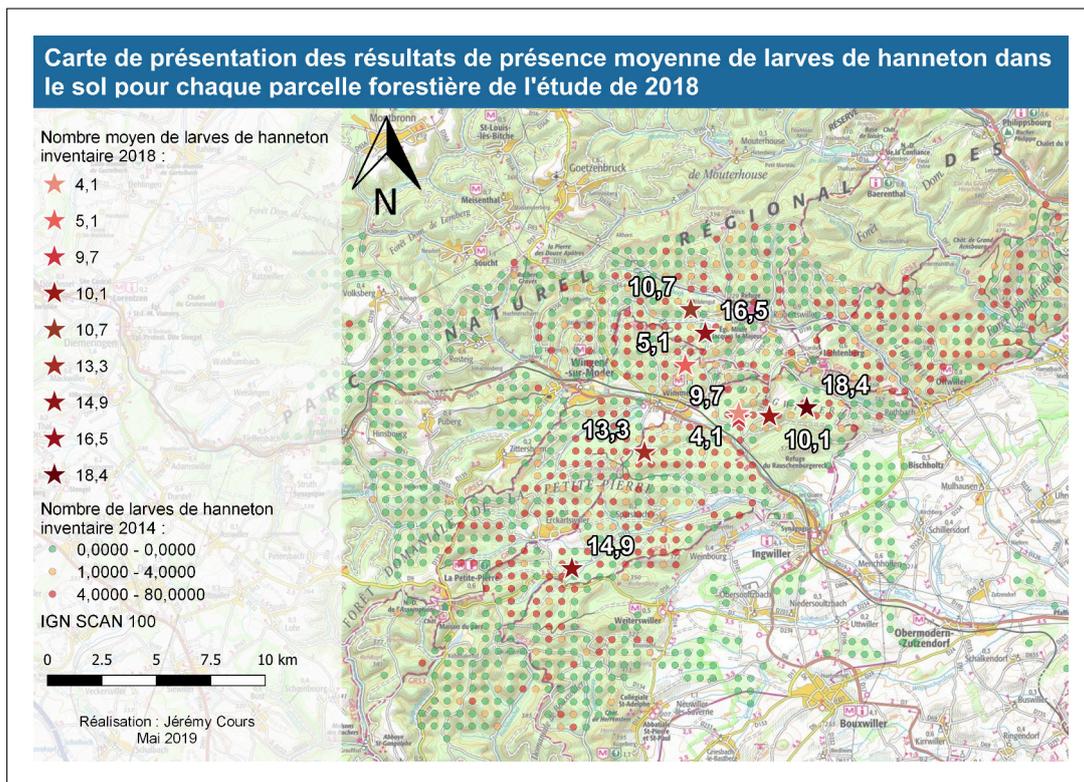


Figure C.5 – Presentation map of 2014 study results (transparent points) and 2018 study results (stars). Numbers represent larvae (L3) number mean (nb/m<sup>2</sup>) for each forest parcels. We notice that we searched to stay in infested area. Data : ©IGN

Lastly, we searched forest stands relatively similar. 2014 study learned us that larvae density is higher in old forests composed by a mixture of main Vosges mountains species : Scots pine, common beech and oak (sessile and pedunculate).

### Study plots implementation: progression and sampling plan

Inside each forest parcels selected, we implemented U shape transect (round trip) with 40 meters of separation between each study plot (nested circular plots described before). We installed 20 plots in each forest parcels : 10 on the way and 10 on the way back (cf. Fig.C.6). The choice of 20 plots was empiric : we looked a relatively good description level for basal area gradient. But in parallel, we looked for reduce protocol load in its implementation.

Our objective was to implement a system both statistically valid and flexible to every specific case eventually meet on field.

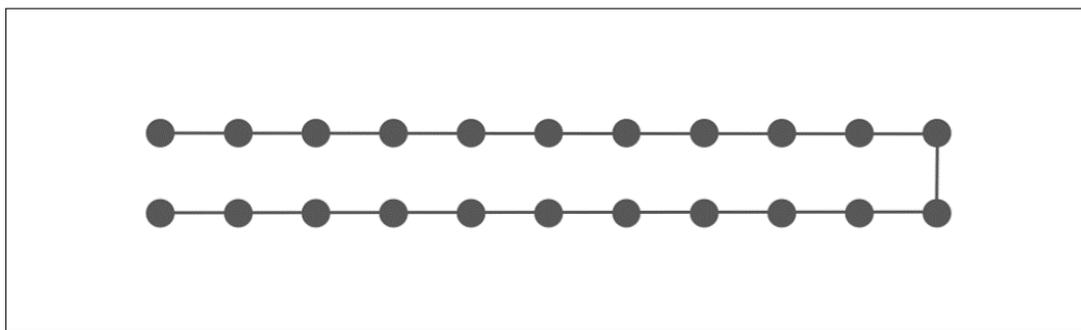


Figure C.6 – *Diagram of transect implemented in field. It can have certain similarities to systematic sampling but it is more flexible to field situations. Separation between each point is 40 meters.*

### C.2.3 Data collection

As we precised before, to characterised forest environment around plots center, we splited vertical dimension in several vegetation layer. We described each of these layers in circular plots determined by unequal rays : 1 meter (herbaceous), 4 meters (shrub) and 10 meters (tree).

For both herbaceous and shrub layer, cover was described according to "abundance-dominance method" from Braun-Blanquet [54]. This method provide semi-quantitative (or qualitative ordinal) data according to several **abundance-dominance** classes :

- 0** : absence of described layer on studied area ;
- 1** : cover of 1 to 10% of studied area ;
- 2** : cover of 11 to 25% of studied area ;
- 3** : cover of 26 to 50% of studied area ;
- 4** : cover of 51 to 75% of studied area ;
- 5** : cover of 76 to 100% of studied area ;

Lastly, in the assumption of significant operator effect, the measure of vegetation cover was achieved by 1 person for whole study plots.

#### Herbaceous layer

Herbaceous layer is defined as being vegetation present between 0 and 30 cm high. Measurements was done in logical order:

1. Cover measurement by abundance-dominance method for moss and herbaceous layers ;
2. Measurement of proportion of each species presence. Then, these proportions allow us to determine specific diversity through the calculation of Shannon diversity index [52] for each study plot ;
3. If seedling presence: precision of health status for each ligneous species ;
4. Measurement of mean high for non-ligneous species and then ligneous species at the nearest decimetre.

#### Shrub layer

Shrub layer is splited in 2 underclasses: low shrub layer between 0,30 and 2 meters high and high shrub layer between 2 and 7 meters high [5]. Variables described below are informed for the 2 layers, separately. Measurements was done in logical order:

1. Cover measurement by abundance-dominance method ;

2. Measurement of proportion of each species presence ;
3. Precision of health status for each ligneous species.

### Tree layer

Firstly, tree layer was described by a classic dendrometric diagnosis. Thus, within the 10 meters radius plot, circumference of every stem was measured ; for each tree, species and social position within stand (dominant, dominated and understorey vegetation) were informed.

Furthermore, measurement of global basal area was realized with a Relascope (angle gauge) at factor 1. This measure consisted in the realization of 4 inventories with Relascope at branches tips of a cross for which the direction is this of transect and the center is the same as the one in the plot (cf. Fig.C.7). These 4 measurements at each plot allow to inform about global forest ambiance.

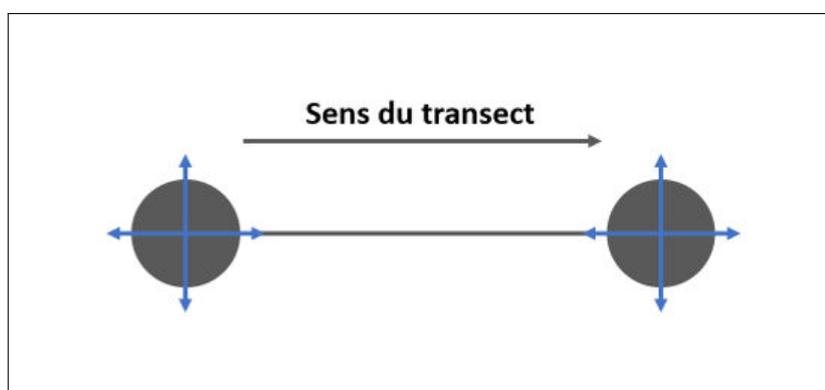


Figure C.7 – Diagram of realization of 4 Relascope inventories (arrows tips) around each plot center.

In addition, total height (until terminal bud of tree) was recorded on biggest and third biggest stems within the 10 meters radius plot. On these stems, health status was rated according to DEPERIS protocol [36]. This protocole rates tree health status by cross of branches mortality and lack of branching (deciduous trees)/lack of needles (coniferous trees). So, it can be implement both on deciduous and coniferous trees. This measure was also got by only one person on whole study plots.

### Microclimatic and microtopographic variables

Besides, 2 climate and topography study variables were measured. First, a measurement of relative light (light transmittance <sup>1</sup>) was realized just above the soil and at 1 meter high, at the center of each study plot. Used equipment measures photosynthetically active radiation (PAR) along a 1 meter pole (SunScan, Delta-T Devices, UK). The PAR includes wavelenghts from 400nm to 700nm and used by green foliage of plants during photosynthesis. Transmittance is measured as the PAR measured under the canopy divided by the PAR measured outside forest or in a big forest gap. Transmittance varies from 0 (no light at soil) to 1 (lack of forest cover). On the other hand, it was measured for each plot a topographic index determined by 4 different levels (1 = lateral water loss; 2 = as many losses as lateral contributions; 3 = positive lateral water contributions; 5 = exceptional water supplies) [47].

### Enumeration of larvae in the soil

1. Proportion of luminous flux passing through the canopy.

The larvae enumeration in the soil was done thanks 2 pits dug within each study plots. It was cubic pit which measured  $50 \times 50 \times 50$  cm. However, if bedrock was too close to soil surface, it was not possible to dig until 50 cm. In this case, reached depth was informed in observation. Two pits was dug on each study plot, at 1 meter from the plot center and preferentially in transect direction.



Figure C.8 – Photo of 2 pits dug for larvae enumeration. Ingwiller state forest (67). ©Jérémy Cours

## C.3 Results

### C.3.1 Characteristics of studied variable and consequences

In the english part, we will focused principally on significant results: then, you will see below results concerning correlations between larvae density in soil and cover of low shrub layer as well as presentation of one mixed model predicting larvae density.

But, before every analysis, we must observe the distribution of studied variable : density (nb/m<sup>2</sup>) of forest cockchafer larvae at third instar.

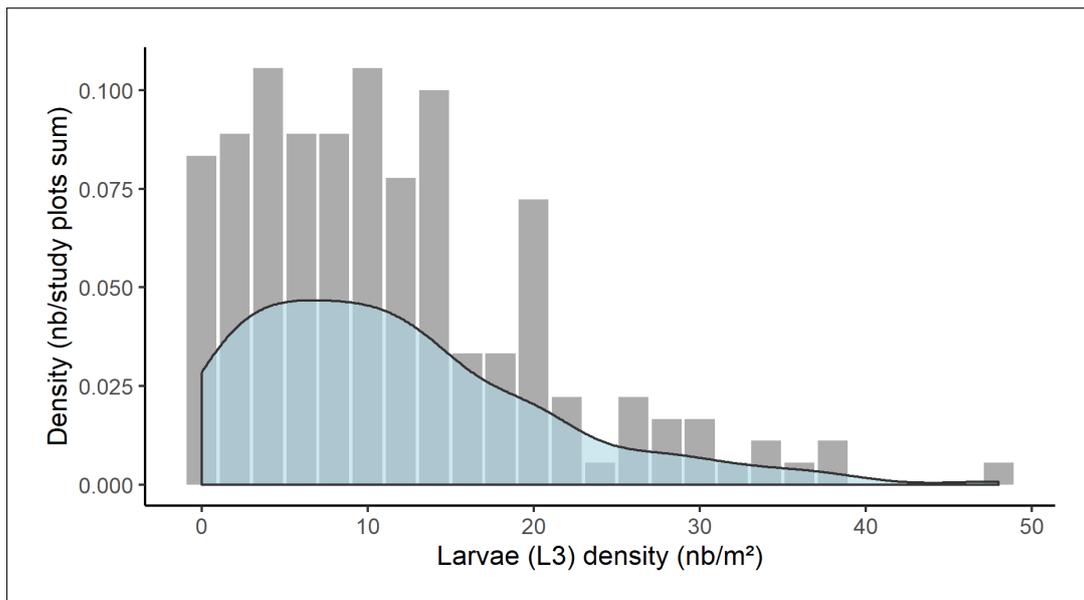


Figure C.9 – Density curve (distribution) and histogram of number of forest cockchafer larvae recorded in each study plots.

The distribution of our studied variable is asymmetric in direction of weaker values. This asymmetry was demonstrated through Shapiro-Wilk test on our interest variable ([74] ;  $p < 0.001$  with assumption  $H_0$  the distribution follows a normal distribution). Furthermore, it is counting data, it means that our variable is a discrete quantitative variable (it is not continuous: we can't have "half-grubs") and it cannot be negative. These two characteristics lead us to abandon linear model for the benefit of generalized linear model with Poisson family [61] (Poisson distribution of our interest variable). This kind of model is particularly well adapted to  $y$  counting variables [4].

According to Poisson law, probability to observe a  $y$  value is worth [26] [95] :

$$P(Y = y) = \frac{e^{-\mu} \mu^y}{y!} \quad y = 0, 1, 2, \dots \quad (\text{C.1})$$

Where  $\mu$  is the mean of distribution and also its variance (the equality between mean and variance of distribution is one characteristic of Poisson law  $E(Y) = Var(Y) = \mu$ ).

The link-function of Poisson regression is usually a log function :  $f(y) = \log(y)$  ; thus, it is un log-linear model [95].

$$\log(E(y)) = \alpha + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_i x_i \quad (\text{C.2})$$

Which can be rewrite :

$$E(y) = e^{\alpha + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_i x_i} \quad (\text{C.3})$$

Where  $E(y)$  is the expected value of  $y$  variable ;  $\alpha$  is the intercept (or constant term) ;  $\beta_i$  is coefficient associated to  $i^e$  explanatory variable  $x_i$ .

### C.3.2 Shrub layer

As defines before, shrub layer was splitted into 2 categories : low shrub layer between 0,30 and 2 meters high and high shrub layer with height integrated between 2 and 7 meters. Moreover, this layer was described within 4 meters radius plot. Main assumption for this layer is that it creates physical barrier for adult females during egg-laying flight. This assumption comes from field observations from forest managers. During each egg-laying, they observed females looking for open environment to land on the ground.

#### The basis of our hypothesis: a first study at Compiègne in 2016

In Compiègne state forest (north of Paris), an observation campaign was implemented during 2016 emergence. The objective was to better understand the environment where adult females prefer lay their eggs. Environments with different types of vegetation was selected and study plot of 100 m<sup>2</sup> was installed. Thus, on each plot, group of dozen people observed insect entry in soil and this, simultaneously with other groups present on other plots (and so other vegetation types). Plots was abandoned after entry in soil of more than 10 cockchafer females (then, location was described as being "highly infested"). The next day, the group reached another place. Thus, as there is not 10 buried females within a plot at the first observation evening, group returned on same place the next day. Therefore, for example, one plot was visited 5 days in a row because of the low number of buried females. In this specific case, egg layings number was cumulative from one evening to the next to reach 10. One of the results is the lower egg layings number inside forest regrowth (principally dense natural regeneration of oak (*Quercus spp.*), common hornbeam (*Carpinus betulus*) and common beech

(*Fagus sylvatica*). We can observe this result below (cf. Fig.C.10). We also note that globally, forest regrowth was relatively dense (cf. Fig.C.11 - cover always  $\geq 3$ ).

Statistical significance groups was performed thanks post-hoc Tukey method after statistical comparison of "least-square means". This kind of means allows us to partially liberate ourselves from inequality between sample size of each group ("n" cf. Fig.C.10). Package "lsmeans" was used in this case [50]. P.value to reject null hypothesis, it means that means of several groups (main vegetation) are statistically equal, is 0,001. Thus, at this threshold, "regrowth" group has significantly less number of egg-laying per day than the other groups (except "Prunus" group which is plot infested by *Prunus serotina* thicket). "n" is the sample size of each group.

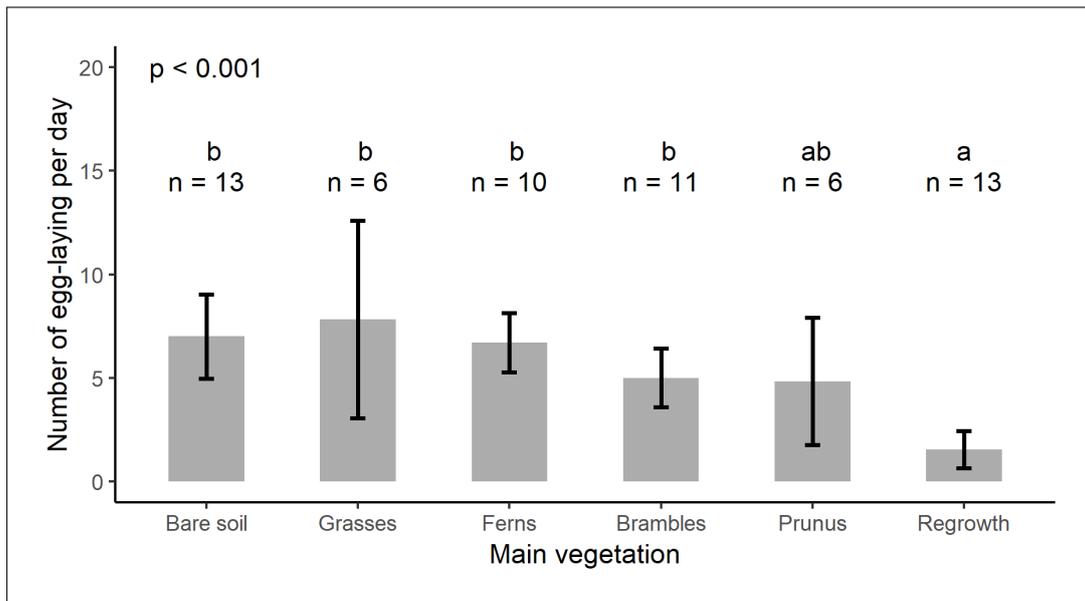


Figure C.10 – Number of egg-laying per day for each type of main vegetation during forest cockchafer emergence in Compiègne state forest in 2016. Histogram shows means of egg-laying number per day and error bars show standard errors <sup>2</sup>.

2.  $se = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$  with  $se$  = standard error ;  $\sigma$  = standard deviation ;  $n$  = sample size.

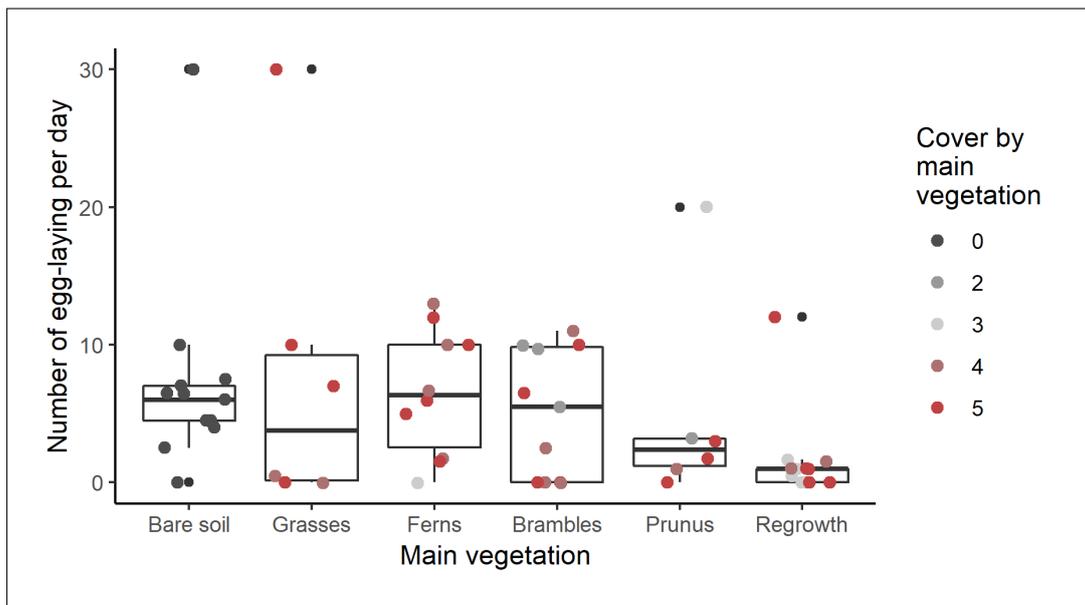


Figure C.11 – Number of egg-laying per day for each type of main vegetation and cover by the latter during forest cockchafer emergence in Compiègne state forest in 2016.

Furthermore, we count among observations of avoidance of place characterised by dense low shrub cover, testimonies of Joseph Meyer (2015) in Northern Vosges [56]. He recorded "[*imago female*] choose the last moment to easily land on clean ground, devoid of any annoying weeds or seedlings too dense and too high" [56].

### Low shrub layer

Back to our 2018 study, we firstly notice a gradual decrease of cockchafer larvae number within soil according to gradual covering by low shrub layer. In parallel, we also notice the decrease of sample size for each cover class, from the less dense to the denser. However, according to multiple mean comparisons of Tukey of least square means (calculated with Poisson regression correlating larvae number with low shrub cover), we observe significant differences of larvae number between open and close environment by low shrub layer (cf. Fig.C.12). The p.value representing the statistical significativity is equal to 0,01.

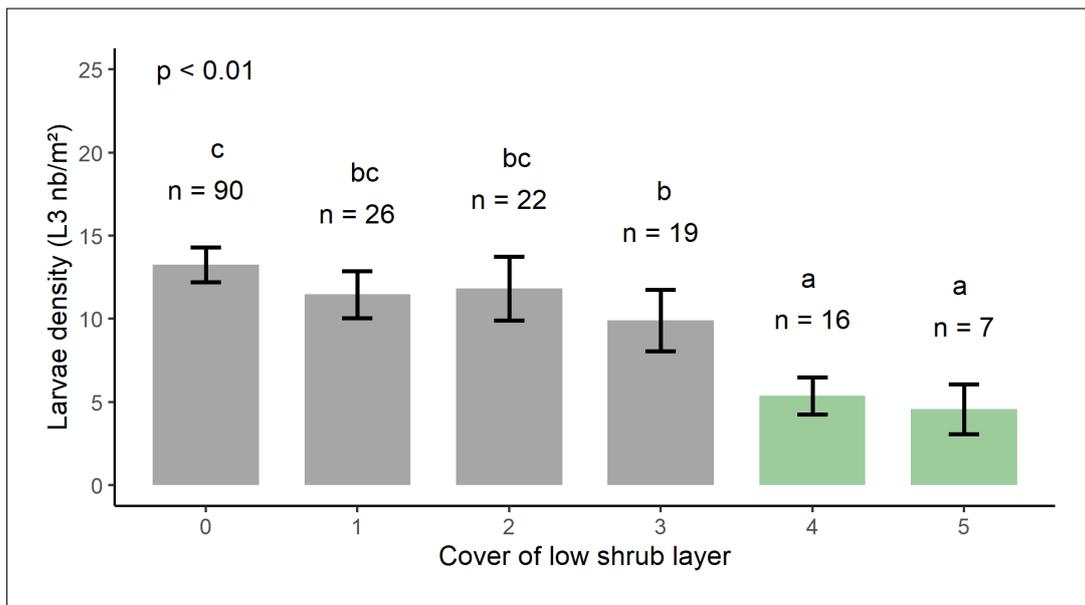


Figure C.12 – Larvae (L3) density for each cover class of low shrub layer. Histogram shows means of egg-laying number per day and error bars show standard errors. Colors allow to make the difference between open (grey) and close (green) cover.

However, as mentioned in paragraph before, we see strong disparities between sample size of each cover class. To try to correct this fact, we used least square means in multiple mean comparisons of Tukey. The means adjustment allow to partially "erased" imbalance between sample size of cover vegetation classes. The significance level still 0,01 (cf. Fig.C.13).

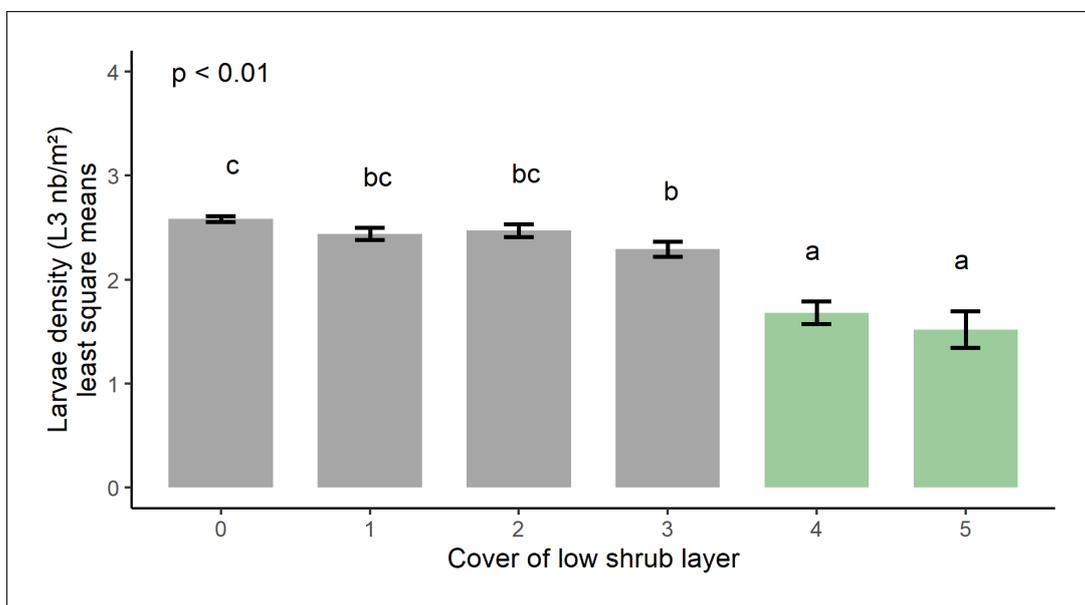


Figure C.13 – Larvae (L3) density for each cover class of low shrub layer (least square means). Histogram shows means of egg-laying number per day and error bars show standard errors. Colors allow to make the difference between open (grey) and close (green) cover.

Furthermore, always inobjective to reduce sampling bias, we separated our sampling in 2 broader categories : "Open" and "Close" environment; first for low shrub cover strictly less than 4 (coloured in grey in 2 last figures) and "Close" for classes 4 and 5 (in green in 2 last figures ; cf. Fig.C.14).

We continue to find significant difference between the 2 catégories. This statistical difference is spotlight by

nonparametric test of Wilcoxon (test used in response to non-normal distribution of larvae number variable). So, our assumption is that a dense cover by low shrub layer has the same action than a physical barrier for adult females. It was the same result than Compiègne study (regrowth ; cf. Fig.C.10). However, bracken fern (*Pteridium aquilinum*) did not have barrier effect during flight according to Compiègne study. Ferns are not fully developed at the moment of adults emergence. Yet, we can see that whatever is the vegetation of low shrub layer, there is always less number of larvae under dense low shrub vegetation, even under bracken fern (cf. Fig.C.14). So, what are links between the number of larvae in soil and the cover rate ? It seems that barrier effect during flight is an incomplete explanation concerning environment only covered by bracken fern.

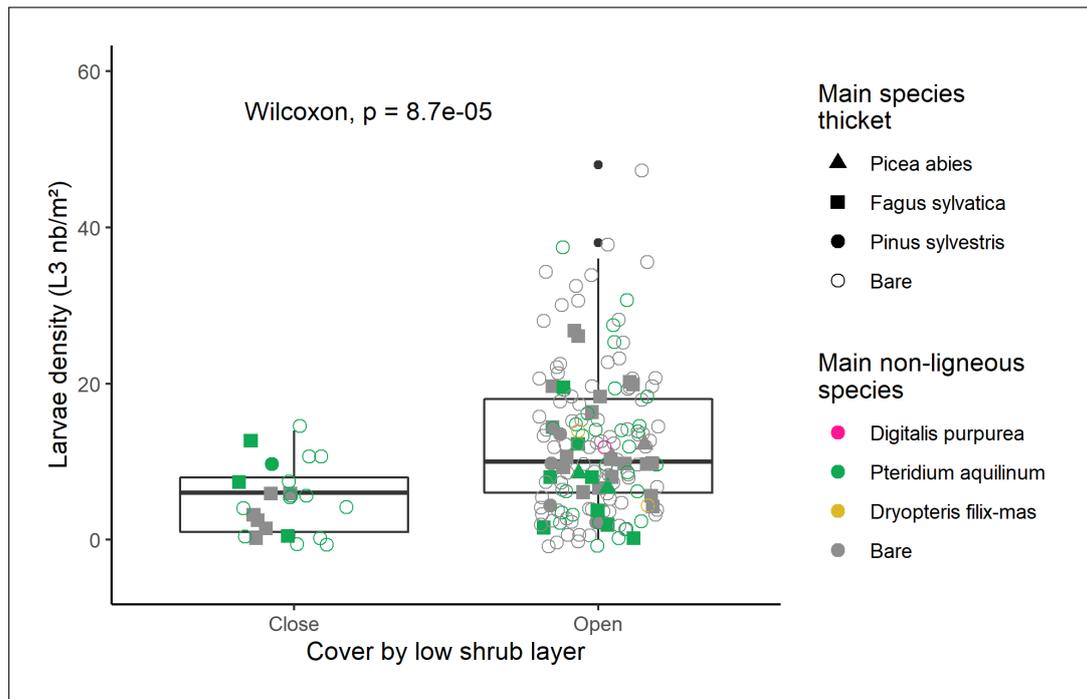


Figure C.14 – Boxplot of larvae density for the 2 categories of cover by low shrub layer. Boxplot shows median and first and third quartile.

This gradual decrease of larvae density in function of cover rise of low shrub vegetation is also illustrated by coefficients from Poisson regression model below.

Variables	Coefficients	Erreur standard	p.value
cover low shrub:1	- 0.145	0.029	< 0.05
cover low shrub:2	- 0.1114	0.065	< 0.1
cover low shrub:3	- 0.292	0.068	< 0.001
cover low shrub:4	- 0.902	0.112	< 0.001
cover low shrub:5	- 1.064	0.179	< 0.001

Table C.2 – Significant variables from Poisson generalized linear model concerning the study of cover of low shrub layer. Model stay not very explanatory (null deviance : 1301 ; residual deviance : 1170).

To explain explanatory power of generalized linear model, it is possible to estimate correlation coefficient  $R^2$  by using null and residual deviance [26].

$$R^2 = \frac{D_{residual}}{D_{null}} \quad \text{with } D : \text{deviance} \quad (\text{C.4})$$

For the only variable "cover of low shrub layer", we reach a  $R^2$  result of 10%. It means that this single

variable explain 10% of cockchafer larvae in soil.

Furthermore, by reusing binary variable of low shrub cover ("Open" and "Close"), we search to measure its occurrence probability in function of larvae density in soil (cf. Fig.C.15).

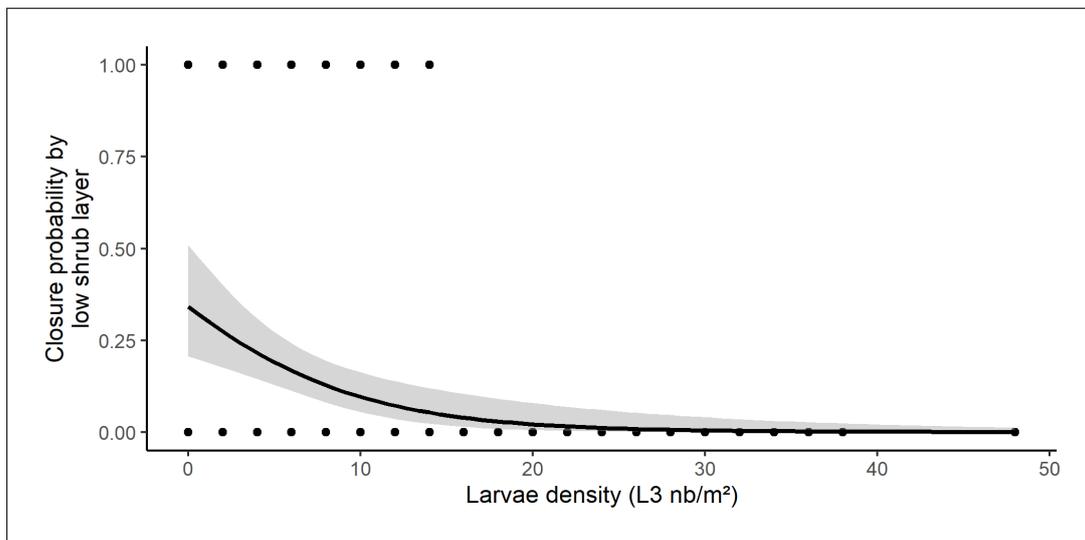


Figure C.15 – Probability curve of closure by low shrub layer (abundance-dominance classes  $\geq 4$ ) in function of larvae density in soil. Curve adjusted with logistic regression. The shaded area surrounding curve is 95% confidence interval.

The probability to find a low shrub layer "closed" (abundance-dominance classes  $\geq 4$ ) rises when there is less larvae in soil. In other words, larvae density decrease when low shrub layer is relatively dense (cf. Fig.C.15). We notice similar result whether we modelise presence probability of low shrub layer (abundance-dominance classes  $> 0$ ). A relatively high presence probability of low shrub layer is associated to a weak larvae density (cf. Fig.C.16).

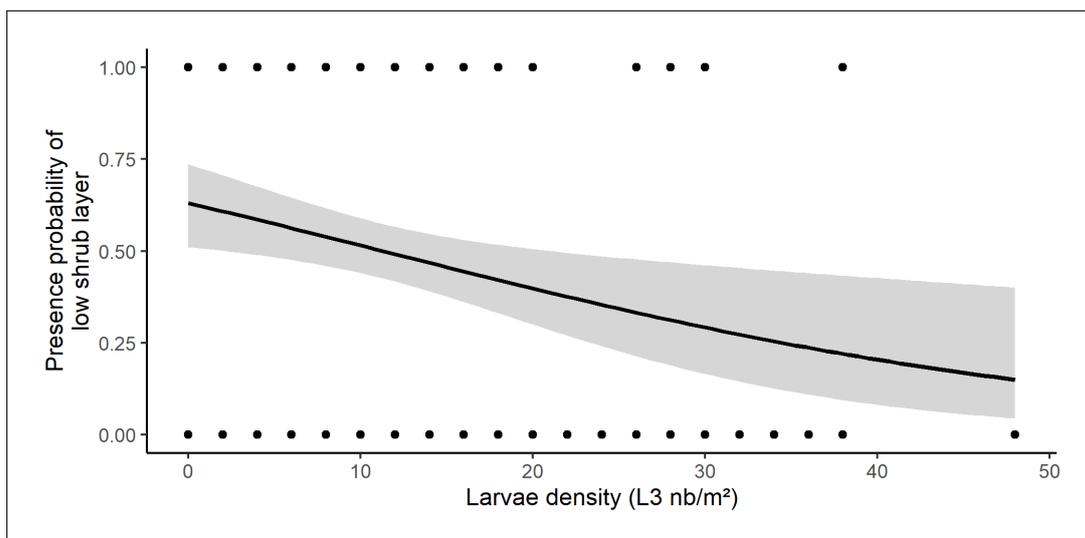


Figure C.16 – Probability curve of presence of low shrub layer (abundance-dominance classes  $> 0$ ) in function of cockchafer larvae density in soil. Courbe ajustée selon une régression logistique. Curve adjusted with logistic regression. The shaded area surrounding curve is 95% confidence interval.

To illustrate once again our result, we can observe the proportion of cover class repartition of low shrub layer in function of the histogram of cockchafer larvae density in soil. We note that high value of cover by low

shrub layer are concentrate on low larvae density levels (cf. Fig.C.17).

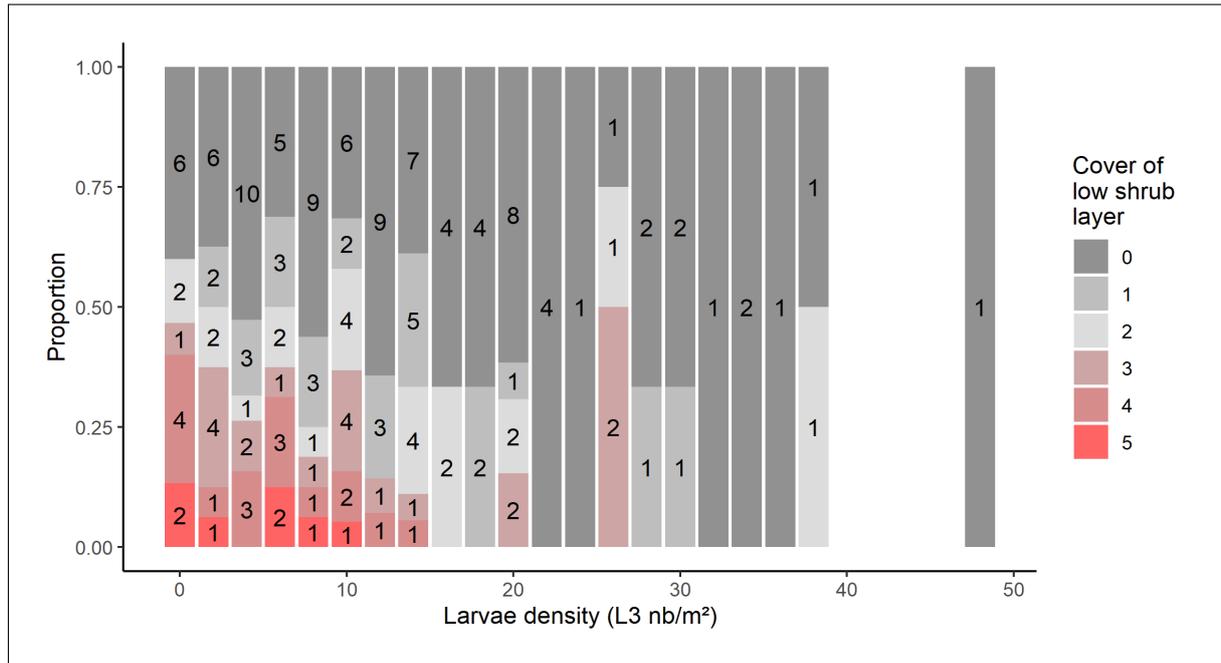


Figure C.17 – Proportion of cover classes of low shrub layer in function of larvae density - proportionally stacked histogram. Numbers represent plots sampling for each cover class for one larvae density level.

### C.3.3 Study of the forest as a whole - linear mixed model

An hypothesis of fixed-effect models is the data independance. However, as we mentionned, data were recorded within 9 forest parcels. As a consequence, we can't deny importance of historical effet of these parcels : there was certainly more or less egg-laying by female in each of the forest parcels. We expect correlation between study plots inside a same forest parcel. But, we intrinsically do not know the reasons of larvae density fluctuation from a parcel to another.

Furthermore, it exists 2 variable types which can be implemented within statistical models [26] :

- Fixed-effect variables : unknow constant that we try to estimate from our data. It is variables use in standard models like linear model ;
- Random-effect variables : we can not directly estimate this effect. We try instead to estimate parameters describing the distribution of this random-effect. It is done through introduction of several random intercepts in model in function of subject for example.

We understand that we can not precisely estimate effects induces by parcels background. In contrast, we can define these background as a random-effect. This random-effect, we introduce itself in generalized linear mixed model (Poisson family) with the help of "lme4" R package and "glmer" function [6]. So, we assume that we do not know all the parameters determining the grubs abundance in soil ; these unknow parameter lead to notice disparities between larvae number within each forest parcel (cf. Tab.C.3).

Parcels	Mean larvae number (nb/m <sup>2</sup> )
100	18.4
106	10.1
117_C	9.7
117_O	4.1
13	14.9
141	16.5
155	5.1
201	13.3
203	10.7

Table C.3 – Mean of larvae density (nb/m<sup>2</sup>) for each sampled parcel.

Variables	Coefficients	Standard errors	p.value
cover low shrub:1	0.046	0.062	
cover low shrub:2	0.122	0.074	< 0.1
cover low shrub:3	- 0.112	0.089	
cover low shrub:4	- 0.515	0.135	< 0.001
cover low shrub:5	- 1.064	0.191	< 0.001
Presence Pinus sylvestris:YES	0.61	0.097	< 0.001
% BA Pinus sylvestris	- 0.28	0.043	< 0.001
DEPERIS 1	0.13	0.026	< 0.001
Presence seedlings:YES	- 0.109	0.05	< 0.05

Table C.4 – Significant variables of generalized linear mixed model on every vegetation layers. Explanatory power of model = 40.2% (null deviance : 1283.9 ; residual deviance : 767.6). Abbreviation meaning : BA = basal area ; DEPERIS 1<sup>er</sup> = grade from 0 to 5 which described health status of tree (the higher the rating, the worse status of the tree).

For a better representation of model coefficients, we can see them through diagram form (cf. Fig.C.18).

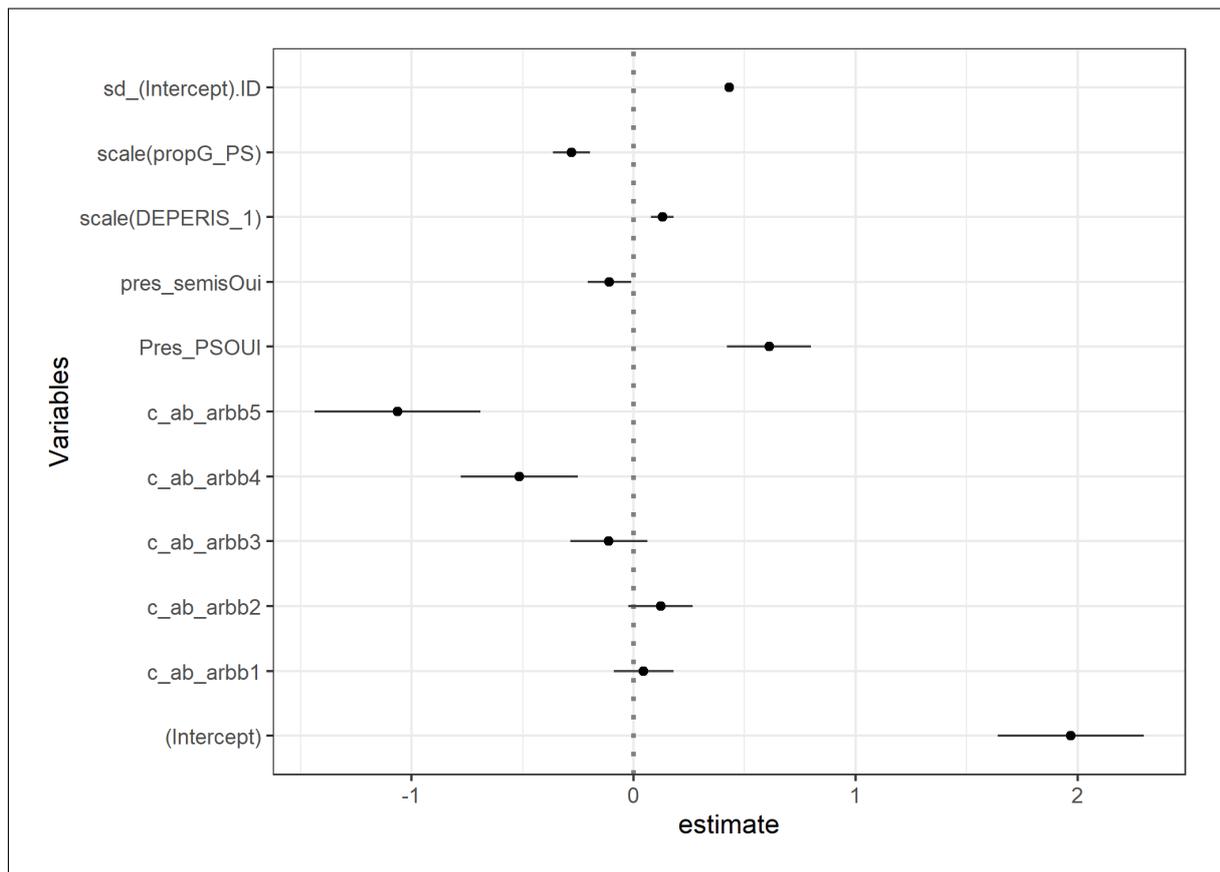


Figure C.18 – Diagram of coefficients from generalized linear mixed model. Points are coefficients and error bars are 95% confidence intervals. Abbreviation meaning : "ID" = forest parcels ; "propG\_PS" = proportion of *Pinus sylvestris* basal area ; "DEPERIS\_1" = tree health status (the higher the rating, the worse status of the tree) ; "pres\_semis" = seedling presence ; "Pres\_PS" = *Pinus sylvestris* presence ; "c\_ab\_arbb" = cover classes of low shrub layer.

## C.4 Discussion

### C.4.1 Cover importance of low shrub layer in forest

The first significant variable is ground cover by low shrub layer. The denser the cover, the lower the larvae number (cf. Fig.C.19). Furthermore, we notice that this trend is observed for all vegetation species: low shrub layer compound by thicket of common beech or Scots pine or by bracken fern (cf. Fig.C.20).

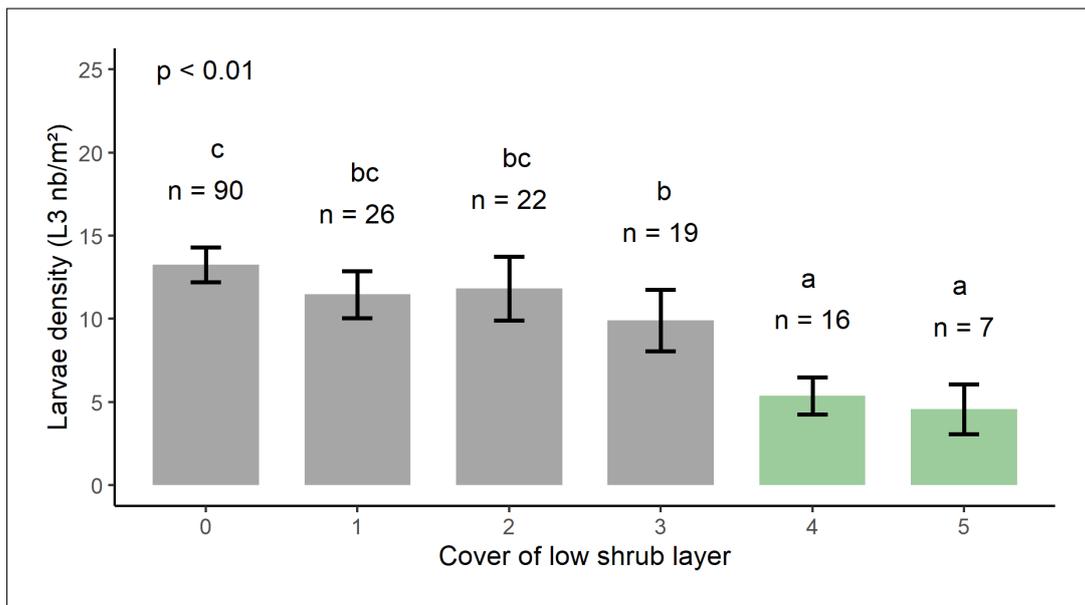


Figure C.19 – Larvae (L3) density for each cover class of low shrub layer. Histogram shows means of egg-laying number per day and error bars show standard errors. Colors allow to make the difference between open (grey) and close (green) cover.

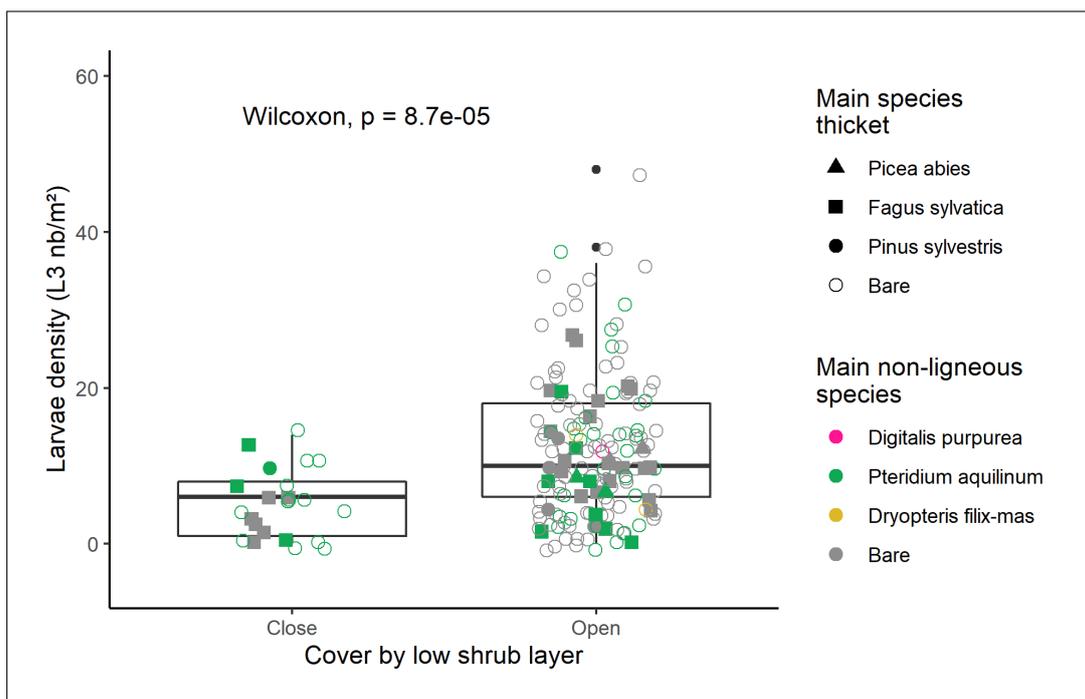


Figure C.20 – Boxplot of larvae density for the 2 categories of cover by low shrub layer. Boxplot shows median and first and third quartile.

Niemczyk et al. (2017) already showed lower L2 larvae occurrence within forest stand at thicket stage. However, they noticed higher larvae occurrence in soil under dense herbaceous vegetation [62]. We don't have enough data concerning herbaceous layer to consolidate this result. Nevertheless, our results seem relatively different than those of Švestka (2009) where the biggest larvae number was found under dense cover (in his case, mainly young Scots pines) [92]. But, in these conditions of high shading, relative mortality between L1 and L2 was bigger in these environment highly shading (77% of mortality) than more opened environment (59% of mortality in intermediate shading areas) [92]. According to Niemczyk (2017), these bigger mortality could

be the consequences of enthomopathogenic organisms which could be denser in highly shading environments. These environements could create micro climatic atmosphere favourable for these enthomopathogenic organisms (wet variation in soil less significant (?)) [62].

In that sense, Ferron (1965) enlightened temperature significance about development of *Beauveria tenella* (Delacr.) Siem. on common cockchafer larvae (*Melolontha melolontha* L.) : Larvae begun to be contaminated at temperature of 13°C in best contamination conditions (it means high moisture) and optimal temperature was 20°C [28]. Elsewhere, he enlightened great significance of soil humidity : the higher the moisture, the better the fungus development. Thus, he shared several German studies concerning fungus proportion within soils : at first study about *Beauveria densa* whose mycosis proportion in soil is very linked to soil moisture ("in a very wet year, 90% of mycoses (fungal infections) in very humus-bearing soil, compared to 72% in the sandy soil; in drier year, 85% of mycoses in very humus-bearing soil against 19% in sandy soil") [84]; then another study "on Rhine aluvions, where mycoses are a small factor (6-7%) in the regulation of larval populations of *Melolontha melolontha* L. and *Melolontha hippocastani* F., apparently due to summer drought" [64] [28].

The first hypothesis to explain the less larvae number under dense cover of low shrub vegetation is the physically barrier effect on adult females. This is the reflexion developed by field observations and Compiègne experimentation in 2016. However, during this experimentation, it was observed a high level of infestation in environment mainly covered by bracken fern. The phenology of bracken fern is later. Therefore, during egg-laying flights, the bracken fern is under fiddlehead form. So, it didn't really covered soil during flights.

The second hypothesis certainly complementary to the first assumption would be microclimatic conditions under this dense vegetation which could be better for entomopathogenic organisms. Indeed, microclimatic conditions are widely modified by bracken fern cover : when cover of this specie is about 52%, incident light is reduced of 85% [23]. In addition, soil wet rate stay higher under fern cover than grassland in similar station) [23]. Moreover, bracken fern leaves contain phenolic acids which intoxicate soil when these acids are unleashed in autumn [23]. This is a real allelopathic problem at the moment of stand regeneration. Also, it has a deterrent effect for phytophagous insects. Furthermore, bracken fern has induced reaction capacity to herbivory [83] by cyanure release [23]. This reaction seems happened in aerial part of the plant [27]. Also, a toxic norsesquiterne glucoside (cercinogenic for human) is present within rhizome and in lower quantity, in roots : ptaquiloside [27]. Besides, this same compound is present in soil solution thanks leave leaching at concentrations which could relatively high [75]. Futhermore, rhizome network in soil coul play as another barrier for larvae in their seasonal vertical moves.

Lastly, third assumption is about food source hypothesis of larvae in soil to explained lower density under bracken fern. We could emit the hypothesis that rhizomes and roots are not palatable for cockchafer larvae. We remind the toxic compound presence within bracken fern rhizomes whose ptaquiloside already described [75].

To conclude concerning the importance of low shrub layer cover, we could implement a Bayesian inference method. The Bayesian inference stem from Bayes formula (conditional probability formula):

$$P[H_A|D] = \frac{P[D|H_A] \times P[H_A]}{P[H_A] \times P[D|H_A] + P[H_B] \times P[D|H_B]} \quad (C.5)$$

Where  $H_A$  is hypothesis (or proposition) A,  $H_B$  is hypothesis (or proposition) B and D is particular event. We tell of  $P[H_A|D]$  that it is conditional probability of hypothesis  $H_A$  knowing  $D$ .

We can extend this formula to our data: we use un boolean factor to describe cover of low shrub layer ("open" → abundance-dominance coefficients < 4 and "close" → abundance-dominance coefficients ≥ 4). Also, we split larvae relative abundance in 2 categories: superior or lower than mean value of larvae number within every study plots (mean value ≈ 11.42 larvae per m<sup>2</sup>; "low larvae number" → < to mean value and the contrary for "large larvae number" (> to mean value)).

This give us event table following (unit is "study plot").

	Cover low shrub "opened"	Cover low shrub "closed"	Total
Low larvae number	80	21	101
Large larvae number	77	2	79
Total	157	423	180

Table C.5 – Table of events according to whether there are few or many larvae and whether coverage by the low shrub layer is open or closed.

According to what we say before, we can determine 2 hypothesis and 1 event which particularly interest us:

- $H_A$  : hypothesis "there is low larvae number"  $P[H_A] = 101/180 \approx 0.561$  ;
- $H_B$  : hypothesis "there is large larvae number"  $P[H_B] = 79/180 \approx 0.439$  ;
- $D$  : event "low shrub layer closed" ;
- $P[D|H_A] = 21/101 \approx 0.208$  : probability that low shrub layer is closed while there is low larvae number ;
- $P[D|H_B] = 2/79 \approx 0.025$  : probability that low shrub layer is closed while there is large larvae number.

What interest us is knowing probability that there is **low larvae number** in soil (relatively to mean value) while low shrub layer is **closed**.

$$P[H_A|D] = \frac{0.208 \times 0.561}{0.561 \times 0.208 + 0.439 \times 0.025} \approx 0.91 \quad (\text{C.6})$$

Thus, probability of low larvae number while low shrub layer is closed is about **91%**.

At the opposite, probability that there is a large larvae number in soil when coverage by low shrub layer is dense ("closed") is about 9%. Thus, we quantify the importance of hypothesis: a dense low shrub layer is negatively correlated to larvae number in soil. Besides, we notice here the consequences of "dense cover by low shrub layer": in opened environment, there is approximately as much plots with low and large larvae number (cf. Tab.C.5).

## C.4.2 Scots pine role

Furthermore, 2 variables seem have non-logic correlation with larvae number in soil: Scots pine presence (positively correlated) and basal area proportion of Scots pine (negatively correlated). So, according to model, when Scots pine is present, there is a larger larvae number while when its proportion rises, there is fewer larvae number. It's the paradox that we will try to explain.

When Scots pine is missing, there is also lesser basal area than when Scots pine is present. And, when basal area is low, there is bigger probability of presence of low shrub layer. Thus, in the case of our data, when Scots pine is missing, there is larger cover of low shrub layer. Therefore, there is less number of larvae in soil. We see all of this very well in diagrams below. Obviously, there is less larvae number when Scots pine is missing (cf. Fig.C.22). But we also notice that cover of low shrub layer is more often closed when Scots pine is missing (cf.

Fig.C.21 and Fig.C.22). Indeed, there is less and less total basal area according to decline of Scots pine basal area (cf. Fig.C.23). And, as basal area decreases, we notice a greater probability of presence of low shrub layer (cf. Fig.C.23) : basal area is significantly higher when low shrub layer is missing.

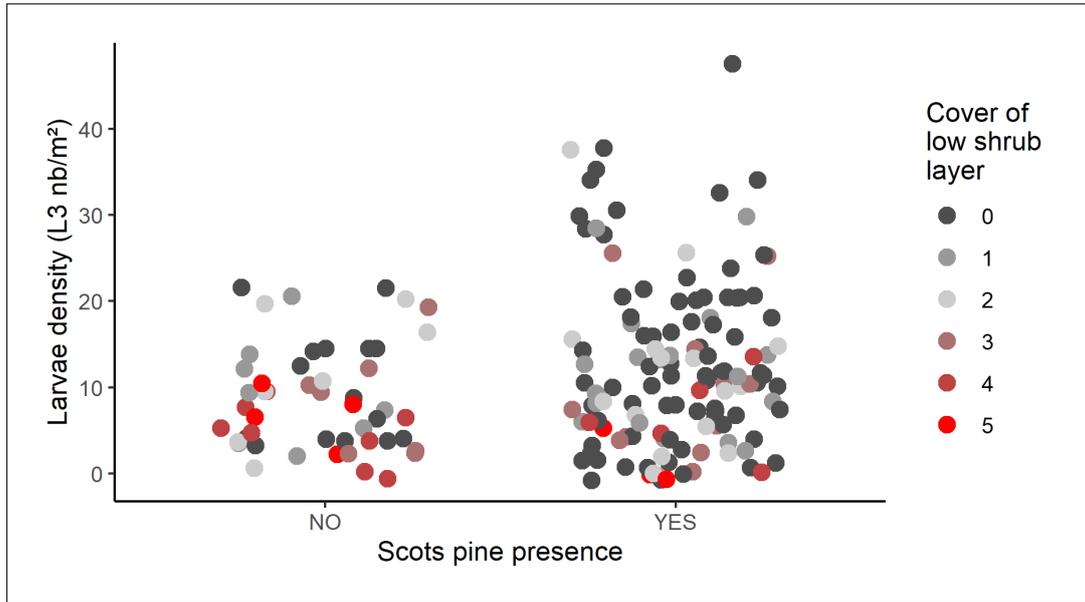


Figure C.21 – Larvae density in function of Scots pine presence and cover of low shrub layer.

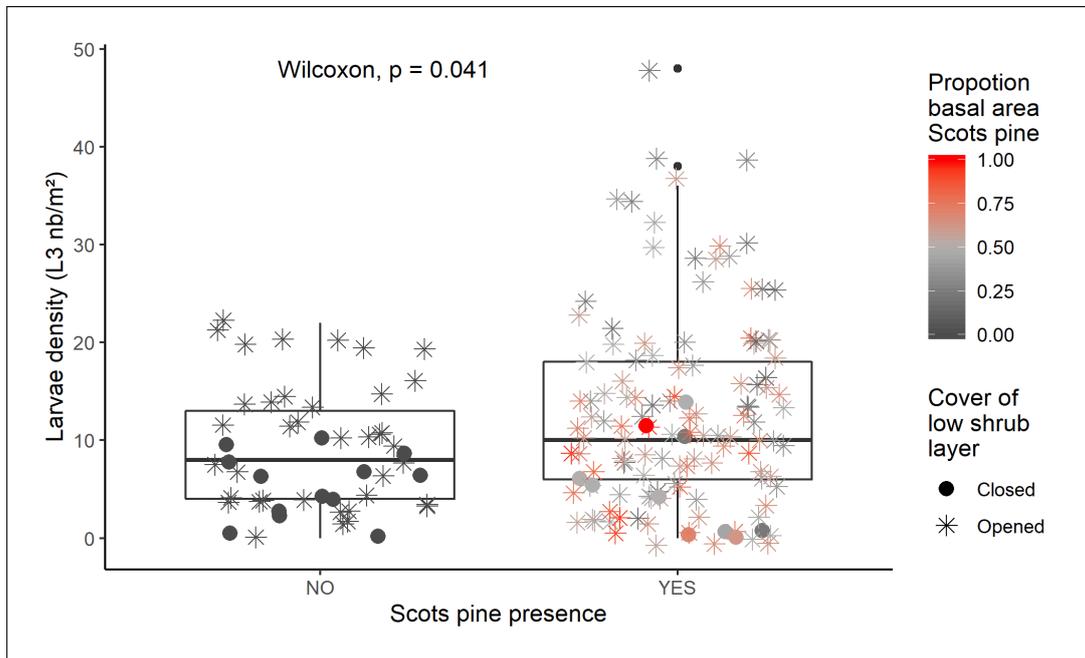


Figure C.22 – Larvae density in function of Scots pine presence, proportion of Scots pine preproportion of total basal area and cover of low shrub layer (binary).

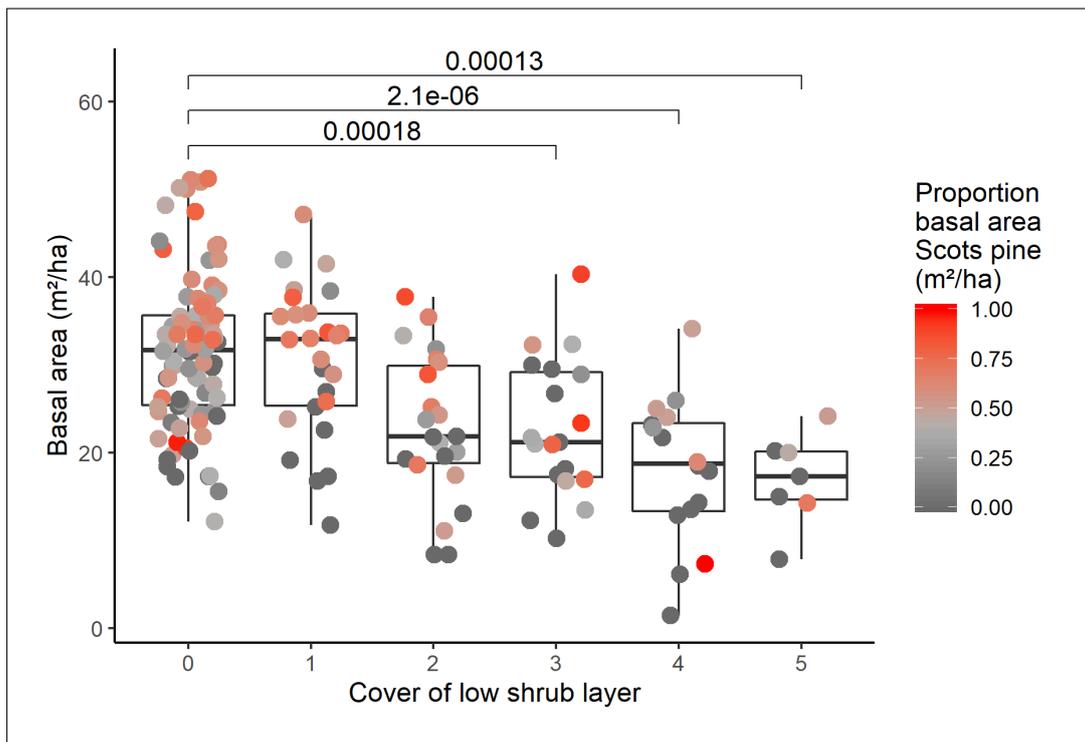


Figure C.23 – Cover of low shrub layer in function of basal area within 10 meters radius plot. Means comparison tests with anova method (analysis of variance).

As a result, low shrub layer is larger present when Scots pine is missing (cf. Fig.C.24 and Fig.C.25). Thus, Scots pine missing indicate (within our data) a stronger cover of low shrub layer. This one is negatively correlated to larvae density. At contrary, if we just see plots where Scots pine is present: this last one has a negative correlation with larvae number (cf. Fig.C.22). It's a result close to Niemczyk et al. (2017) conclusions which spotlighted lower larvae number when Scots pine is present in forest stand [62]. Moreover, in our data, the proportion of Scots pine basal area (and not coniferous in general) is more significant than Scots pine basal area to explain lesser larvae number in soil.

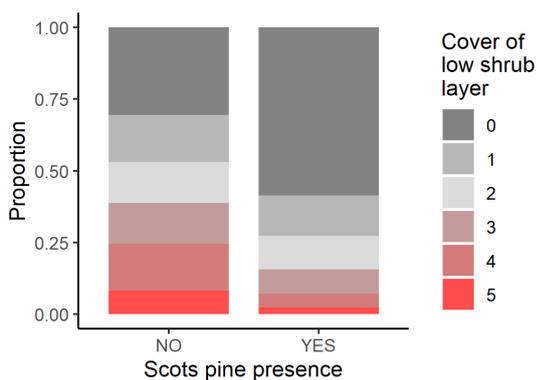


Figure C.24 – Proportion of classes of low shrub layer cover in function of Scots pine presence.

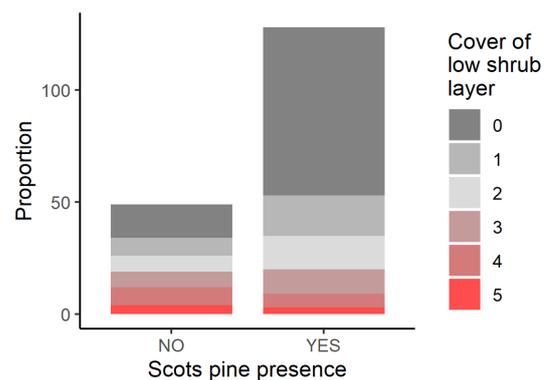


Figure C.25 – Count of study plots with presence or not of Scots pine and in function of cover of low shrub layer.

Furthermore, in our analysis, it was asked about the possible interaction between bracken fern (presence and abundance) and Scots pine presence. According to our data, there is a plots proportion relatively similar containing bracken fern depending on Scots pine presence or not (cf. Fig.C.26). If we select study plots for which Scots pine is present, it is similar whether Scots pine proportion is lower or superior to 50% (cf. Fig.C.27).

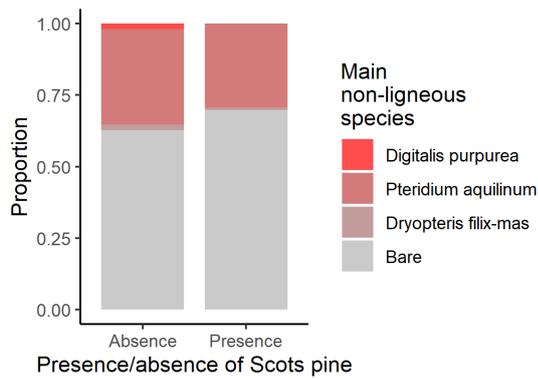


Figure C.26 – Plots proportion with presence of main non ligneous species in function of Scots pine presence.

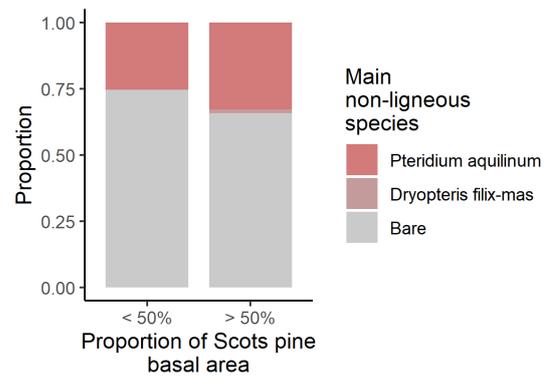


Figure C.27 – Proportion of plots with presence of main non ligneous species in function of Scots pine proportion. Selection of plots with Scots pine presence (proportion > 0%). Scots pine proportion splits in 2 classes (lower or superior to 50%).

Furthermore, we found bracken fern in more or less large quantity in function of Scots pine importance in plot (cf. Fig.C.28).

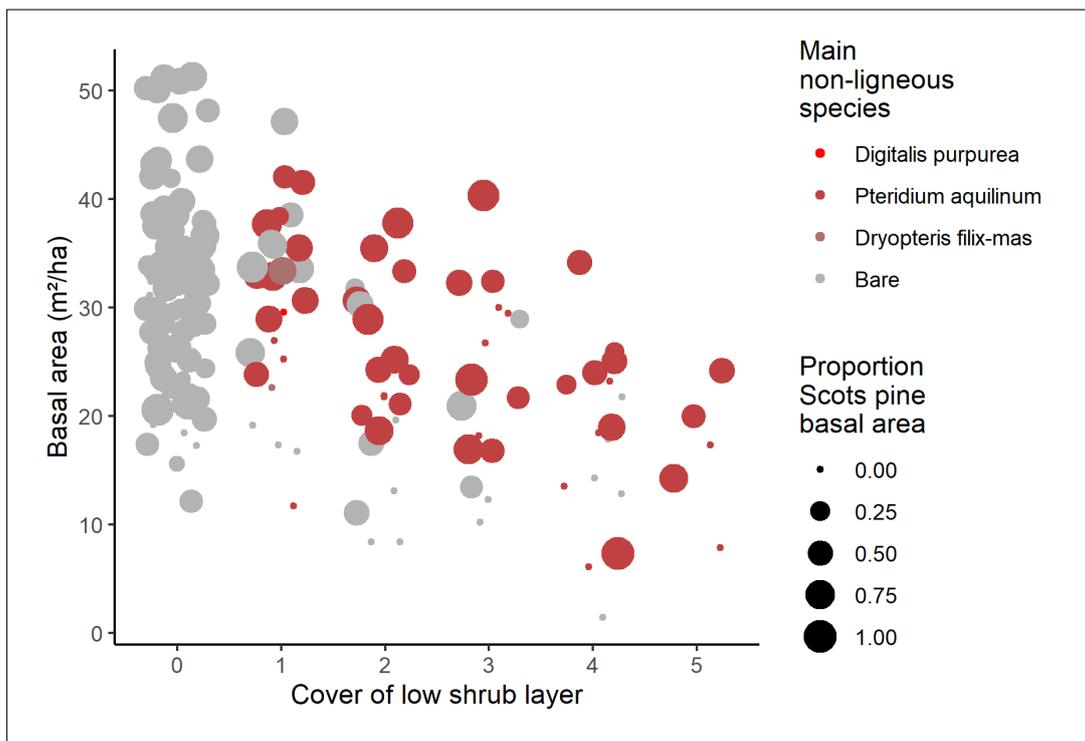


Figure C.28 – Cover of low shrub layer in function basal area measured in 10 meters radius plot. Colors : main non-ligneous species ; points size : proportion of Scots pine basal area.

### C.4.3 What forest physiognomy is unfavorable to the abundance of forest cockchafer larvae in the soil?

After analysing the whole elements from 2018 study (so according to our data), we can describe a forest type favourable and unfavourable to larvae abundance. It should be remembered, however, that these are types of stands that integrate into the stands selected at the time of the protocol: mature and mixed stands. We intend to use the term “abundance” without extrapolating the parameters at work regarding a greater or lesser number of larvae in the soil: is it a choice of the adult female? ; is it due to the survival of the larvae? ... These

parameters have been discussed before and are hypotheses that remain to be tested.

Thus, the stand which appeared to be unfavorable to a great larvae abundance is a **forest stand with 2 layers, relatively open, composed of a relatively large proportion of Scots pine and having a rather abundant vegetation on the ground (low shrub layer)**. In the case of our data, the low shrub layer is mainly composed by common beech and/or bracken fern. Namely that in a purely silvicultural concern, it would be rather interesting to be in the presence of a woody recruit (as a deciduous tree thicket). We have in large proportion, samples where low shrub layer is composed by common beech and bracken fern; however, we seen during Benchafor workshop, during the field day, a significant difference of root system development between Scots pine seedling from dense pine thicket and Scots pine seedling from isolated place. The root system was more developed on Scots pine seedling from dense thicket than Scots pine seedling from loose environment (cf. Fig.C.29).

In silvicultural concern, these results could be traduce by a forest stand mainly composed by coniferous (Scots pine), with a heterogeneous structure (a regular "dynamic" silvicultural treatment). "Heterogeneous structure" means 2 vegetation layers characterized by abundant low shrub layer. So, in thicket context, it could be better to avoid large opening in vegetation. Moreover, the low shrub layer subject is linked to ligneous dynamic in forest. In every forest in France impacted by forest cockchafer, ligneous dynamic in forest is compromised by imbalance between forests and game. We could cite the example of Arc-en-Barrois forest where, in 1976, some places were highly impacted by ungulates. Within these places, in comparison with places where impacts were lower, low shrub layer was less dense [11].



Figure C.29 – Comparison photo of 2 root systems of Scots pine seedlings. At left: seedling from dense thicket of Scots pine → root systems whome well developed taproot ; at right : seedlings present ten meters from first seedling (from dense thicket) but installed in looser environment → weaking developed root system and absence of taproot because of larvae consumption.

### C.4.4 Regression tree

To conclude discussion part, we implement method of regression tree (CART = Classification and regression trees). To state its use, we have to return to basis : we want explain  $Y$  variable with a whole of  $X$  explanatory variables, which form  $p$  size vector ( $p$  being number of explanatory variables). Then, model takes the form  $Y = \beta X$ . Statistical methods search to estimate  $\beta$  coefficients. So, we can use parametric models linked to hypothesis on distribution of variable to explain (for example, we previously used model linked to hypothesis that larvae number in soil follows Poisson distribution). CART method is a non-parametric model, so easier to use but combined to weaker statistical power. Hear, it allows us to validate results presented before and bring lighting on defavourable stand for larvae abundance. Cart method split dimension formed by whole  $X$  explanatory variables. It tries to lower variance of every formed subgroup (which we find as nodes in regression tree) [33]. This method create a non-parametric model characterized by visual representation easily understandable (cf. Fig.C.30). It was theorized by Breiman et al. in 1984 [13]. Contrarily to linear regression for which slope is linear by definition ; in CART model, estimation slope of  $Y$  value is under stair shape (every step being  $Y$  mean for every subgroup of whole  $X$  explanatory variables) [13].

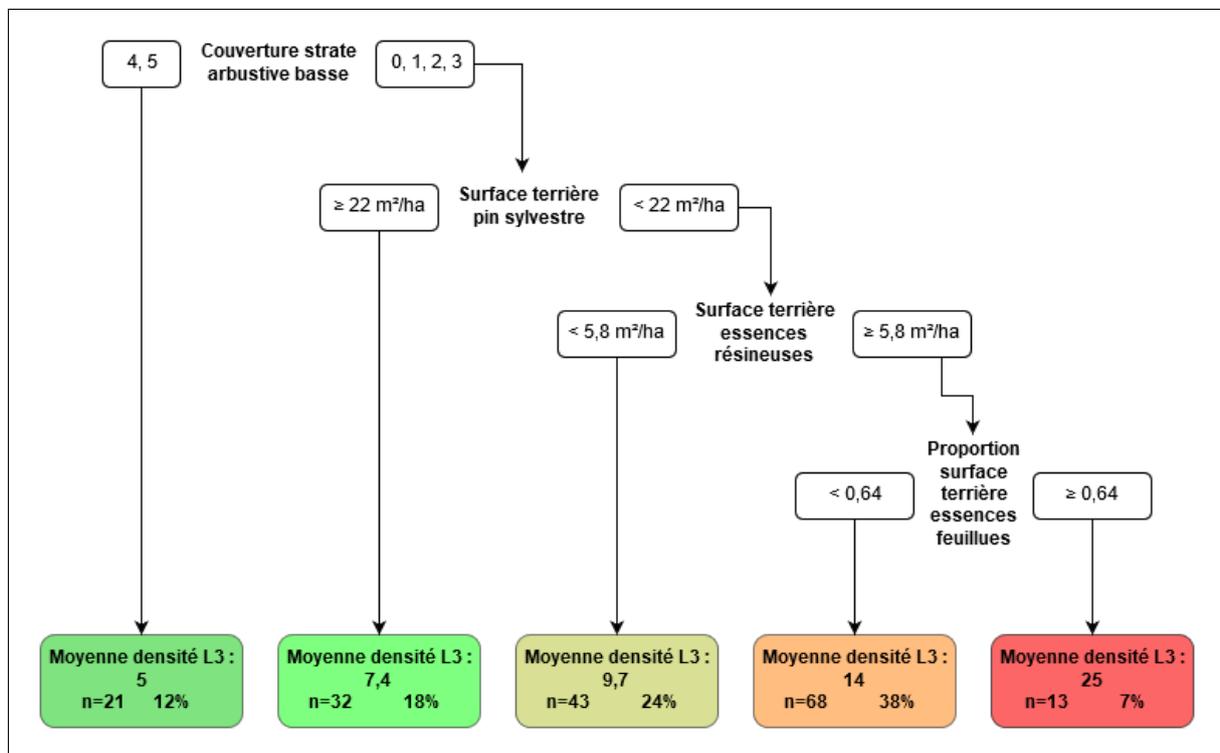


Figure C.30 – Regression tree predicting larvae number ("Nb L3") in soil according to our data table. Colors are mean of larvae number for every subgroup : from green where there is less larvae number to red where is maximum of larvae number. Variables signification:  $c_{ab\_arbb}$  → abundance-dominance coefficients of low shrub layer ;  $G_{PS}$  → Scots pine basal area ( $m^2/ha$ ) ;  $G_{resineux}$  → basal area of coniferous species ( $m^2/ha$ ) ;  $propG_{feuillus}$  → proportion of deciduous species in total basal area.

Main nodes (it means the most "significant") are, as our previously results, low shrub layer and Scots pine abundance (hear through basal area and not proportion of basal area). We notice that the greater the cover of the low shrub layer, the smaller the larvae number mean. Likewise with Scots pine basal area: in average, if it is upper than or equal to  $22 m^2/ha$ , there is less larvae in soil than if it is less than  $22 m^2/ha$ . Node "coniferous basal area" is hard to interpret: we are in situation of low cover of low shrub layer and where Scots pine basal area is less than  $22 m^2/ha$ . We notice in figure C.31 that Scots pine basal area is very correlated to coniferous

basal area. Furthermore, we observe that there is very few points under 5.8 m<sup>2</sup>/ha of coniferous/Scots pine basal area except many points to 0. Previously, we seen that when Scots pine basal area is low, general basal area is also low and low shrubs cover has a higher probability to be dense.

For the higher larvae number ("nb L3" = 25), despite the relatively low Scots pine basal area, there is at least 5.8 m<sup>2</sup>/ha of coniferous basal area and in mixture with at least 64% of deciduous basal area. Hence, relatively closed forest stand, composed by a minimum of coniferous and majority of deciduous species (mainly oak and beech in our data table) are stands where larvae density is the most high.

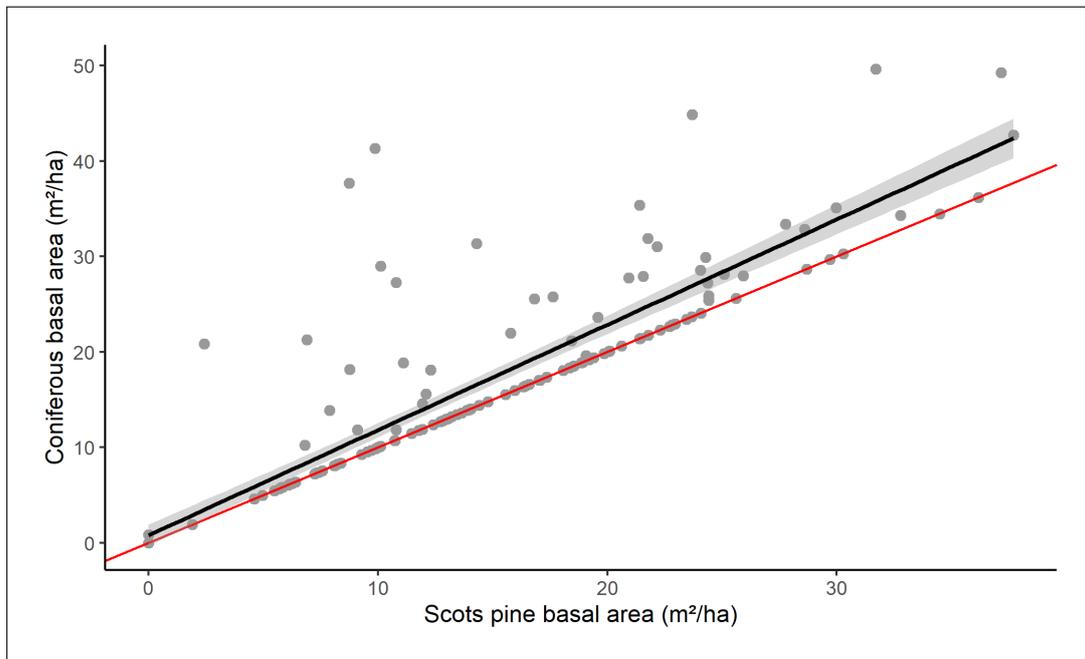


Figure C.31 – Link between Scots pine basal area and coniferous basal area. In red: linear line (slope = 1, intercept = 0) ; in black: linear regression line. We see that link is almost linear.

## C.5 Conclusion

Through this study leads in 2018, we was looking for characterize environments more or less infested by forest cockchafer larvae. These study was implement according to results of 2014 study which concluded by high larvae number in old and mix (deciduous and coniferous species) forest stands. So, our main purpose was to precise interaction between basal area and larvae abundance. Our secondary purpose was to describe relatively precisely the forest environment and connect with larvae abundance; the whole within infested area. Thus, according to our data from field, we can describe the forest stand unfavourable for larvae abundance (within our selection of old and mix forest stands): it is a forest stand composed by 2 vegetation layers: canopy opened and mainly composed by high proportion of Scots pine and low shrub layer (between 0,3 and 2 meters) very abundant. At the opposite, forest stands highly infested by cockchafer larvae are old stands, relatively capitalized (high basal area value) and without barrier vegetation on the ground. Moreover, these stands highly infested are composed by a little part of coniferous and high proportion of deciduous trees.

However, we should mention, that this study is a picture of a particular moment while epidemic phase has an important temporal dimension. We observed opened regeneration patches which were totally devastated by root consumption by larvae. We observe the same phenomenon around dense regeneration patches. Thus, when we discuss about the presence of dense low shrub layer within forest stand, we should have this layer on relatively large area to avoid the risk of disappearance because of peripheral whittling by forest cockchafer

larvae. Furthermore, when we discuss the presence of this low shrub layer, we indirectly discuss the equilibrium between what forest station could produce and consumption by ungulates.

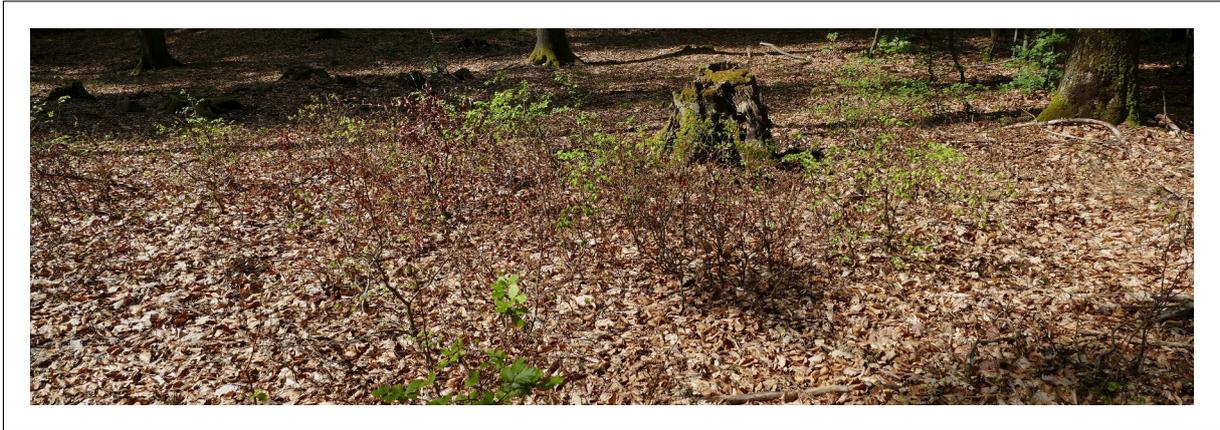


Figure C.32 – *Mortality of oppened seedling patch because of larvae consuption.* ©Jérémy Cours

---

---

## ANNEXE D

---

ETUDE EXPLORATOIRE DES ÉLÉMENTS  
DÉTERMINANT UNE PLUS FORTE  
ABONDANCE DE LARVES DE HANNETON  
FORESTIER (*MELOLONTHA*  
*HIPPOCASTANI*) DANS LE SOL - DONNÉES  
ISSUES DE L'ÉTUDE RÉALISÉE DANS LE  
MASSIF DES VOSGES DU NORD EN 2014.

## D.1 Introduction

Il est décrit depuis 2007, une phase de pullulation du hanneton forestier (*Melolontha hippocastani*) dans les peuplements forestiers du massif des Vosges du Nord. Ainsi, cette année-là, au mois de mai, un grand nombre d'individus de cette espèce sont sortis de terre pour se nourrir et se reproduire afin de clore leur cycle de 4 ans et ouvrir le suivant. Ce phénomène s'est ensuite reproduit 4 ans plus tard, en 2011. Il était alors attendu un nouveau vol en 2015. Dans ce cadre, il a été décidé de profiter de la 3<sup>e</sup> phase du stade larvaire dans lequel les larves se trouvaient en 2014 pour réaliser une étude à grande échelle : cartographier la zone de présence des larves, compter ces dernières et associer ce comptage à une description du biotope (sol, topographie, peuplement forestier). L'étude qui suit s'intègre à la suite de ce travail à travers la nécessaire étape de l'analyse de données.

## D.2 Matériels et méthodes

Dans l'objectif d'une meilleure compréhension de l'habitat du hanneton forestier et pour cartographier sa zone de présence, une étude de grande ampleur a été menée en 2014 dans les forêts des Vosges du Nord. Coordonnée par Louis-Michel Nageleisen, l'étude a consisté en la réalisation d'environ 1000 placettes, s'étendant du cœur de la zone de présence du hanneton forestier, vers l'extérieur de la zone présumée. La maille retenue était de 400 x 400 mètres. Un grand nombre de variables ont été relevées et elles vont être décrites ci-après.

En premier lieu, le nombre de larve est précisé grâce au creusage d'une fosse cubique de 50 x 50 x 50 cm sur chaque placette de l'étude.

### D.2.1 Variables stationnelles

Afin de mieux caractériser l'habitat du hanneton forestier, un ensemble de variables stationnelles ont été relevées en 2014.

La première est la texture rencontrée dans la fosse. Elle était mesurée au toucher. De plus, il était noté s'il y avait la présence d'une couche noire d'humus à la surface du sol. Par ailleurs, l'exposition, la pente et l'altitude ont été calculés à posteriori à travers un logiciel SIG.

### D.2.2 Variables peuplements

Tout d'abords, le peuplement a été caractérisé selon la méthode du tour d'horizon relascopique et la clé de typologie des peuplements forestiers du Massif Vosgien. Le tour relascopique a été redécoupé selon les différentes catégories de grosseur des bois et l'essence. Tous les arbres vivants ont été comptabilisés, y compris les arbres martelés. Ensuite, la part de chaque catégorie de grosseur des bois permettait de préciser le type de peuplement selon la clé typologique des peuplements forestiers du Massif Vosgien.

Par ailleurs, le nombre de perches (définies par un diamètre de 7,5 cm à 17,5 cm) a été totalement comptabilisé par essence au sein d'une placette de rayon 15 mètres dont le centre est la fosse creusée.

Aussi, les semis (hauteur strictement inférieure à 50 cm), fourrés (hauteur comprise entre 0,50 et 3 mètres) et gaulis (hauteur supérieure à 3 mètres mais diamètre inférieur à 7,5 cm) ont été décrits sur une placette de rayon 5 mètres. Il a alors été indiqué le recouvrement en 1/10<sup>me</sup> par classe de hauteur et pour toutes les essences présentes dans la placette.

Enfin, sur cette même placette de 5 mètres de rayon, une variable booléenne (oui | non) permettait de décrire

la présence d'un tapis continu d'une plante "*non ligneuse*" (molinie, myrtille, fougère aigle, etc.).

### D.2.3 Autres variables

D'autres variables ont été relevées : elles ont pour objectif de décrire les dégâts potentiellement causés par les larves de hanneton dans le sol. La première s'appuie sur la présence de semis dans la placette de rayon 5 mètres. S'il y en a, les 4 plus proches du centre de la placette étaient arrachés et il était noté :

- le nombre de semis dont le système racinaire est intact ;
- le nombre de semis dont le système racinaire est attaqué ;
- le nombre de semis pour lesquels il ne reste que la racine principale (système racinaire presque totalement consommé).

De plus, la mortalité des semis sur la placette de rayon 5 mètres était relevée.

### D.2.4 Analyse statistique

De même que pour l'étude de 2018, l'ensemble des analyses ont été réalisées avec le logiciel R [72]. Les comparaisons de moyennes ont été réalisées avec les moyennes des moindres carrés afin d'effacer en partie le biais provenant des différences d'échantillon entre les classes étudiées. Le package `lsmeans` a été utilisé dans ce cadre [50]. Ensuite, les groupes significativement différents ont été séparés par des tests post-hoc de Tukey grâce à l'utilisation de la fonction `"cld"` du même package `lsmeans`.

Le premier modèle calibré est une régression logistique. Elle est mise en œuvre grâce à la fonction « `glm` » du package `stat` sur R [73]. Il va de fait chercher à modéliser la présence/absence des larves de hanneton.

Concernant le 2<sup>e</sup> modèle, le modèle de l'abondance de larves dans le sol, la variable étudiée (le nombre de larve dans le sol) est une variable de comptage (de même que pour 2018) et suit donc les mêmes règles que la distribution de 2018 : distribution dissymétrique vers 0 (cf. Fig.D.1). De plus, nous retrouvons un problème similaire à l'étude de 2018 : la surdispersion validée par le test de Dean ([21];  $p < 2.2e-16$ ). Pour pallier ce problème, nous mettons en œuvre un modèle linéaire généralisé de famille "quasi-Poisson" (utilisation de la fonction « `glm` » du package `stat` sur R [73]).

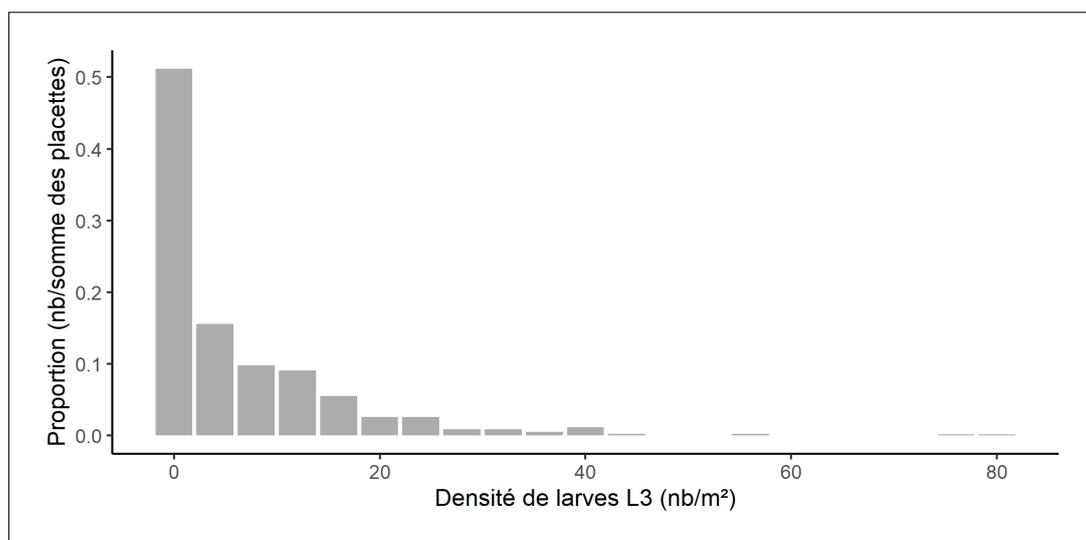


FIGURE D.1 – Histogramme du nombre de larves de hanneton forestier comptabilisées dans chaque placette de la "zone principale" lors de l'étude de 2014.

## D.3 Résultats

### D.3.1 Cartographie de la présence du hanneton forestier dans les Vosges du Nord en 2014

L'objectif premier de l'étude de 2014 était de pouvoir cartographier la zone de présence du hanneton forestier dans le massif des Vosges du Nord ; périmètre jusqu'alors observé à travers les mortalités de semis par tâches mais jamais selon une étude complète sur l'ensemble du massif.

Les résultats sont visibles sur la carte ci-dessous. On remarque ainsi une zone de forte présence de larves s'étendant depuis la commune de Niederbronn-les-Bains au nord jusqu'à Neuwiller-lès-Saverne au sud. C'étaient alors environ 20 000 ha de forêt qui étaient atteintes par la phase de pullulation du hanneton forestier.

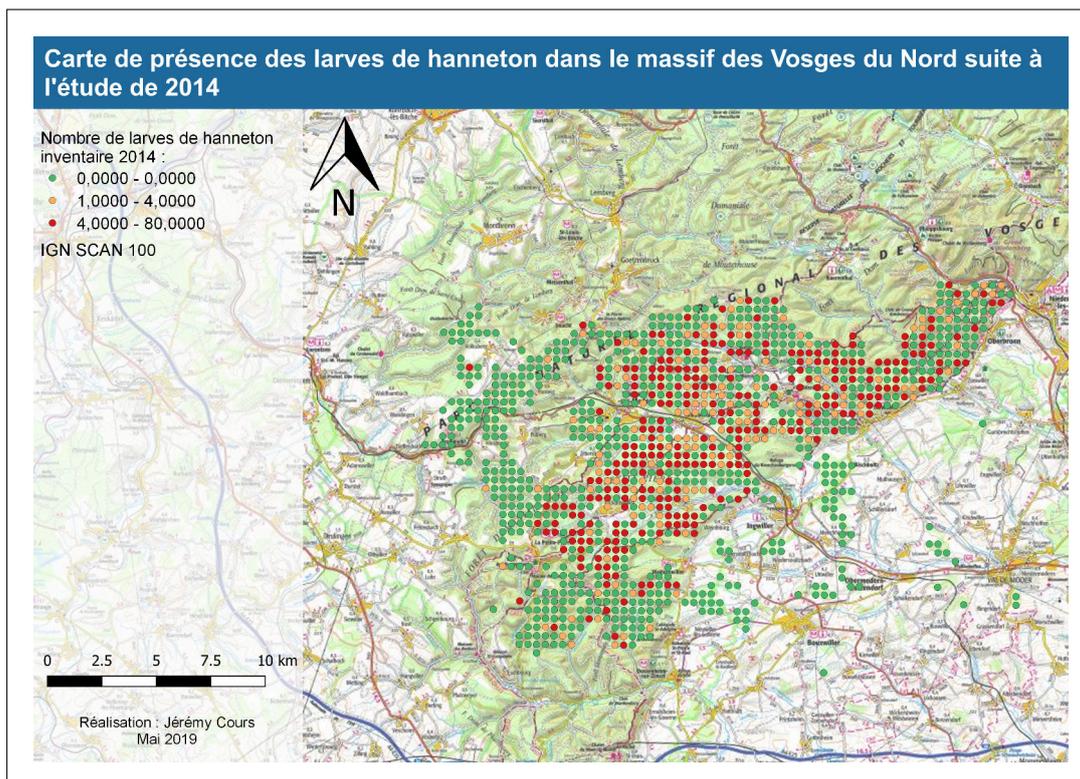


FIGURE D.2 – Carte de situation de la zone infestée par les larves de hanneton forestier en 2014. C'est potentiellement 21 000 ha qui sont infestés par des larves de hanneton.

Pour correspondre au plus près à l'habitat du hanneton forestier, la sélection d'une zone dite "principale" a été réalisée (cf. Fig.D.3). Cette zone correspond aux zones où la présence des larves de hanneton était la plus forte en 2014. Les analyses présentées ci-après ne le sont que pour cette zone, représentant l'espace au sein duquel les hannetons femelles ont fait le choix de pondre et où les larves ont survies jusqu'au 3<sup>e</sup> stade larvaire.

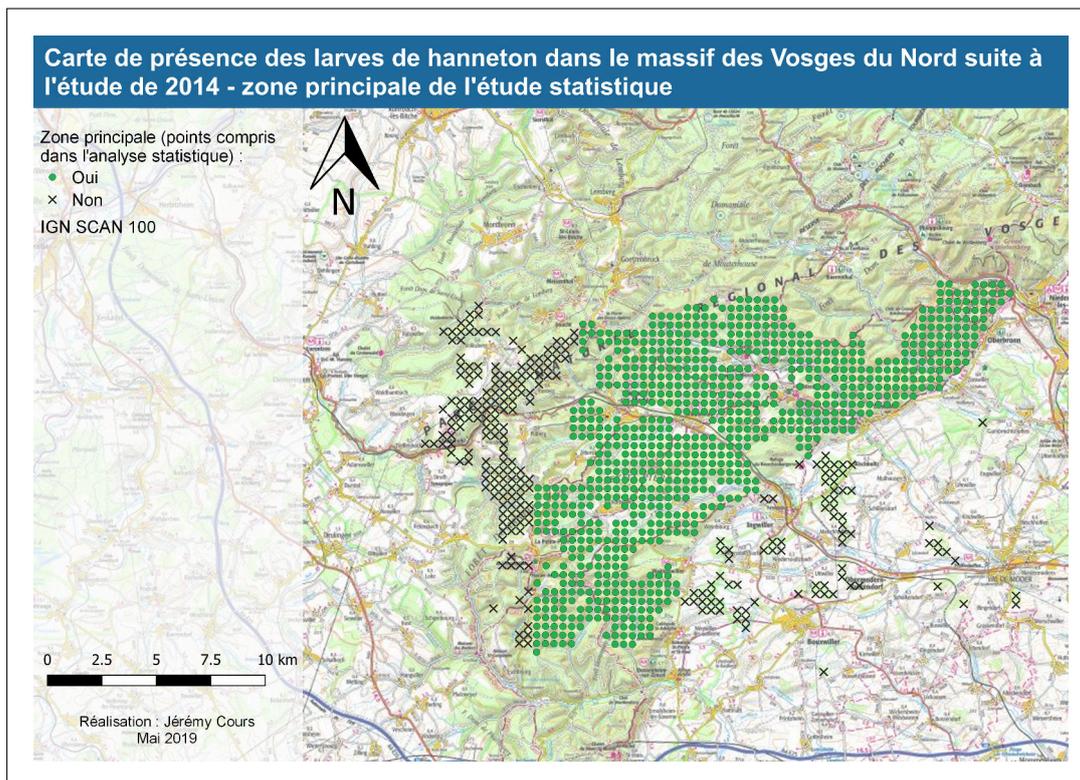


FIGURE D.3 – Carte de situation de la zone principale de présence des larves de hanneton et utilisé pour les traitements statistiques : en vert, points conservés pour l'analyse.

### D.3.2 Données stationnelles

#### Sol

Concernant le sol, il est établi par la littérature que le hanneton forestier est inféodé aux stations sableuses, plus que le hanneton commun semble-t-il [42]. Ainsi, le hanneton forestier est présent en densité inférieure voir absent lorsque le sol est plus argileux ; son abondance décroît plus encore si une nappe d'eau est proche de la surface [85]. Cette nappe d'eau empêche les larves de s'enfouir dans le sol pour se protéger du froid en hiver, période où les sols sont communément engorgés.

Concernant l'échantillonnage réalisé en 2014, nous remarquons que le sol des forêts du massif des Vosges du Nord est très largement sableux (98% des placettes de la "zone principale"; cf. Fig.D.3). Nous remarquons néanmoins une différence significative du nombre de larves au profit des sols purement sableux où la densité de larve est plus élevée.

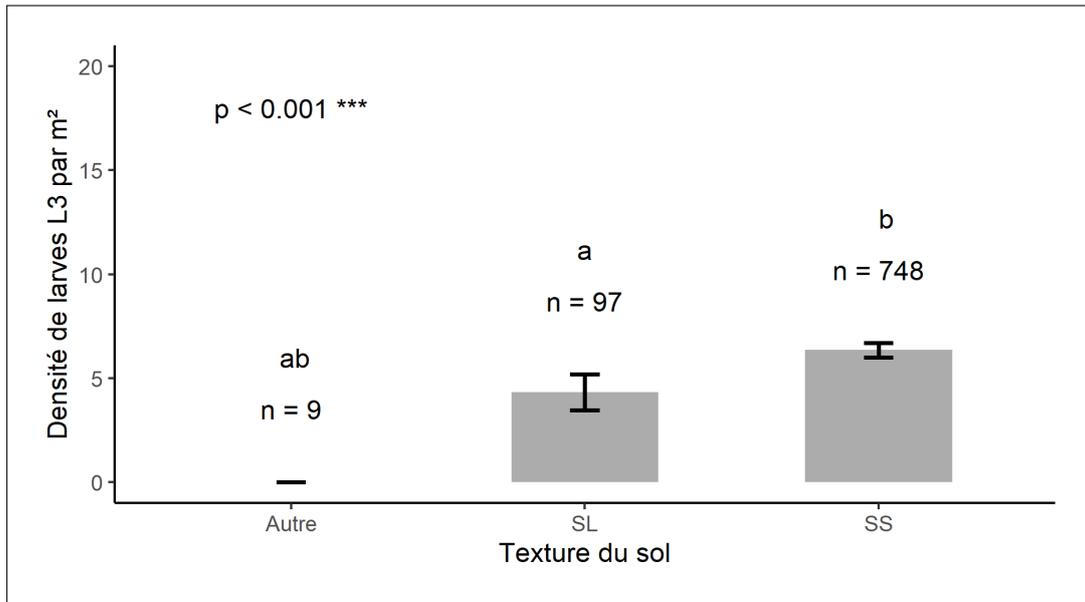


FIGURE D.4 – Densité moyenne de larves de hanneton selon la texture du sol. La classe "Autre" rassemble les textures minoritaires argileuse et limoneuse. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves pour chaque classe de texture et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe.

### Exposition

Tout d'abord, concernant l'exposition des placettes d'échantillonnage, nous relevons des différences significatives mais sans réelle logique dans la distribution des moyennes. Ainsi, la moyenne du nombre de larve est la plus élevée pour l'exposition Est (7,9 larves/m²) mais est l'une des moins élevée pour l'exposition Nord-Est (5,1 larves/m²).

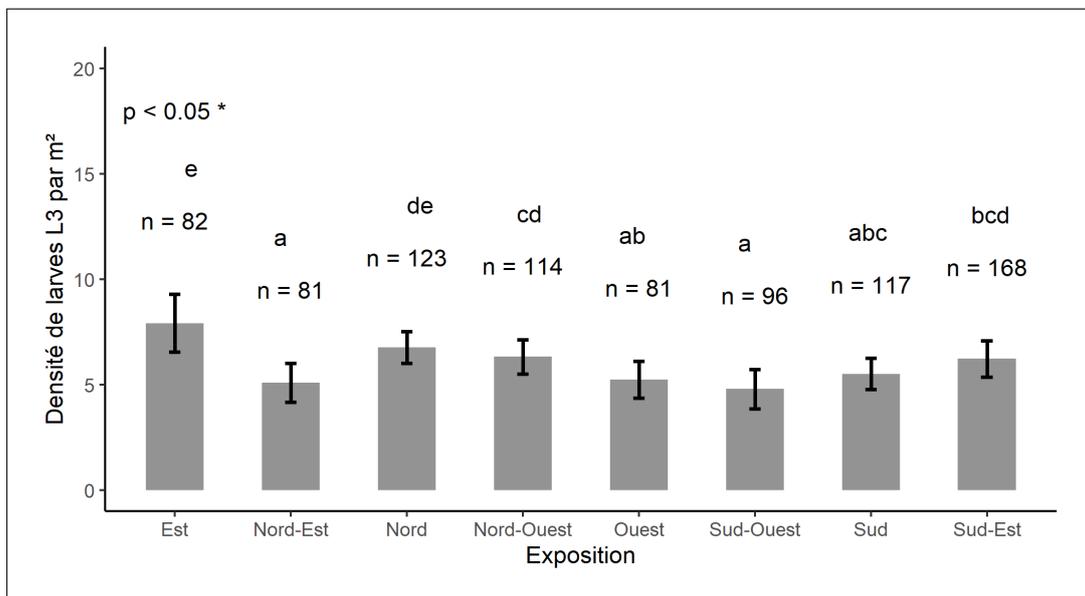
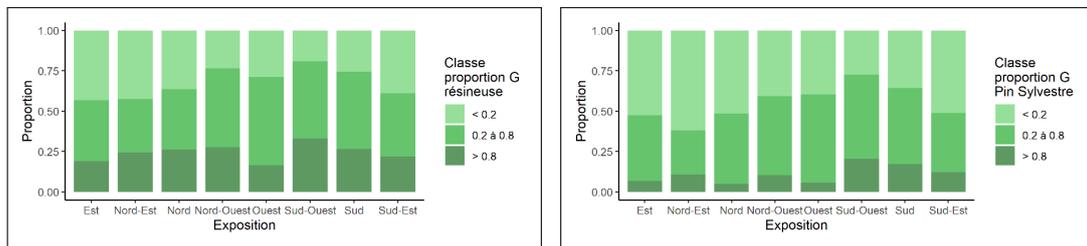


FIGURE D.5 – Densité moyenne de larves de hanneton selon l'exposition dans laquelle se trouvait la placette d'échantillonnage. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves pour chaque classe d'exposition et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe.

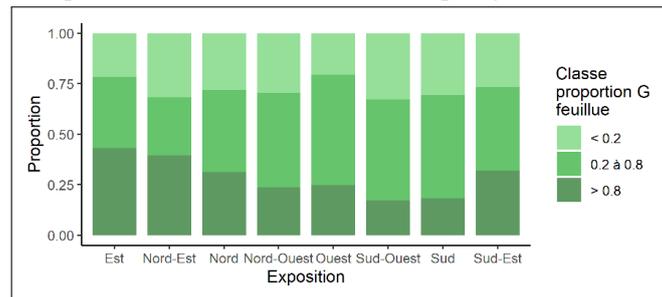
Nous remarquons une interaction entre l'exposition et le type d'essence que l'on peut retrouver en majorité :

dans les expositions plutôt fraîches (Nords et Est), on retrouve une proportion plus importante de peuplements feuillus (cf. Fig.D.6c). Nous verrons ensuite que l'on y retrouve un nombre plus élevé de larves (cf. Fig.D.10a). À contrario, les expositions chaudes (Sud et Ouest) sont composées par une proportion plus forte de peuplements résineux (dont le pin sylvestre) et de peuplements mélangés feuillus-résineux (cf. Fig.D.6c, D.6a, D.6b).



(a) Proportion de chaque classe de surface terrière résineuse selon l'exposition.

(b) Proportion de chaque classe de surface terrière du pin sylvestre selon l'exposition.



(c) Proportion de chaque classe de surface terrière feuillue selon l'exposition.

FIGURE D.6 – Proportion de surface terrière de différentes essences (résineuse (A), pin sylvestre plus spécifiquement (B), feuillue (C)) selon l'exposition de la placette échantillonnée.

## Pente

On remarque que la densité de larves de hanneton est significativement plus élevée dans le cadre des "faibles" pentes (de 0 à 30° ; cf. Fig.D.7).

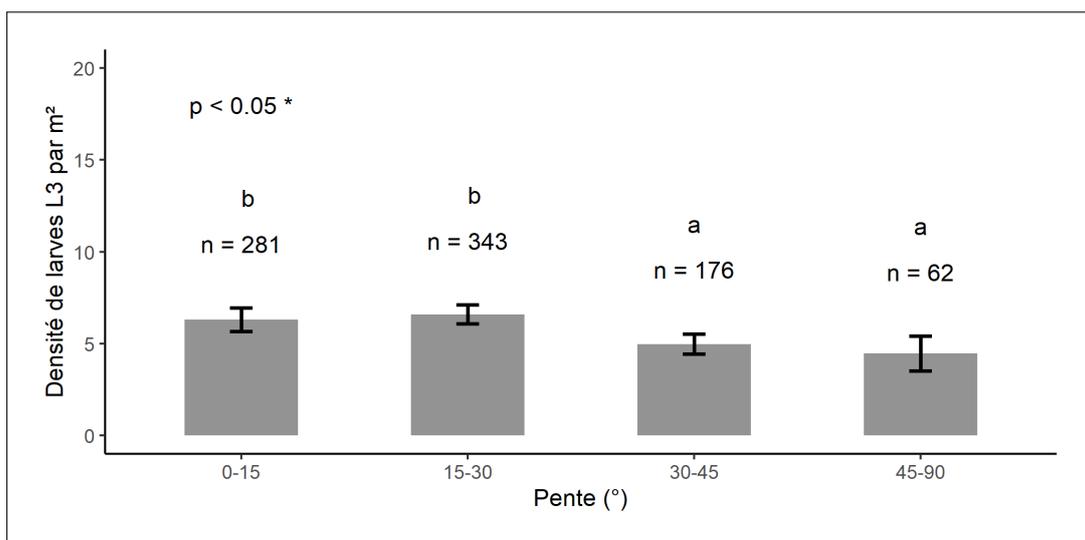


FIGURE D.7 – Densité moyenne de larves de hanneton selon la classe de pente (°) sur laquelle se trouvait la placette d'échantillonnage. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves pour chaque classe de pente et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe.

### D.3.3 Données issues du peuplement

#### Typologie peuplement

L'abondance de larves de hanneton semble liée à l'état de maturité du peuplement : plus un peuplement est âgé, plus la densité de larve est élevée. Ainsi, les peuplements ayant un faciès irrégulier selon la clé de typologie des peuplements forestiers du massif Vosgien [3], présentent des densités de larves intermédiaires : en y rencontrant "*sur une même parcelle toutes les structures possibles*" [82], on retrouve des zones plus jeunes et d'autres plus âgées (cf. Fig.D.8).

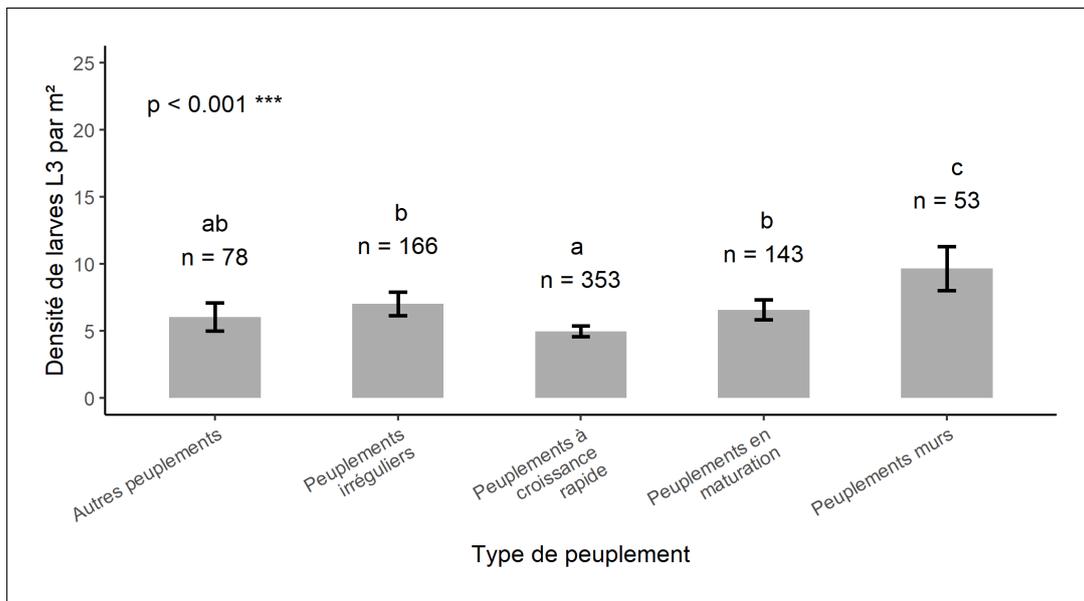


FIGURE D.8 – Densité moyenne de larves de hanneton selon le type de peuplement issue de la typologie Massif Vosgien. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves pour chaque type de peuplement (famille) et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe.

Cette prépondérance de larves au sein de peuplements mûrs est validée par la densité plus élevée de larves dans les peuplements à majorité "gros bois" (cf. Fig.D.9)

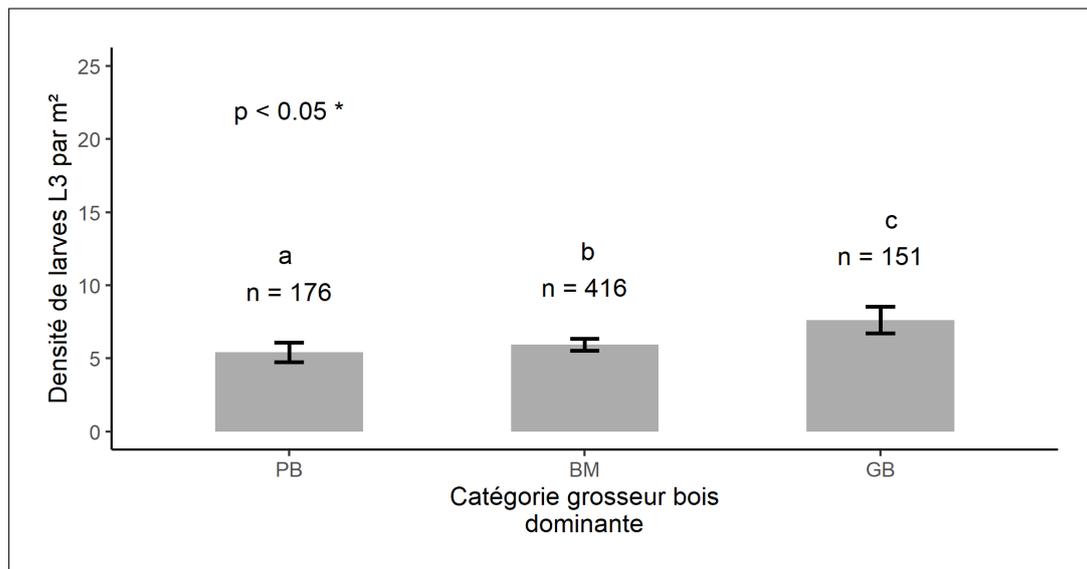
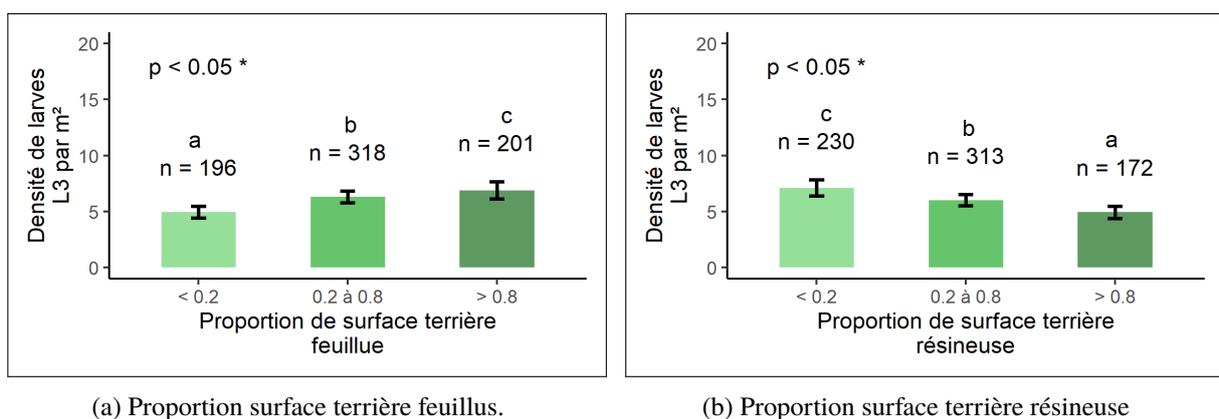


FIGURE D.9 – Densité moyenne de larves de hanneton selon la catégorie de grosseur de bois majoritaire en surface terrière. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves pour chaque catégorie de grosseur de bois majoritaire et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe.

### Mélange d'essences

Au sein de la zone principale (cf. Fig.D.3), nous avons effectué une autre sélection, celle des peuplements présentant une surface terrière supérieure à 10 m<sup>2</sup>/ha. Concernant la typologie des peuplements, ce sont les placettes qui ne sont pas classées "Autres peuplements". Au sein de ce nouvel ensemble, nous avons calculé la proportion de surface terrière de tiges feuillus et résineuses. Par ailleurs, nous avons fait de même avec les essences principales présentes sur le massif : le pin sylvestre, le hêtre et le chêne (toutes espèces confondues). On remarque que la moyenne du nombre de larve a tendance à augmenter selon que la proportion de surface terrière feuillue augmente elle aussi (cf. Fig.D.10a). En parallèle, plus la proportion de tiges résineuses est importante et moins il y a de larves (cf. Fig.D.10b).



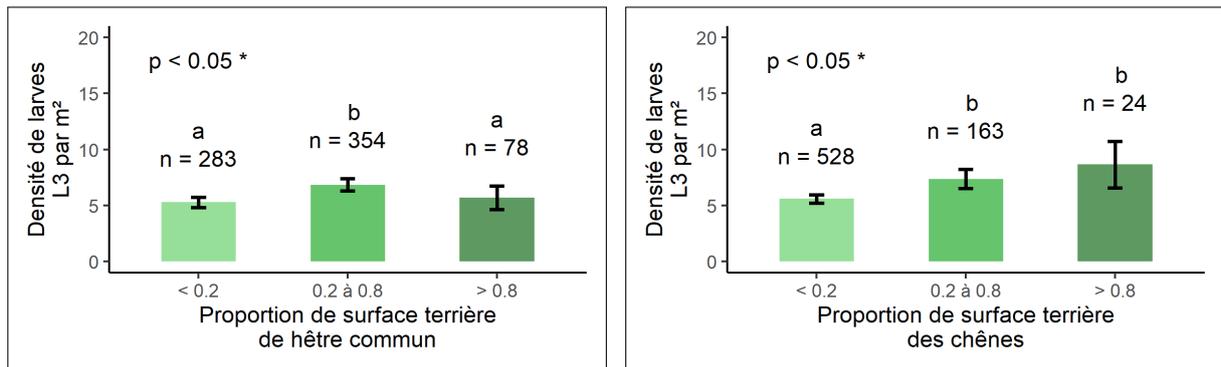
(a) Proportion surface terrière feuillus.

(b) Proportion surface terrière résineuse

FIGURE D.10 – Densité moyenne de larves de hanneton selon les classes de proportion de surface terrière pour les tiges d'essence feuillus (A) et résineuses (B). Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves pour chaque classe de proportion et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe.

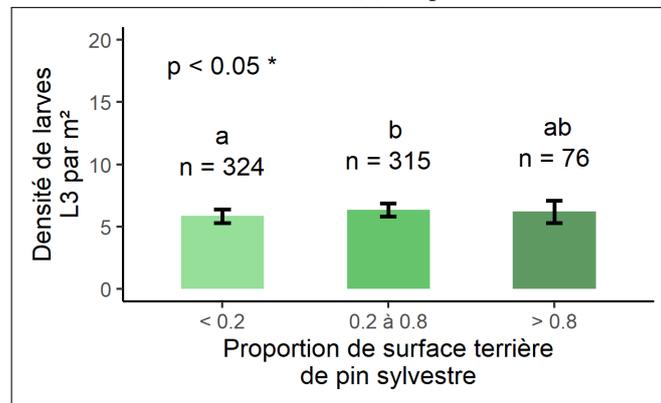
Par ailleurs, lorsque l'on s'occupe des essences principales du massif des Vosges du Nord, on remarque une moindre densité de larves dans les contextes de faible proportion de chêne (cf. Fig.D.11b). Il en est de même

avec le pin sylvestre (cf. Fig.D.11c). En revanche, on observe une densité significativement plus élevée pour la proportion intermédiaire de hêtre (cf. Fig.D.11a).



(a) Proportion surface terrière hêtre commun.

(b) Proportion surface terrière chêne (toutes essences)



(c) Proportion surface terrière pin sylvestre

FIGURE D.11 – Densité moyenne de larves de hanneton selon les classes de proportion de surface terrière des essences principale du massif des Vosges du Nord = hêtre (A), chênes (B), pin sylvestre (C). Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves pour chaque classe de proportion et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe.

### D.3.4 Dégâts causé par les larves de hanneton

Sur les placettes en présence de semis (sur un rayon de 5 mètres autour de la fosse), la mortalité des semis était notée. Dans ce cadre, nous avons effectué une nouvelle sélection des seules zones en présence de semis. Cela intègre un biais qu'il est important de conserver en tête, nous n'avons pas l'image ici des zones où la consommation racinaire par les hannetons et l'abrutissement par le gibier ont été tels qu'il n'y a aujourd'hui plus de semis. Néanmoins, cela permet tout de même de se faire une image des dégâts causés par la présence des hannetons sous terre.

En premier lieu, nous observons que la mortalité des semis est significativement plus élevée dans les placettes où il y a présence de larves dans le sol (cf. Fig.D.12)

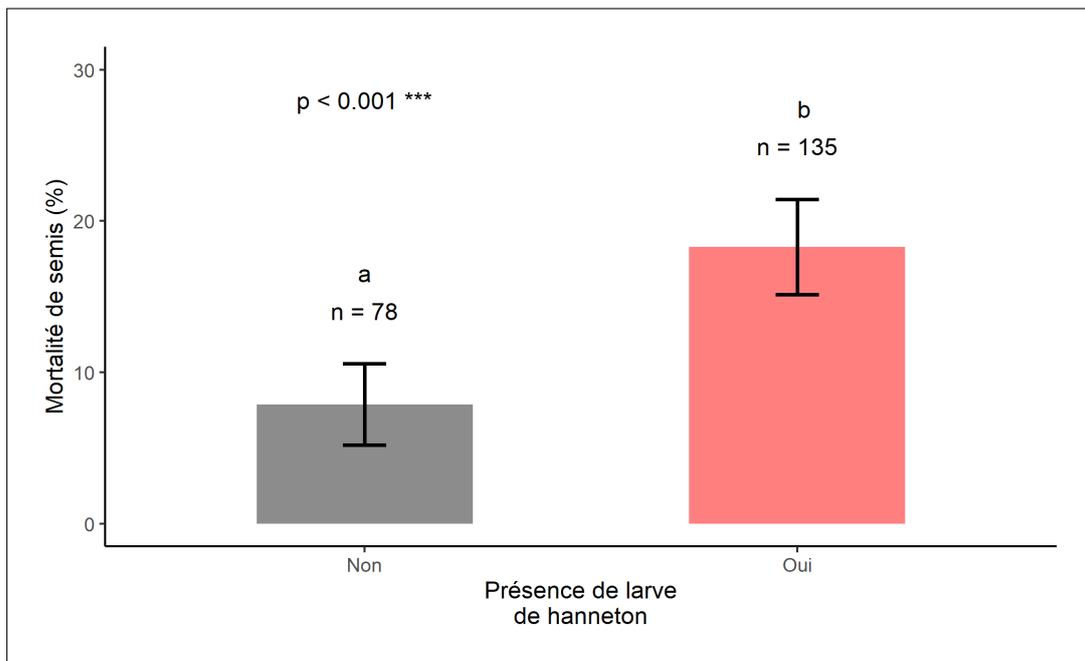


FIGURE D.12 – Mortalité de semis totale sur la placette de rayon 5 mètres selon qu'il y ait présence ou absence de larves de hanneton au sein de la fosse. Les histogrammes représentent la moyenne du pourcentage de mortalité des semis selon qu'il y ait présence ou absence de larves et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe.

D'autre part, les placettes où il est observé une mortalité de semis sont plus densément peuplées par les larves de hanneton (cf. Fig.D.13).

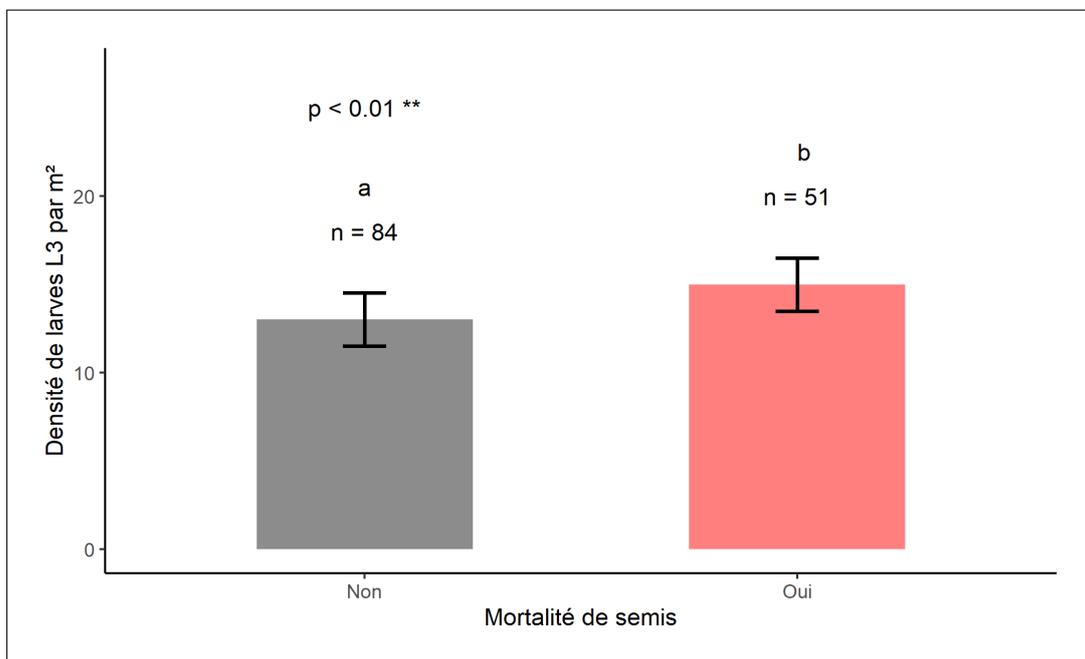


FIGURE D.13 – Densité moyenne de larves de hanneton selon qu'il y ait de la mortalité de semis sur la placette de rayon 5 mètres. Sélection des seules placettes en présence de semis ET de larves. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves selon qu'il y a des semis morts ou non sur la placette et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe.

### D.3.5 Modélisation de la présence et de l'abondance de larves dans le sol au sein de la zone principale de présence du hanneton forestier

#### Modélisation de la présence de larves de hanneton dans le sol

En premier lieu, nous allons chercher à modéliser la présence/absence des larves de hanneton dans le sol. Au sein de la zone principale, nous relevons 441 placettes avec absence de larves et 421 avec présence de larves.

Variables	Coefficients	Erreur standard	p.value
% G Pin Sylvestre	0.215	0.05	< 0.001
G Chêne	0.157	0.041	< 0.001
Nombre de perche	- 0.13	0.043	< 0.01
G Hêtre	0.112	0.045	< 0.05

TABLE D.1 – Variables significatives du modèle logistique concernant l'étude de 2014. Pouvoir explicatif du modèle de 3,1% (déviante nulle : 488,72 ; déviante résiduelle : 473,44). Signification des abréviations : G = surface terrière.

Pour mieux nous représenter les coefficients du modèle, il nous est possible de les visualiser sous forme de graphique (cf. Fig.D.14).

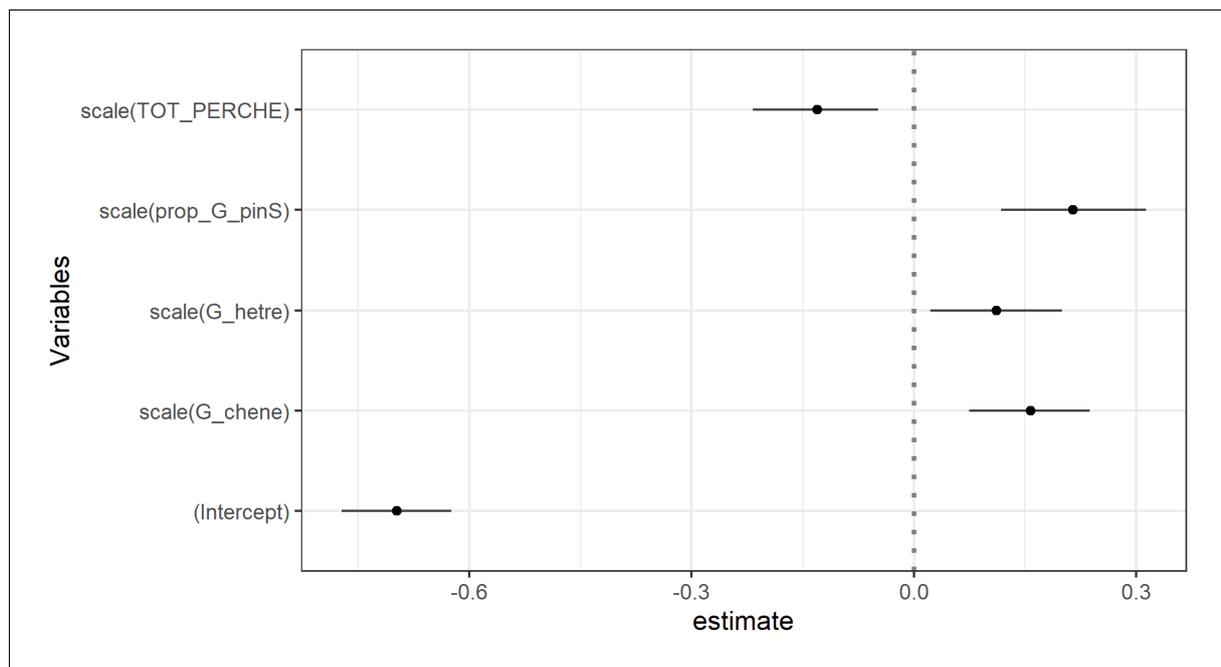


FIGURE D.14 – Schématisation des coefficients du modèle logistique pour l'étude de 2014. Les points représentent le coefficient et les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95%.

On remarque que le nombre de perches relevées dans la placette de rayon 15 mètres est négativement corrélée à la présence des larves de hanneton. Ce résultat est conforme avec ce que nous avons pu observer : un moindre nombre de larves dans les jeunes peuplements. Par ailleurs, nous remarquons que la proportion de surface terrière de pin sylvestre ainsi que la surface terrière de chêne et de hêtre sont positivement corrélés à la présence de larves de hanneton. Ce résultat pourrait mettre en évidence une plus grande densité de larves dans les peuplements mélangés. Cependant, il convient de rester extrêmement prudent sur ces résultats puisque le coefficient de corrélation est extrêmement faible ( $R^2 \approx 3,1\%$ ).

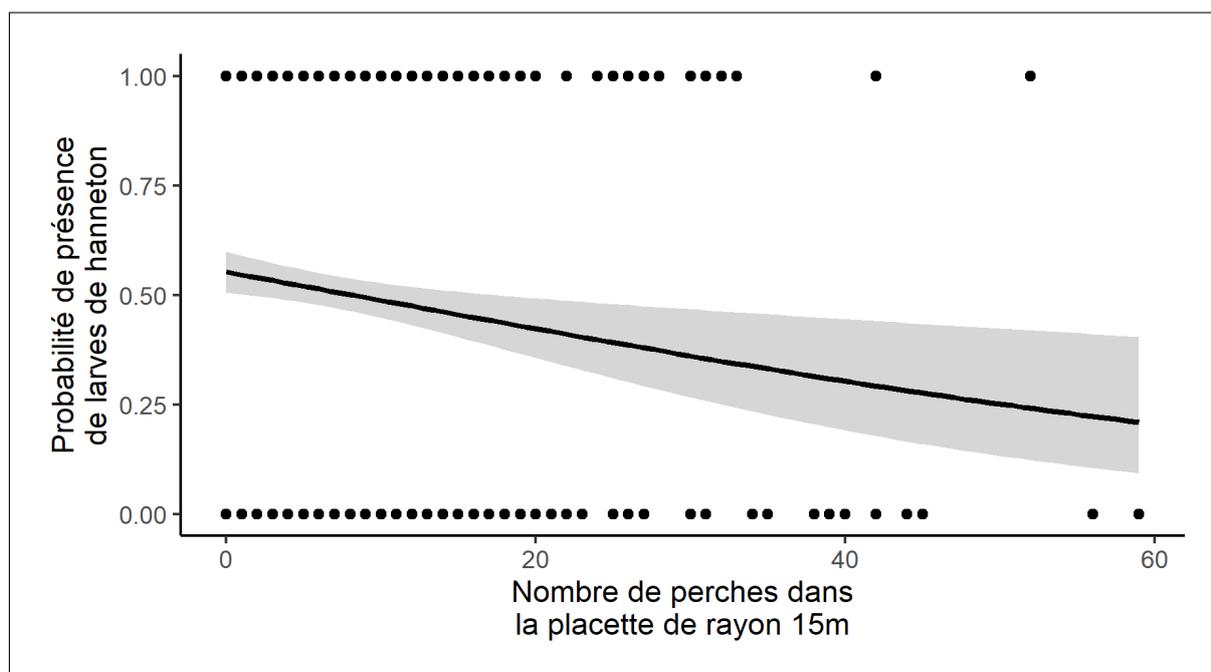


FIGURE D.15 – Courbe de probabilité de la présence de larves de hanneton selon le nombre de perches présentes dans la placette de rayon 15 mètres autour de la fosse. Courbe ajustée selon une régression logistique. La zone grisée autour de la courbe de probabilité représente l'intervalle de confiance à 95%.

### Modélisation de l'abondance de larves de hanneton dans le sol

Comme dit dans la partie matériels et méthodes, en réponse au problème de surdispersion, nous avons mis en œuvre un modèle de type quasi-poisson afin de modéliser les variables du milieu déterminant l'abondance de larves de hanneton.

Variables	Coefficients	Erreur standard	p.value
Famille : Pplmt croissance rapide	- 0.539	0.278	< 0.1
Famille : Pplmt maturation	- 0.27	0.295	
Famille : Pplmt murs	0.067	0.322	
Famille : Pplmt irréguliers	- 0.227	0.292	
% G Chêne	0.278	0.071	< 0.001
% G Pin Sylvestre	0.311	0.085	< 0.001
G Hêtre	0.227	0.072	< 0.01

TABLE D.2 – Variables significatives du modèle linéaire généralisé avec famille "quasi-poisson" concernant l'étude de 2014. Pouvoir explicatif du modèle de 5,5% (déviante nulle : 8376,1 ; déviante résiduelle : 7917,5). Signification des abréviations : G = surface terrière ; Pplmt = peuplement.

Pour mieux nous représenter les coefficients du modèle, il nous est possible de les visualiser sous forme de graphique (cf. Fig.D.16).

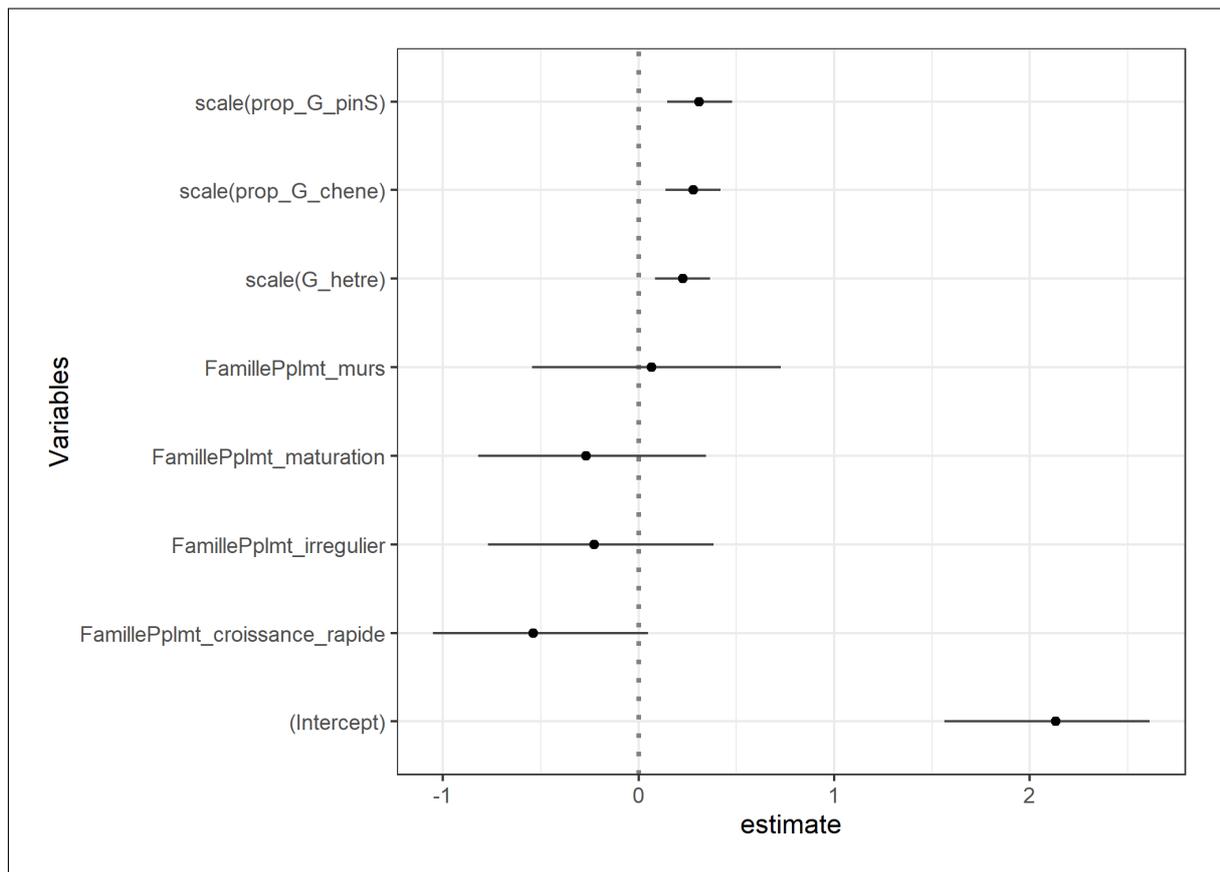


FIGURE D.16 – Schématisation des coefficients du modèle linéaire généralisé quasi-poisson pour l'étude de 2014. Les points représentent le coefficient et les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95%.

Concernant les familles issues de la typologie des peuplements du massif Vosgien, nous retrouvons la logique mise en avant auparavant : les peuplements mûrs sont liés à une plus grande densité de larves au contraire des peuplements jeunes (à croissance rapide). Par contre, concernant les 3 essences principales du massif des Vosges du Nord (le pin sylvestre, le hêtre et le chêne), elles sont toutes les trois positivement corrélées au nombre de larves dans le sol : cela pourrait noter l'importance du mélange de ces 3 essences dans la démographie de l'insecte. Cependant, il convient de rester très prudent sur ces résultats puisque le coefficient de corrélation est extrêmement faible ( $R^2 \approx 5,5\%$ ).

## D.4 Discussion

En tout premier lieu, la texture du sol apparaît comme étant un facteur important d'abondance des larves dans le sol : les sols sableux purs apparaissent plus favorables aux larves de hanneton (cf. Fig.D.17). C'est d'ailleurs sur ce point que s'accorde l'ensemble de la bibliographie : une nette préférence du hanneton pour les sols sablonneux. Couturier et Robert mettaient déjà ce facteur en évidence en 1956 : « [la larve] a besoin de sols légers, sablonneux, bien drainés » [17].

En parallèle, plus récemment, Schmidt et Hurling (2014) ont constaté une corrélation négative entre la présence d'un horizon argileux dans le sol et le nombre de larves de hanneton forestier dans une forêt allemande de la vallée du Rhin [85]. En outre, ils ont mis en évidence la réduction du nombre de larves en cas de présence d'une nappe d'eau en hiver ; cette dernière empêchant certainement l'enfouissement des larves dans le sol en hiver [85]. Ainsi, présence d'argile et d'eau dans le sol semblent plutôt néfastes pour la survie des larves dans le sol.

La présence d'une couche d'argile rend le sol théoriquement plus dense et moins prospectable pour les larves ; elle lui confère aussi une propension accrue à retenir l'eau, facteur propice à la présence de certaines espèces de champignons entomopathogènes du genre *Beauveria* [28]. En parallèle, des chercheuses polonaises ont révélé que les espèces *Beauveria pseudobassiana* et *B. brongniartii*, les deux espèces naturellement présentes dans les sols forestiers polonais, sont sensibles au pH et préfèrent des sols neutres à alcalin (pH optimal entre 8 et 8,5 [63]). L'hypothèse proposée est la plus forte lixiviation des spores de champignons vivant dans les sols sableux (et donc à faible pH) et le maintien de ces spores dans les sols argileux (à pH plus élevé) grâce à un phénomène d'absorption par les particules d'argile [63]. Ainsi, les larves de hanneton encourent un moindre risque de contamination par ces champignons dans les sols sableux.

Par ailleurs, les sols sableux sont propices au transport de composés organiques volatils (COV) exsudés par les racines dans le sol. Ces composés chimiques sont perçus par les antennes des larves et suivis [96]. En ce sens, il a été constaté une moins bonne réponse des larves aux messages chimiques émis par les racines des plantes lorsque celle-ci étaient placées dans un sol argileux [24]. L'argile semble jouer un rôle masquant par absorption des messages chimiques rendant difficile le déplacement des larves vers leurs hôtes favoris. En facilitant le transport des composés chimiques issus des racines (ainsi que le déplacement des larves), les sols sableux facilitent indirectement l'alimentation des larves.

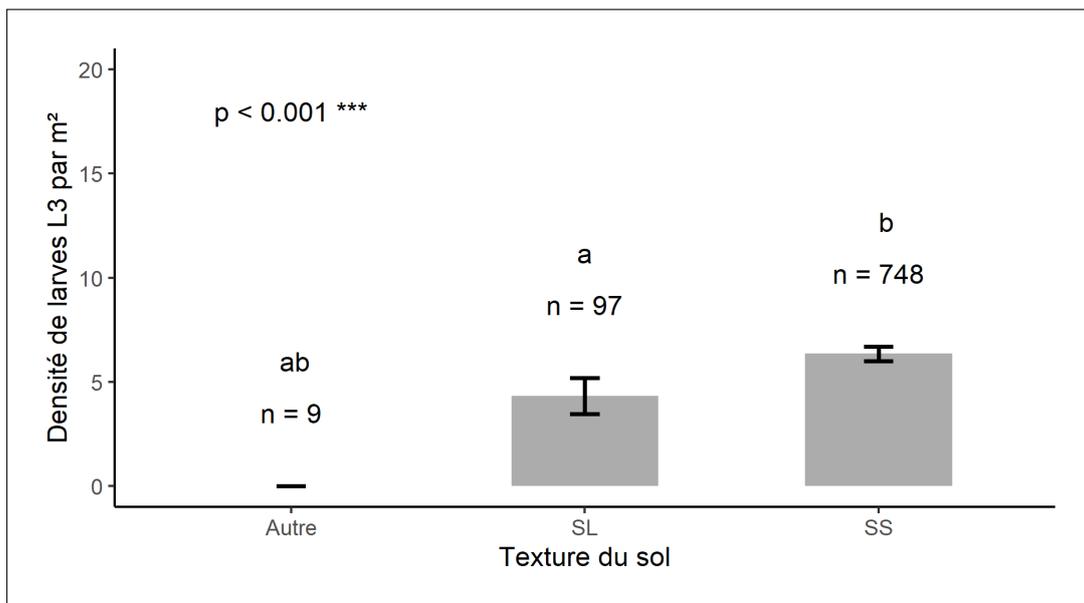


FIGURE D.17 – Densité moyenne de larves de hanneton selon la texture du sol. La classe "Autre" rassemble les textures minoritaires argileuse et limoneuse. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves pour chaque classe de texture et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe. Signification des sigles : "SS" = sableux pur ; "SL" = sableux limoneux.

De surcroît, les peuplements matures (ou mûrs) sont liés à une densité plus forte de larves dans le sol. Il est difficile d'interpréter ce résultat bien qu'il soit concordant avec les résultats de Niemczyk et al. (2017) [62]. Ce faciès en particulier semble soit préférable aux femelles au moment de la ponte, soit permet une meilleure survie des larves dans le sol. Une autre hypothèse est la potentielle ressource alimentaire plus importante dans les peuplements mûrs. Nous constatons par ailleurs des différences de distribution d'essence selon la famille de peuplement (cf. Fig.D.19). Ainsi, concernant les peuplements plus jeunes ("peuplements croissance rapides"), ils sont composés d'une part plus importante de résineux (cf. Fig.D.19 ; couleurs violacées - bleu), essences liées à un nombre moins élevées de larves de hanneton (cf. Fig.D.10b). De ce fait, est-ce la matu-

rité du peuplement ou bien sa composition (ou les deux facteurs) qui agissent sur le nombre de larves dans le sol ?

Pour information, la variable "essence(s) dominante(s)" a été obtenue en proportion de la surface terrière. Elle est classée comme étant pour les peuplements à dominance d'une seule essence, les peuplements où cette essence est présente à plus de 75% de la surface terrière totale (catégorie "Chêne" = surface terrière chêne > 75% de la surface terrière totale). Pour les peuplements mélangés, on compte la présence des essences composant moins de 75% et plus de 25% de la surface terrière totale. La première essence du code correspond à l'essence majoritaire par rapport à l'autre ("HET-CHX" = plus de hêtre que de chêne), sauf pour la classe "PS-CHX-HET" représentant simplement les 3 essences en mélange. "Autres feuillus" et "Autres résineux" correspondent aux cas où les 3 essences majoritaire du massif (le pin sylvestre, le hêtre commun et les 2 essences de chêne (sessile et pédonculé)), sont présentes (ou absentes) dans une proportion inférieure à 25% de la surface terrière. La différence entre feuillus et résineux est faite à travers l'utilisation d'une autre variable : la proportion de surface terrière feuillue ou résineuse ("Autres feuillus" si la proportion d'essence feuillue est > 50% de la surface terrière).

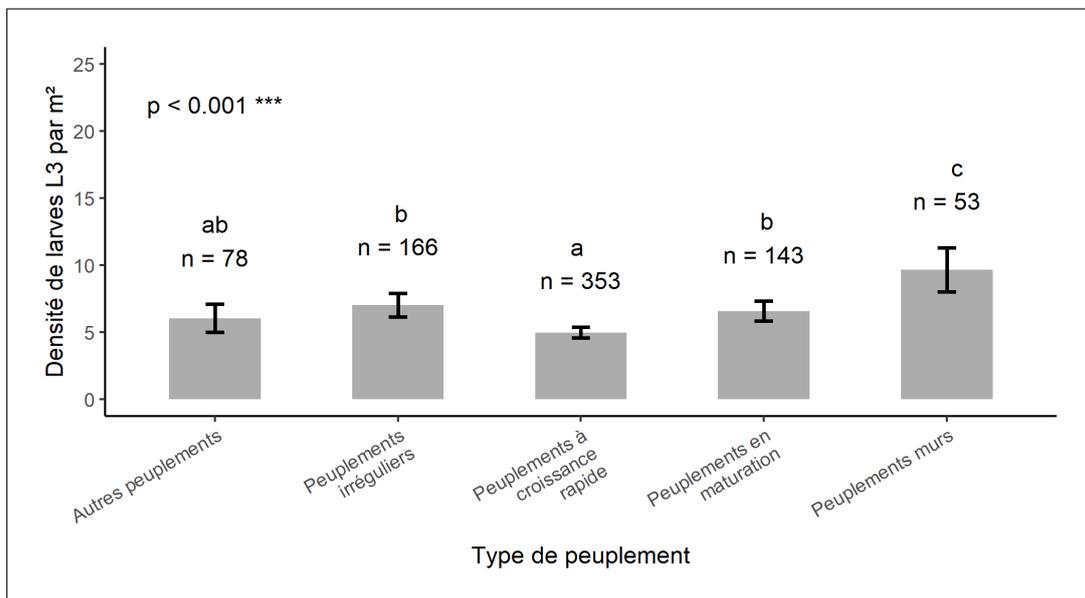


FIGURE D.18 – Densité moyenne de larves de hanneton selon le type de peuplement issue de la typologie Massif Vosgien. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves pour chaque type de peuplement (famille) et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe.

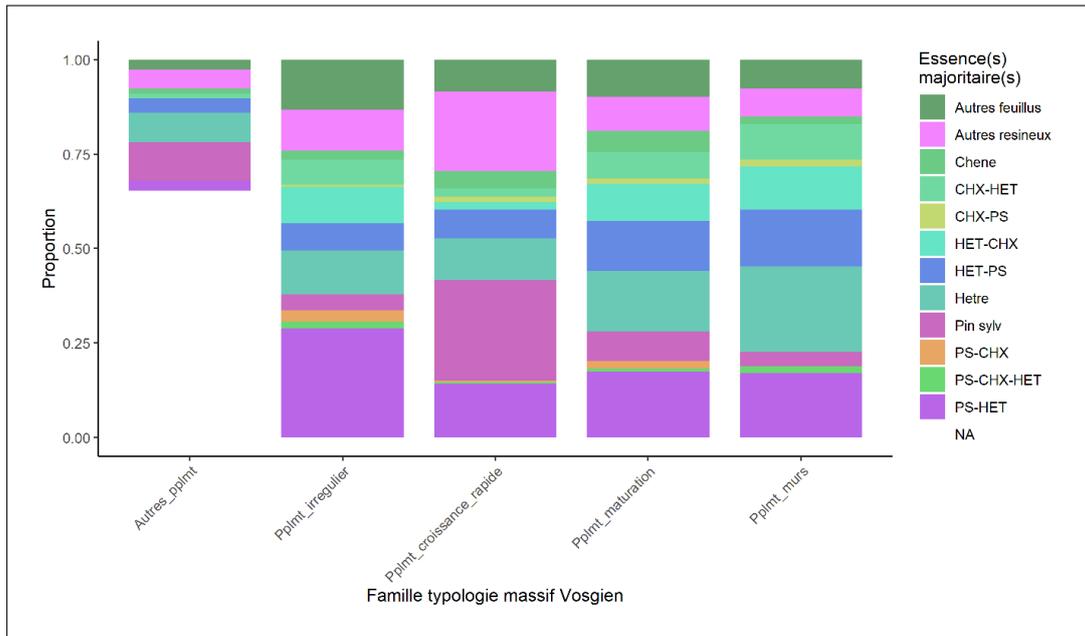


FIGURE D.19 – Proportion d'essence(s) majoritaire(s) pour chaque famille de peuplement.

De même, nous observons une corrélation positive entre la catégorie de grosseur de bois dominante autour de la fosse et le nombre de larves dans le sol : plus le peuplement est composé de gros bois ("GB"), plus il y a de larves dans le sol (cf. Fig.D.20). Cependant, de même que pour la famille de peuplement, on remarque que la composition du peuplement pourrait jouer avec une proportion plus importante de peuplements à dominance résineuse dans la catégorie petit bois ("PB" ; cf. Fig.D.21). Ainsi, la question reste la même : est-ce la maturité du peuplement ou bien sa composition (ou les deux facteurs) qui agissent sur le nombre de larves dans le sol ?

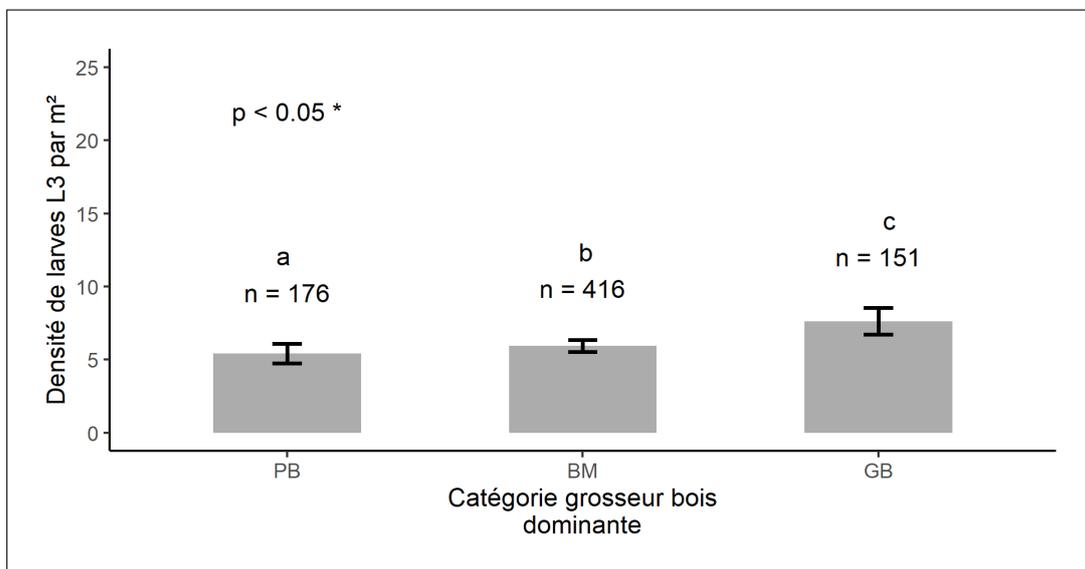


FIGURE D.20 – Densité moyenne de larves de hanneton selon la catégorie de grosseur de bois majoritaire en surface terrière. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves pour chaque catégorie de grosseur de bois majoritaire et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe.

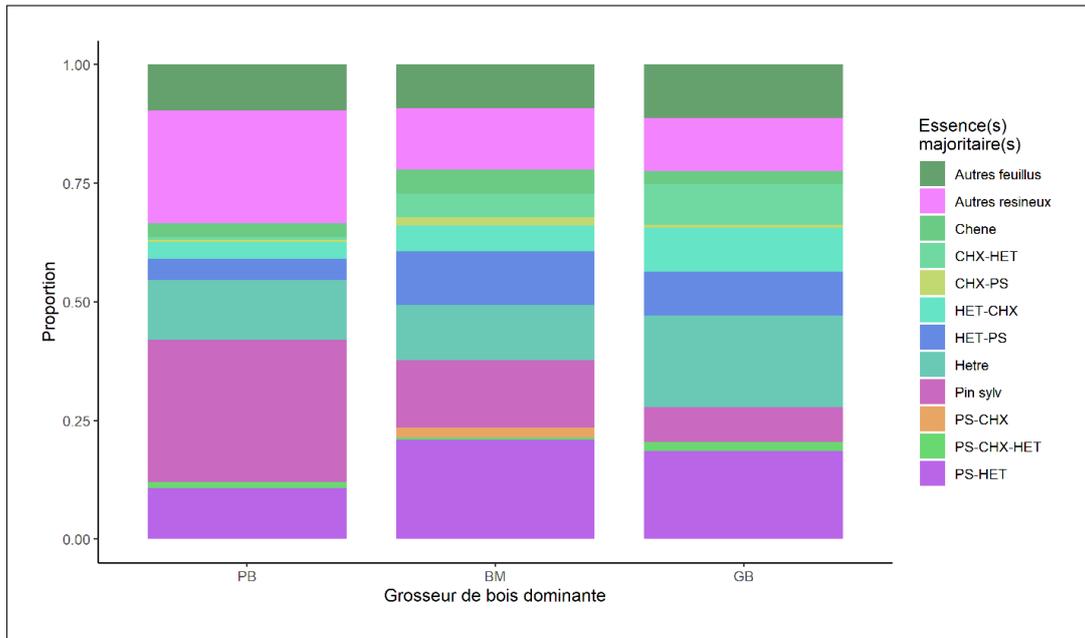


FIGURE D.21 – Proportion d'essence(s) majoritaire(s) pour chaque catégorie de grosseur de bois dominante autour de la fosse. Signification abrégées : "PB" = petit bois ; "BM" = bois moyen ; "GB" = gros bois.

Concernant la ou les essences majoritaires du peuplement, on peut remarquer une plus grande densité de larves dans les peuplements purs de chêne ainsi que dans les peuplements mélangés où le hêtre est majoritaire ou encore dans les peuplements mélangés de chêne - hêtre (cf. Fig.D.22). Par ailleurs, le rôle du pin sylvestre est difficile à analyser : les peuplements à dominance forte de pin sylvestre (classe : "Pin sylv") semblent plus envahis par les larves de hanneton. À contrario, lorsqu'il est en mélange avec le hêtre, soit il est dominant en surface terrière et il est associé à une densité moins élevée de larves, soit il est dominé par le hêtre commun en surface terrière et le nombre de larves est plus élevé.

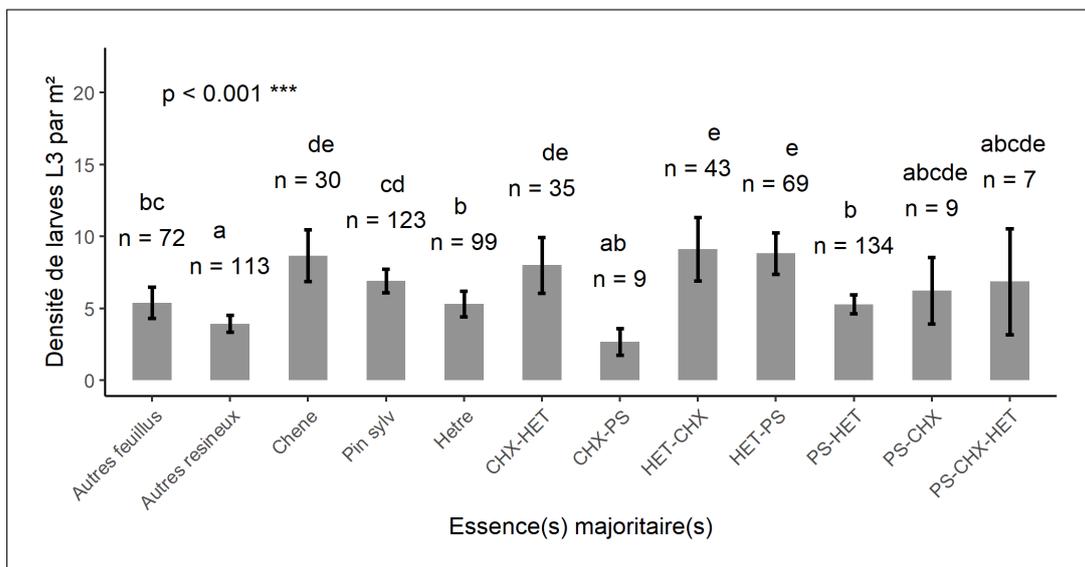


FIGURE D.22 – Densité moyenne de larves de hanneton selon l'essence majoritaire ou les essences majoritaires du peuplement environnant la fosse. Les histogrammes représentent la moyenne du nombre de larves pour chaque classe et les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. Les "n" représentent le nombre d'échantillons pour chaque classe. Signification des abrégées : "CHX" = chêne toute essence ; "PS" = pin sylvestre ; "HET" = hêtre commun.

De surcroît, la question se posant est la possible interaction entre la dominance d'une essence en particulier et d'autres facteurs tels que la famille de peuplements, la catégorie de grosseur de bois dominante ou encore la texture du sol. Par exemple, malgré un nombre relativement élevé de larves, les peuplements à mélange chêne - hêtre ("CHX-HET") sont présents sur une proportion plus grande de sols à texture sablo-limoneuse (cf. Fig.D.23c) représentant plutôt un facteur réducteur du nombre de larves. Par ailleurs, cette même catégorie de mélange est associée à une proportion plus grande de peuplements à dominance bois moyen ("BM") et gros bois ("GB"), facteur plutôt positif pour le nombre de larves (cf. Fig.D.23b).

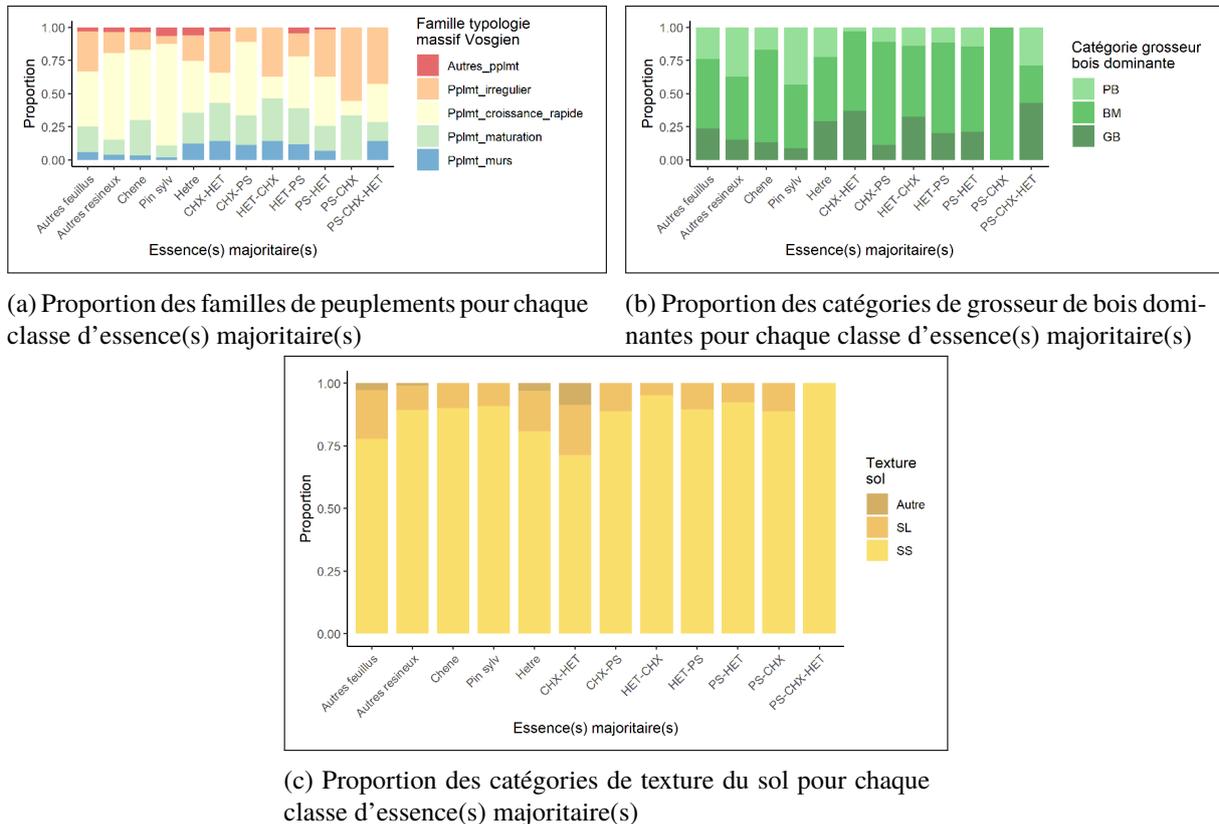


FIGURE D.23 – Proportion de placettes pour différentes variables (A = Famille peuplement ; B = Catégorie de grosseur de bois majoritaire ; C = Texture du sol) selon l'essence ou les essences majoritaire(s).

De ce fait, nous sentons bien que c'est un mix de l'ensemble des variables présentées ci-avant qui détermine le fait que l'on retrouve plus ou moins de larves de hanneton dans le sol. Ainsi, les peuplements mélangés, mûrs apparaissent plus favorables à de fortes densités de larves dans le sol. Néanmoins, la nature même de ce mélange semble avoir son importance et l'on retrouve de fait un nombre plus élevé de larves dans des peuplements mélangés "CHX-HET", "HET-CHX" ou encore "HET-PS". Au contraire, il semble que l'on trouve un nombre plus faible de larve dans les peuplements mélangés de pin sylvestre - hêtre ("PS-HET"). Concernant les peuplements dominés par une essence en particulier, les peuplements de chêne semblent être plus envahis que les autres.

## D.5 Conclusion

Cette première étude, ayant eu lieu dans le massif des Vosges du Nord en 2014, avait pour objectif de cartographier la zone de pullulation du hanneton forestier. Par ailleurs, en relevant un certain nombre de variables, l'objectif secondaire de pouvoir décrire l'habitat dans lequel on peut trouver une plus forte abondance de larves de hanneton. Il s'agit principalement des peuplements mûrs, présentant une composition mélangée de hêtre commun dominant et de chêne ("HET-CHX") ou pin sylvestre ("HET-PS"). On retrouve par ailleurs un nombre

de larves relativement élevé dans les peuplements de chêne ou de chêne en mélange avec le hêtre ("CHX-HET").

Du point de vue stationnel, une variable sort plus que les autres du lot et nous nous y attendions : il s'agit de la texture du sol. Plus ce dernier est sableux, plus il est favorable à la présence et à l'abondance des larves de hanneton.



FIGURE D.24 – *Hanneton forestier* adulte perché en haut d'une branche de chêne. ©Jérémy Cours

---

---

## ANNEXE E

---

SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES SUR LE  
HANNETON FORESTIER OUTRE LES  
ÉLÉMENTS PRÉSENTÉS CI-AVANT.  
BIOLOGIE, MORPHOLOGIE ET  
RÉPARTITION SPATIALE

## E.1 Morphologie

### E.1.1 Forme adulte

Les hannetons du genre *Melolontha* sont des coléoptères relativement grands (environ 3 cm de long au stade imago) de la famille des Scarabéidés (Scarabaeidae). Les insectes de cette famille, anciennement appelée famille des « Lamellicornes » se distinguent par leurs antennes se terminant par des lamelles (antennes lamellées) au nombre maximum de 10 lamelles. Ces dernières ou feuillettes s'ouvrent en éventail. Outre les hannetons au sens large (genres *Amphimallon*, *Rhizotrogus*, *Polyphylla*, *Melolontha* ...), la famille des Scarabéidés comprend les Bousiers, les Dynastidés, les Cétonidés ou encore les Lucanidés. La sous-famille qui nous intéresse ici est la sous-famille des Mélolonthidés comprenant nos hannetons du genre *Melolontha*. Le genre *Melolontha* lui-même signifie littéralement en grec "destructeur de fruit" bien que d'après Olivier (1792), le nom de genre *Melolontha* ait été choisi car les grecs « nommaient *Melanthe*, *Melolanthe*, *Melontha*, *Melolontha*, des insectes qui vivaient sur les arbres, et qui se nourrissaient de leurs feuilles » [65].

Il existe deux moyens d'identification des deux espèces communes du genre *Melolontha* : le pygidium et le bord extérieur des élytres. Tout d'abord, le pygidium du hanneton commun est long et massif et son extrémité a une forme de spatule. Au contraire, le pygidium du hanneton forestier est court et se termine avec la forme d'une gouttelette. Néanmoins, il existe aussi des différences concernant la taille du pygidium selon le sexe de l'individu : en proportion, le pygidium des mâles des deux espèces est plus long que celui des femelles [59]. Par ailleurs, le bord extérieur des élytres du hanneton forestier arbore une fine bande noire contrairement aux élytres du hanneton commun. Autre élément moins déterminant : le hanneton commun est en moyenne un peu plus grand que le hanneton forestier.

### E.1.2 Forme larvaire

Nous développons la partie biologie par la suite. Néanmoins, il nous faut expliquer ici que les hannetons sont ce qui est appelé des insectes à métamorphose complète, c'est à dire qu'un individu vit 3 phases distinctes : la phase larvaire, la phase nymphale et enfin la phase adulte (imago) où il peut voler et se reproduire. De ce fait, nous devons par ailleurs décrire la larve des hannetons du genre *Melolontha*.

La larve de *Melolontha* est de type mélolonthiforme ; c'est à dire qu'elle est arquée, molle, son tégument est translucide et son extrémité anale est renflée [31]. Il est aussi à noter qu'elle porte 3 paires de pâtes bien visibles et fonctionnelles (contrairement par exemple aux larves de Cétonidés). Ces dernières permettent à la larve de « s'accrocher » aux racines des végétaux lors de leur consommation. De plus, les larves de *Melolontha* portent de fortes mâchoires lui permettant de déchirer les tissus végétaux.

La taille de la larve est variable selon le stade larvaire. Néanmoins, seule la tête chitineuse est l'objet d'une mue tandis que le reste du corps de la larve est en croissance continue. De ce fait, seule la taille de la capsule céphalique (la tête) rend compte du stade de développement de la larve (cf. Tab.E.1).

Stade larvaire	<i>M. hippocastani</i>	<i>M. melolontha</i>	Longueur moyenne
L1	2,6 mm	2,7 mm	10 mm
L2	4,2 mm	4,5 mm	20 mm
L3	6,5 mm	6,9 mm	30 à 40 mm

TABLE E.1 – Largeur de la capsule céphalique des larves des 2 espèces de hanneton et longueur moyenne du corps selon le stade larvaire.

Par ailleurs, il est possible de différencier la larve des hannetons du genre *Melolontha* grâce à une (simple) observation sur l'extrémité du dernier segment abdominale. À cette extrémité, nous remarquerons la distribution des poils autour de la fente anale. Celle des larves du genre *Melolontha* est caractérisée par la présence de deux rangées de poils d'une part et d'autre de la fente [42]. Cependant, il n'est pas possible de faire de distinction d'espèces entre les larves du genre *Melolontha*.

## E.2 Biologie

La biologie du genre *Melolontha* marque la différence entre les deux espèces commune du genre : le hanneton forestier suit un cycle de développement de 48 mois compris sur 5 années civiles tandis que le cycle du hanneton commun est plus court en s'étendant sur 36 mois compris sur 4 années civiles.

De plus, le lieu de développement est différent : si le hanneton commun vit principalement hors forêt (en milieu prairial), l'habitat du hanneton forestier (tel que son nom l'indique) est essentiellement forestier. De ce fait, les dégâts observés en forêt, sur la régénération naturelle est souvent impûtable au hanneton forestier. Cependant, dans les forêts qui ne sont pas composées d'un bloc massif, les plantations d'arbres semblent pouvoir être infestées par les deux espèces (*M. melolontha* et *M. hippocastani*). C'est par exemple ce qui est observé par les chercheurs polonais (Sukovata et Niemczyk, comm. personnelles). La finalité est toujours la même : les consommations racinaires amènent à de fortes mortalités dans les semis et/ou plants.

### E.2.1 Cycle de développement

Nous détaillerons ci-après le développement du hanneton forestier, espèce qui nous intéresse de premier chef ici. Ce cycle de développement ou cycle biologique dure 48 mois et s'étend sur 5 années civiles contrairement à celui du hanneton commun ayant lieu sur 36 mois et 4 années civiles. Cette différence est lié à un développement plus rapide de la larve L1 chez le hanneton commun.

#### Première et deuxième année

Après avoir passé l'hiver en diapause, sous terre, les imagos sortent de terre. La règle générale prévoit le début de l'émergence lorsque la somme des températures moyennes journalières positives à partir du 1<sup>er</sup> mars atteint de 335°C [59] à 355°C [94]. Cela semble correspondre à l'instant où la température de l'air moyenne atteint 12 - 15°C tandis que la température du sol atteint 10°C [94] [89]. Par la suite, l'activité maximale du vol des adultes est observée lorsque la température moyenne journalière dépasse 20°C [89]. D'après les suivis de Wagenhoff et al. (2014), les mâles sortent avant les femelles [94]. Ce premier vol est le vol préalimentaire : les adultes sortent de terre et se dirigent en direction de leurs arbres hôtes, où ils trouvent de quoi s'alimenter : principalement les chênes et les hêtres. Cette émergence au printemps correspond au débourrement de ces essences qui se montrent très appétentes au hanneton forestier [77] étant en début de débourrement, les feuilles sont encore tendres et peu chargées en métabolites secondaires telles que les tannins.

Il est alors observé les caractéristiques vols crépusculaires des hannetons durant lesquels les mâles partent à la recherche des femelles. Il est observé alors une période de 2 à 3 semaines d'accouplement, d'alimentation et de maturation des oeufs. Cette phase dure plus ou moins longtemps selon les températures [94]. Il s'agit d'une phase importante pour les femelles car leur fertilité est liée à leur gain en poids [94]. Au moment de l'accouplement, les mâles s'orientent grâce à des composés chimiques (green leaf volatiles) émis par les feuilles consommées par les insectes femelles et grâce à une phéromone sexuelle (1,4-benzoquinone) émise par ces mêmes femelles et trouvent leur partenaire [38] [80]. Un composé chimique végétale en particulier (le (Z) -3-hexen-1-ol (Z-3-ol)) interagit avec la phéromone sexuelle (1,4-benzoquinone) et augmente l'attractivité sur les mâles [79].

Une fois cette maturation terminée, les femelles s'envolent (principalement en fin de journée) et choisissent un lieu adéquat pour pondre. Arrivée à ce lieu, la femelle vole plus lentement et plus proche du sol et décrivant des cercles concentriques. Puis arrivée à une vingtaine de centimètres du sol, la femelle se laisse tomber puis s'enterre rapidement. Elles s'enfoncent dans le sol à une profondeur de 5 à 20 cm selon la pénétrabilité du sol. Elles pondent alors un amas d'une vingtaine d'oeufs. Selon leur état, certaines femelles remontent à la surface du sol puis se renvolent pour à nouveau s'alimenter, se faire féconder puis pondre à nouveau. La durée de vie d'un insecte adulte ne semble pas dépasser 3 semaines mais puisque le vol d'émergence est phénomène graduel, les adultes peuvent être rencontrés pendant plus d'un mois : en 2019 dans les Vosges du Nord, l'émergence a débuté à la mi-avril mais suite à de faible température au mois de mai, s'est étendu jusqu'à la fin juin.

À partir du moment de la ponte, le développement des oeufs jusqu'à l'éclosion des larves dépend de la température et de l'humidité du sol et se termine normalement après 40 à 50 jours [90]. Ainsi, les larves du premier stade de développement (L1) ne sont observables qu'à partir de début juillet. Cette larve est alors toute blanche et la capsule céphalique se pare d'une couche de protection chitineuse à la suite de l'éclosion. Elles sont déjà relativement mobiles mais restent en amas et commencent à s'alimenter dans l'humus et sur les premières racelles qu'elles rencontrent. Les larves de hanneton (commun et forestier) sont rhizophages : c'est à dire que leurs régime alimentaire est principalement composé de racines. Les larves utilisent alors leurs pattes pour s'accrocher aux racines et utilisent leurs puissantes mâchoires pour découper et déchirer les fibres végétales. À l'approche de l'hiver, à mesure que les températures baissent, elles descendent dans les horizons plus profonds du sol puis se mettent en léthargie. De fait, les larves de hanneton, par instinct, sont accoutumées du fait de la géothermie.



FIGURE E.1 – Larve de hanneton forestier au stade L1 juste après éclosion (on peut observer la membrane de l'oeuf juste à côté de l'oeuf. À droite : oeuf non éclos.

Au printemps de la deuxième année (civile), les larves remontent à la surface pour de nouveau s'alimenter sur les racines des végétaux. C'est alors que la mue se fait rapidement (passage de la phase L1 à la phase L2). Les larves passent alors leur temps à s'alimenter sur les racines des végétaux. Au deuxième hiver, elles redescendent une nouvelle fois dans les profondeurs du sol pour passer l'hiver en léthargie.

Arrivée au printemps de la troisième année (civile), les larves L2 remontent à la surface puis se muent rapidement en larves L3. Il s'agit là de la fin de la deuxième année biologique et le début de la troisième.

### Troisième et quatrième année

Comme précédemment mentionné, le début de la troisième année est marqué par l'entrée de la larve en phase L3. Il s'agit de la saison de plus grande voracité de la larve : elle consomme l'ensemble des racines se trouvant à sa portée dans les 40 premiers centimètres du sol. À ce stade, la larve est assez grande et proportionnellement, elle possède de fortes mâchoires lui permettant de consommer des racines de diamètre relativement important. Ainsi, il a été possible d'observer des dommages à la surface de racines de 1 à 2 cm de diamètre. La larve passe toute la saison à se nourrir. Puis l'hiver approchant, elle redescend dans les profondeurs du sol et se met en léthargie.

Au printemps suivant (quatrième année civile), la larve remonte vers la surface. Elle continue son alimentation sur les racines des végétaux. Arrivée, en juillet, elle se change en nymphe. À cette occasion, elle se réenfonce un peu dans le sol (à une cinquantaine de centimètres). Au cours de l'été, la larve se métamorphose en insecte adultes que l'on peut rencontrer hors de sa nymphe en septembre - octobre. Aux premiers froids de l'hiver, l'insecte adultes s'enfonce plus profondément dans le sol. Il n'en ressortira qu'au printemps suivant afin de faire se reconduire le cycle du hanneton.

## Calendrier des vols observés de hanneton forestier en France

Forêt	Avant dernière année	Dernière année	Prochaine année
Vosges du Nord	2015	2019	2023
FD Compiègne-Laigue	2012	2016	2020
FD Fontainebleau	2015	2019	2023
FI Haguenau	2014	2018	2022

TABLE E.2 – Années des vols d'émergence du hanneton forestier dans différentes forêts Françaises.

### E.3 Alimentation

#### E.3.1 Forme adulte

Au moment de l'émergence du sol, les hannetons adultes volent en direction d'arbres pour s'y alimenter. Pour se faire, les hannetons (dans l'étude citée, hanneton commun) utilisent leur vision : ils montrent une sensibilité maximale quant à la longueur d'onde de 520 nm : la couleur verte issue de la polarisation de la lumière par les feuilles sous la canopée en fin de journée [38].

Dès lors, les chênes (*Quercus petraea*, *robur* et *rubra*) apparaissent comme étant les plus sévèrement défoliés suivis par le hêtre commun au contraire de l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) [94]. D'après les recherches des chercheurs polonais concernant l'alimentation des hannetons, cela n'est pas dû au hasard. Étudié en laboratoire, le temps de vie, le gain en poids et la fécondité montrent les meilleurs résultats lorsque les insectes adultes consomment des feuilles de chêne (*Q. petraea*, *robur* et *rubra* dans les expériences) [99] [98] [101]. Les feuilles de hêtre commun représentent une bonne source de nourriture pour les adultes [98], de même que celles d'érable plane (*Acer platanoides* L.) [101]. Au contraire, les feuilles de bouleau verruqueux (*Betula pendula* Roth.), bien que n'entraînant pas de retard de croissance évident, ont un effet très négatif sur la fertilité des insectes femelles qui ne pondent pas d'oeufs lorsqu'elles s'en nourrissent [99] [98] [101]. Le bouleau apparaît ainsi comme une nourriture d'appoint le temps, en cas de retard de phénologie, que hêtres et chênes débourent. À l'extrême opposé, l'aulne glutineux, le sureau noir (*Sambuccus nigra* L.), le cerisier tardif (*Prunus serotina* (Ehr.) Borkh.) ou encore le robinier faux-acacia (*Robinia pseudoacacia* L.) apparaissent avoir un impact négatif sur la survie et le développement des insectes adultes et la fertilité des femelles [99] [98]. L'aulne glutineux et le sureau noir n'ont d'ailleurs même pas été consommés [98].

#### E.3.2 Forme larvaire

Ici, le stade larvaire est important à prendre en compte : les larves L1 sont les plus affectées par la qualité de leur alimentation (seulement 11,4% de survie moyenne) [100]. À ce stade, le taux de plus grande survie est observé pour les larves L1 consommant des racines de chêne (respectivement 20 et 25% de survie sur chêne pédonculé et sessile) [100]. Plus globalement, les racines de chênes apparaissent être la meilleure source de nourriture pour une bonne survie et un bon développement des larves [100]. Par ailleurs, de même que concernant les feuilles, la moins bonne survie et le moins bon développement des larves sont observés lorsque les larves se nourrissent de racines d'aulne glutineux [100]. De plus, les racines de pin sylvestre sont très favorables au développement et à la survie des larves L2 et L3 [100]. Dans une autre étude, il a été démontré l'importance des sucres présents dans les racines sur le développement des larves : la quantité d'amidon est par exemple positivement corrélée avec la bonne évolution des larves [88].

## E.4 Répartition

Les hannetons commun et forestier sont commun en Europe. Si l'on retrouve le hanneton commun plutôt en Europe centrale et de l'ouest, l'aire de répartition du hanneton forestier est plus vaste et s'étend beaucoup plus à l'est (cf. Fig.E.2).

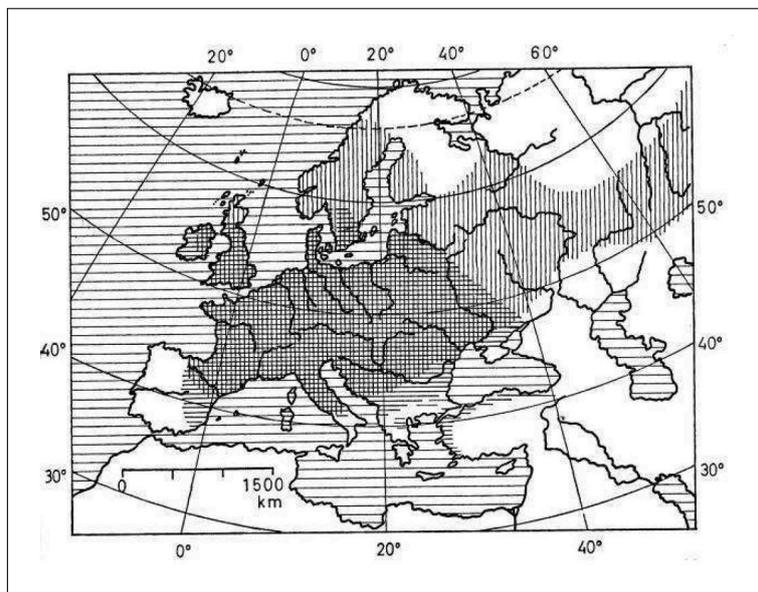


FIGURE E.2 – Carte de répartition du hanneton commun (hachures horizontales) et du hanneton forestier (hachures verticales) [59] [86].

En France, le hanneton forestier est observé par les correspondants-observateurs du Département santé des forêts (DSF) au sein des forêts sableuses de la moitié nord du territoire (cf. Fig.E.3).

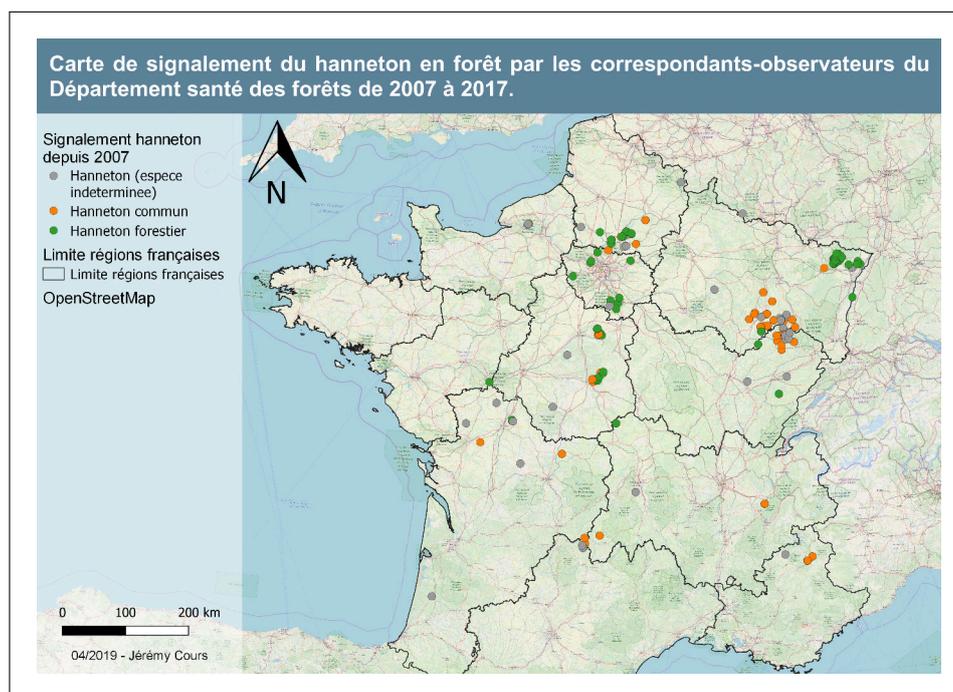


FIGURE E.3 – Carte de signalement des deux espèces de hanneton (vert = hanneton forestier, orange = hanneton commun) en France par les correspondants-observateurs du DSF, de 2007 à 2017.

## E.5 Un peu d'histoire

Le hanneton commun et forestier sont des espèces communes en Europe. Par exemple, Théodoridès (1952), dans son étude sur « les coléoptères fossiles », fait mention de fossile d'une espèce du genre *Melolontha* fossilisée dans de la résine (ambre) datée de l'oligocène (de - 33,9 millions à - 23 millions d'années avant le présent (« before present »)) en France, en Bohême (République Tchèque) et en Suisse [93]. Les choses se précisent au Pléistocène (de - 3,58 millions d'années à 11 700 ans avant le présent) puisque les espèces *Melolontha melolontha* et *M. hippocastani* sont citées en Europe [93]. Néanmoins, le genre *Melolontha* est bien plus ancien que cela puisque des fragments fossilisés du genre ont été retrouvés en Angleterre et datés du Mésozoïque (de -252,2 à - 66 millions d'années avant le présent) [40]. Krell (2000) précise la période d'apparition de la sous-famille Melolonthinae (Coleoptera : Scarabaeidae) au Crétacé inférieur s'étendant de - 145 à - 100,5 millions d'années [46]. De cette lointaine époque, deux espèces du genre *Melolontha*, aujourd'hui éteintes, sont citées : *Melolontha greithiana* Heer et *Melolontha solitaria* Novak (cf. Fig.E.4) [46].

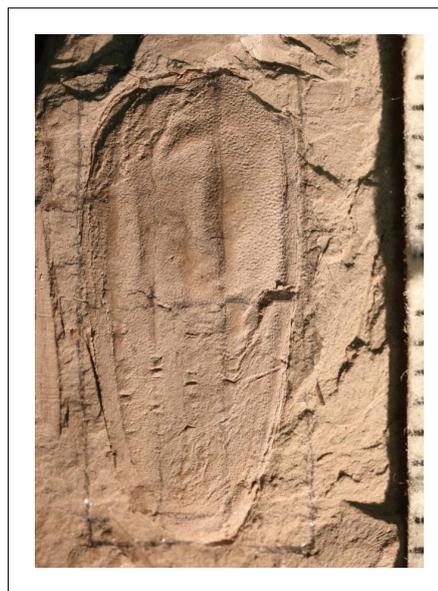


FIGURE E.4 – Photo d'une élytre fossilisée appartenant à l'espèce *Melolontha solitaria*. Auteur : Museum National de Prague (République Tchèque); sous CC BY-ND. D'après la base "fossilworks", taxon très voisin de *Melolontha melolontha*.

Les hannetons émergeant tous les 3 (*M. melolontha*) - 4 (*M. hippocastani*) ans, ils causent des défoliations pouvant s'avérer sévères et ayant pour conséquence une réduction de la croissance. Huber (1982) montre très bien l'effet des défoliation se traduisant par une réduction de 30% de la croissance du bois final des chênes échantillonnés [41]. Billamboz (2014) a utilisé cette baisse chronique (tous les 3 ou 4 ans) de croissance pour déterminer l'occurrence du hanneton dans le passé dans le sud-ouest de l'Allemagne (troncs de chêne "subfossil" (cad à fossilisation incomplète) retrouvé dans le lac Constance). De ces données temporelles, il propose une chronologie des cycles d'abondance du hanneton dans la région étudiée, chronologie établie de 800 après J.-C. à notre époque. Il met en évidence une phase d'abondance de l'insecte durant les périodes de réchauffement : l'optimum climatique médiéval (de 950 ap. J.-C. à 1250) et la période actuelle. Il se propose alors de faire le lien entre les cycles d'abondance de hanneton et un climat plus chaud que la normale [8].

Au moyen-âge, *Melolontha melolontha* est largement cités pour les dégâts qu'il occasionnait aux cultures. Il est rapporté au XV<sup>e</sup> siècle (1479) l'excommunication des hannetons par l'évêque de Lausanne suite aux dégâts qu'ils ont provoqués sur les cultures et la famine finalement causée [1] [9]. À cette même époque, il était courant que femme et enfants ramassaient les vers blancs (ou mans) après le passage de la charrue [20]. Le ver blanc est alors jugé comme l'un des plus grand ravageur des cultures. En reprenant Pouchet (1853) : « Le Hanneton, dont l'histoire va nous occuper, a de tous temps été regardé comme l'un des plus redoutables fléaux de notre agriculture, et tous les hommes pratiques qui ont écrit sur celle-ci sont d'accord à cet effet, et le représentent comme l'un des plus voraces déprédateurs de nos forêts, de nos champs et de nos jardins. » [71].

Concernant les archives plus récentes (XIX<sup>e</sup> et XX<sup>e</sup> siècles), nous retrouvons très souvent mention du cycle de 3 ans du hanneton commun ainsi que ses défoliations spectaculaires dans les haies bocagères et en bordure de forêt. Nous allons ci-après faire liste des années d'émergence pour les deux espèces, les références et les quantités d'insectes récoltées dans le cadre du hannetonnage.

***Melolontha melolontha* :**

**En Suisse :**

**1804 :** « *dans toute la Suisse en masses innombrables, dans la plupart des cantons, Berne, Argovie, Bünden, Glaris, des ordonnances rigoureuses prescrivirent la chasse aux hannetons, et les habitants des campagnes recherchèrent en effet ces insectes avec zèle* » [37];

**1807 :** cette année là, sur l'ensemble de la Suisse : 153 millions d'individus adultes environ d'après les registres [37];

**1810 :** un autre vol est observé, de plus faible ampleur puis la météo froide et humide des années suivant réduirent plus encore l'abondance des insectes [37];

**1840 :** forêts du mont Jura (Suisse) [37];

**1842 :** « *d'autres bois dans le canton de Zurich* » (Suisse) [37].

Par ailleurs, dans une publication française (Moreau, 1913), il est cité, selon M. Fogel (« *savant naturaliste suisse* ») 3 régimes d'émergence [57] :

— Le régime uranien : cycle de 1901, 1904, 1907, 1910, 1913.

— Le régime bâlois : cycle de 1902, 1905, 1808, 1911, 1914.

— Le régime bernois : cycle de 1903, 1906, 1909, 1912, 1915.

À partir de 1901, il est observé en Suisse une réduction progressive de la quantité de hanneton [57].

**En France :**

**De 1867 à 1870 :** Ces années là, dans la « Seine-Inférieur », c'est 780 450 kg de hannetons adultes (par hannetonnage) et 1 285 699 kg de larves (ramassage derrière la charrue) qui ont été détruits [39];

**1865 :** Cette année là, il a été récolté 500 décalitres dans le bois de Vincennes soit 1 500 000 individus [48];

**1868 :** « *l'achèvement de la période de transformation des vers blancs, dont le bois de Vincennes, ainsi que beaucoup d'autres localités en France, subit depuis quelques années les dévastations, a été marquée, comme nous le redoutions, par une irruption considérable de hannetons.* » [48]. Cette année là, dans le bois de Vincennes, il a été récolté 4000 décalitres de hanneton adultes soit environ 12 millions d'individus [48].

**1871 :** Vol d'émergence attendu dans une publication de 1870 par Fortier, garde général de Villers-Cotterets à cette époque [29];

**1885 :** Traitement fait sur larves âgés de 2 mois dans les pépinières de la forêt de Fontainebleau donc vol certain au mois de mai de cette même année [18];

**1887 :** Vol observé en Sarthe [78];

**1890 :** Vol attendu en Sarthe [78];

De même qu'en Suisse, le début du XX<sup>e</sup> siècle marque une dégradation dans l'abondance des différentes populations de hanneton en France [57].

**En Allemagne :**

Nous avons peu d'informations concernant le hanneton commun en Allemagne hormis qu'il y ait très commun. Il y est d'ailleurs un symbole du printemps et souvent représenté sur certaines cartes postales.

***Melolontha hippocastani* :**

**En France :**

**Début XIX<sup>e</sup> siècle :** il est fait mention d'une période de grande fécondité. «*À ce sujet, ce dernier [M. Ratzeburg] fait observer qu'en France les années 1805, 1809, 1813 et 1817 ont été remarquables par une périodique fécondité de Hannetons.*» [71]. À savoir que cette remarque est issue d'un traité concernant le hanneton commun mais la périodicité de 4 ans nous amènerait à penser qu'il s'agit là du hanneton forestier ;

**1954 :** un vol exceptionnel est décrit cette année là en forêt indivise de Haguenau [17].

Nous ajouterons plus récemment :

**Vosges du Nord :** des émergences de hanneton sont notés en 2007, 2011, 2015 et enfin, celui nous intéressant en 2019, étudié dans le présence mémoire (cf. Annexe F) ;

**Haguenau :** le vol d'émergence du hanneton forestier est décalé d'un an au vol observé dans les Vosges du Nord (2014 et 2018) ;

**Compiègne et Chantilly :** vols observés ces dernières en 2004, 2008, 2011 et 2016 ; vol attendu en 2020 ;

**Fontainebleau :** même régime d'émergence que dans les Vosges du Nord : 2011, 2015 et 2019.

**En Allemagne :**

**1899 :** l'espèce n'est pas clairement mentionnée mais puisqu'il semble s'agir de peuplements adultes, nous pouvons inscrire ce cas comme appartenant au hanneton forestier. «*Les peuplements de chêne de la forêt domaniale de Bienwald, au sud-est de la Bavière rhénane, étaient, sur environ 1 200 hectares élevés et secs, tellement infestés de hannetons que, vers 1899, la régénération y était devenue impossible. La destruction méthodique de l'insecte parfait fut organisée. En 1916, les plantations étaient redevenues possibles.*» [58] ;

**Aujourd'hui** il est observé le long de la vallée du Rhin, dans le Baden Wurtemberg et en Rhénanie Palatinat essentiellement.

Nous comprenons ici que les hannetons étaient des coléoptères communs de nos campagnes européennes. Ils étaient si commun et si craint par ailleurs par les agriculteurs et forestiers que nous pouvons le retrouver dans les cahiers d'histoire naturelle au milieu du XX<sup>e</sup> siècle (cf. Fig.E.5 et Fig.E.6) [67].

Finalement, avec l'avènement au milieu du XX<sup>e</sup> siècle des solutions phytopharmaceutiques, les hannetons disparaîtront peu à peu de l'imaginaire commun. Finalement, ce n'est que depuis une vingtaine d'année qu'ils reviennent sur le devant de la scène.

**Enquêtez**

Quand entend-on voler des hannetons ? — Que mangent-ils ? — Où les trouve-t-on le matin ? — Y a-t-il autant de hannetons tous les ans ?

**1 Observez un hanneton.**  
Distinguez la tête, le thorax, et l'abdomen. Combien de pattes et d'ailes porte le thorax ?

**2 Regardez manger un hanneton.**  
Que font les deux organes qui ressemblent aux deux lames d'une paire de cisailles ? et les organes qui sont au-dessous ?

**3 Observez un ver blanc.**  
Où vit-il ? — Avec quoi coupe-t-il les racines ? — Combien a-t-il de pattes ?

**4 Le développement du hanneton.**  
Où le ver blanc passe-t-il l'hiver ? et la belle saison ? Quand commet-il des dégâts ? — Que devient-il ? Combien de temps dure le développement ?

**Observez la tête.**  
Comment sont les yeux ?

**Observez le thorax.**  
Comment sont les ailes de devant ? et celles de derrière ? ont-elles le même rôle.

**Observez l'abdomen.**  
De quoi est-il formé ? — Observez les mouvements des anneaux sur un insecte vivant : que remarquez-vous ?

juin novembre avril juin novembre avril juin juillet juin

œufs  
ver blanc  
en hiver, le ver blanc vit au ralenti  
ver blanc  
en hiver, le ver blanc vit au ralenti  
ver blanc  
la nymphe  
le hanneton s'envole

98

FIGURE E.5 – Page 98 du livre "Leçons de chose" (Orioux et Everaere, 1954), traitant ici du hanneton.

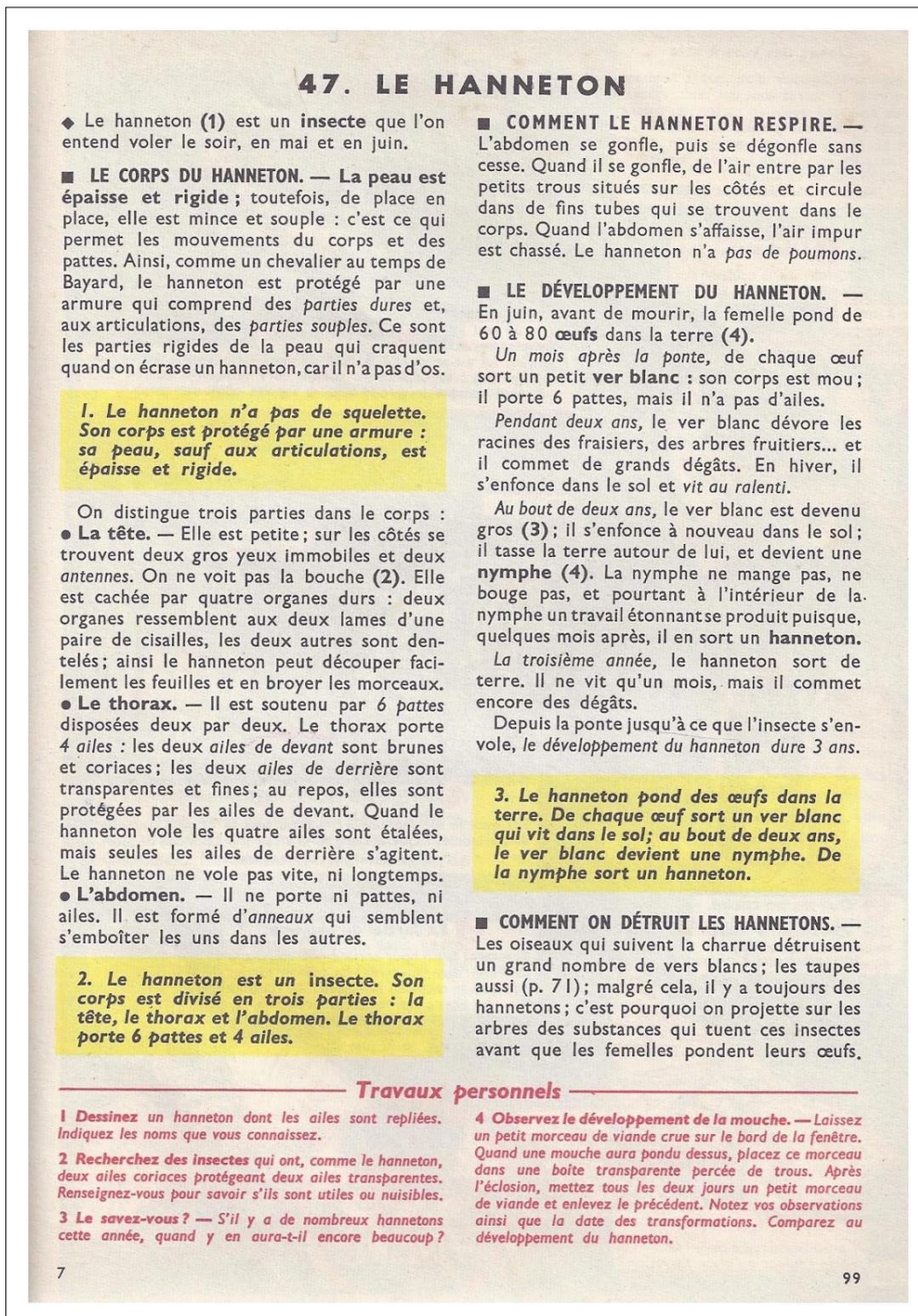


FIGURE E.6 – Page 99 du livre "Leçons de chose" (Orioux et Everaere, 1954), traitant ici du hanneton.

---

---

## ANNEXE F

---

ELÉMENTS D'OBSERVATION DE  
L'ÉMERGENCE DE HANNETON  
FORESTIER AU PRINTEMPS 2019 DANS  
LES VOSGES DU NORD.

## F.1 Introduction

En 2015, une importante émergence de hanneton forestier adultes a été observée dans les peuplements forestiers du massif des Vosges du Nord. Cette émergence communément appelé "vol" avait été décrite par Joseph Meyer, correspondant-observateur pour le Département santé des forêts (Ministère en charge de l’agriculture, de l’agroalimentaire et de la forêt) et agent patrimonial à l’Office national des forêts [56]. Le cycle du hanneton forestier étant de 48 mois, il était attendu une nouvelle émergence en 2019. C’est cette dernière que nous décrivons ci-après.

## F.2 Début de l’émergence

Comme expliqué dans la partie principale du mémoire, nous avons relevé en 2018 une moyenne de 11 à 12 larves de hanneton forestier par m<sup>2</sup> dans les forêts infestées. Raporté aux 20 000 ha potentiellement infestées, cela représente plus de **2 milliards d’individus adultes** sous hypothèse de non mortalité entre le stade larvaire 3 et le stade imaginal. Nageleisen et al. (2015) rappellent que l’émergence « *est conditionnée par par les conditions thermiques du printemps, une somme de température de 335°C à partir du premier mars (cumul des températures moyennes journalières supérieurs à 0°C) étant nécessaire au démarrage du vol* » [60] [86].

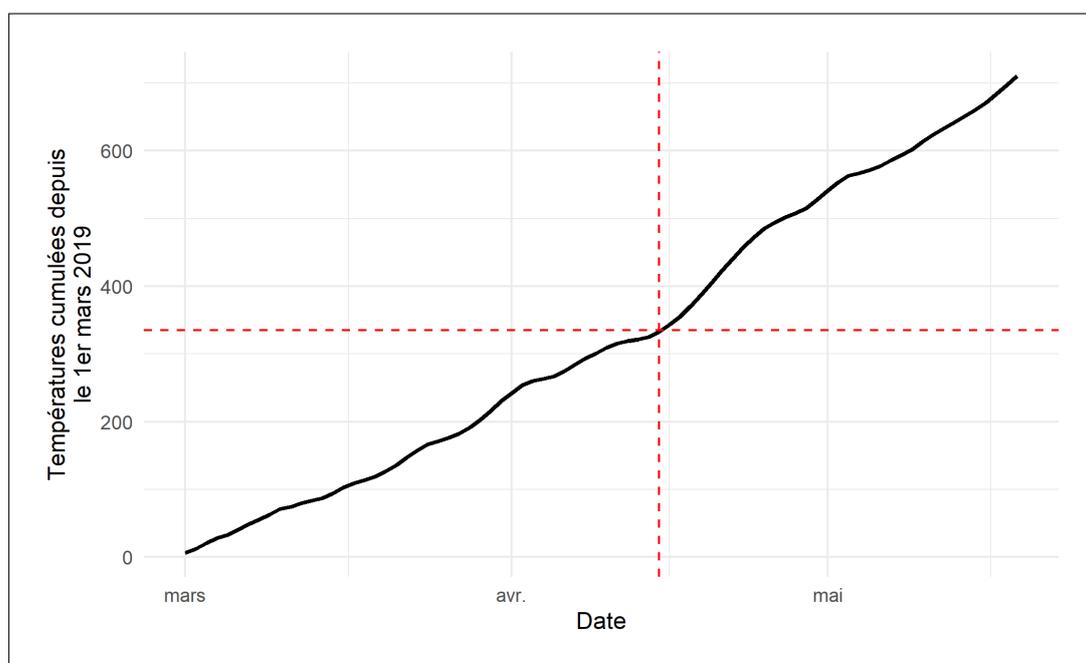


FIGURE F.1 – Cumul des températures moyennes journalières sur la commune de Lemberg (57), présente à 6 km au nord de la commune de Wimmenau (67). Les lignes rouges représentent la correspondance entre la date du 15 avril 2019 et le cumul de 335°C depuis le 1<sup>er</sup> mars. Les données météorologiques sont issues du site infoclimat. Les températures moyennes permettant le calcul du cumul sont calculées selon la moyenne entre la température minimale et la température maximale.

D’après les observations des collègues de terrain, l’émergence aurait débuté entre le 16 et le 19 avril, correspondant à un cumul des température de 335 à 350°C depuis le 1<sup>er</sup> mars 2019 (cf. Fig.F.1). Ainsi, les observations de cette année encore (comme en 2015) correspondent à cette règle du cumul d’environ 335°C depuis le 1<sup>er</sup> mars.

### F.3 Suite de l'émergence

Cette relation forte entre la température et l'émergence du hanneton forestier, a continué à se démontrer cette année : une vague de froid relativement importante s'est installée durant la 1ère quinzaine de mai. En parallèle, les populations de hanneton qui ont massivement émergées du 16 au 30 avril, sont devenues plus discrètes en ce début du mois de mai. Au contraire, on voit bien que ce qui a été décrit comme le pic d'émergence (c'est à dire du 15 au 30 avril) correspond à une période de forte températures (cf. Fig.F.2).

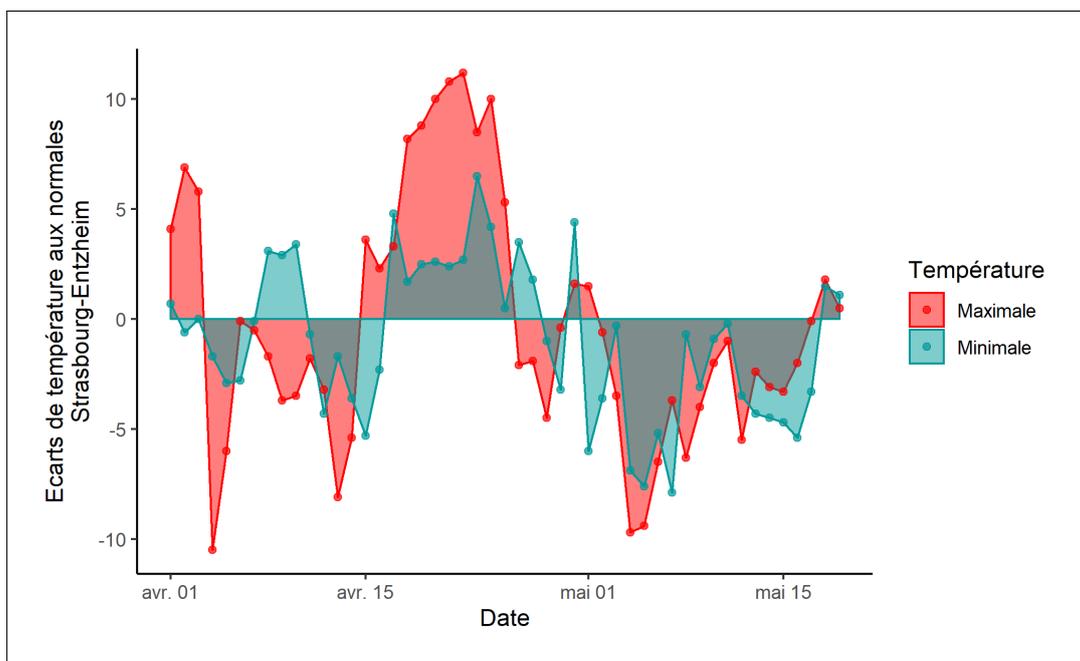


FIGURE F.2 – *Écarts aux normales des températures minimales et maximales pour la station météorologique de Strasbourg-Entzheim. Les données météorologiques sont issues du site infoclimat.*

Cependant, cette période de plus faible activité par les hanneton adultes et leur densité moins élevée (à dire d'expert) n'a pas été accompagnée de la présence d'un grand nombre de cadavre au sol. Il est alors posé la question : les hannetons adultes sont-ils morts à cause du froid ou ont-ils survécu et se sont-ils concentrés au sein de zones particulières ? De plus, ont-ils la capacité de se redéplacer dans le sol afin de se protéger du froid ?

Il reste tout de même un nombre relativement important de hanneton adultes et le crépuscule venu, on observe encore un nombre important d'insectes en vol en date du 13 mai (cf. Fig.F.3). Ils produisent de ce fait encore le bourdonnement caractéristique.



(a) Vol de hanneton dans une parcelle de chêne - hêtre en forêt domaniale d'Ingwiller (parcelle 106). ©Jérémy Cours



(b) Hanneton adulte mâle en vol au crépuscule. ©Jérémy Cours

FIGURE F.3 – Photos prises au moment du vol crépusculaire en date du 13 mai 2019.

Ainsi, avec une saison printannière relativement fraîche cette année, l'émergence s'est étalée dans le temps, de sorte qu'à la mi-juin (14 juin), on retrouvait encore des femelles volant en recherche d'un lieu de ponte. Pendant l'ouverture des fosses de l'étude de 2019, il était encore observé à cette même date des femelles dans le sol en train de pondre. Il semble donc que suite aux gelées du début du mois de mai, les hannetons adultes soient retournés en terre comme il a été observé en Pologne, en 2011 (Niemczyk, comm. personnelle). Cette même observation est transmise par Heer (1944) : « Si, pendant la saison du vol, au contraire, le temps est frais et humide, les hannetons se tiennent cachés sous les feuilles des arbres, ou bien ils retournent dans la terre où ils attendent, avec ceux qui n'étaient pas encore sortis, un temps plus favorable. Ce mauvais temps fait donc durer davantage la période du vol, de sorte qu'on peut voir des hannetons durant tout le mois de mai et quelquefois même encore au mois de juin ; comme cela est arrivé en 1837, année où les hannetons commencèrent à paraître le 25 mai. Il est donc évident que ces insectes se cachent pour attendre le temps convenable à leur

reproduction. » [37].

## F.4 Consommation foliaire

Cette année est caractérisée par un retard phénologique des chênes ; par contre, le hêtre commun était en plein débourrement au moment du début de l'émergence : c'est donc sur cette essence que se sont concentrés les premières consommations foliaires (cf. Fig.F.4a ; on remarque aussi de la consommation sur bouleau (*Betula spp.*)). Par la suite, les chênes ont débourré et, sur les plus avancés à la mi-mai nous pouvions observer des concentrations des populations de hanneton (cf. Fig.F.4b). On semble ainsi retrouver les hanneton adultes sur des arbres feuillus présent dans des conditions de bon ensoleillement (plutôt en haut de crête).



(a) Consommation foliaire sur hêtre commun. ©Jérémy Cours



(b) Consommation foliaire sur chêne. ©Jérémy Cours

FIGURE F.4 – Consommation des deux essences forestières feuillues communes sur le massif des Vosges du Nord : le chêne et le hêtre.

De ce fait, les deux essences majoritairement consommées sont les chênes et le hêtre commun. La consommation préférentiellement sur les chênes correspond bien aux résultats de meilleure survie et meilleure fertilité

des adultes lorsqu'ils consomment ces espèces [98]. La consommation de feuilles de hêtre semble ne pas être aussi bénéfique pour la survie et le gain de poids que la consommation de feuilles de chêne [98].

Malgré cette plus faible abondance cette année, nous avons pu tout de même retrouver des arbres sévèrement défoliés (cf. Fig.F.5). Nous remarquerons à cette occasion cet instinct animant les hannetons adultes à toujours commencer la consommation foliaires depuis le haut du houppier vers le bas. On sait que concernant le hanneton commun, ces derniers sont sensibles à lumière polarisée sous la canopées forestières avec une sensibilité maximale à 520 nm, dans la partie verte du spectre visible [38]. Le hanneton forestier doit lui aussi certainement réagir à la lumière et c'est peut-être par phototropisme qu'il débute par le haut des houppiers.

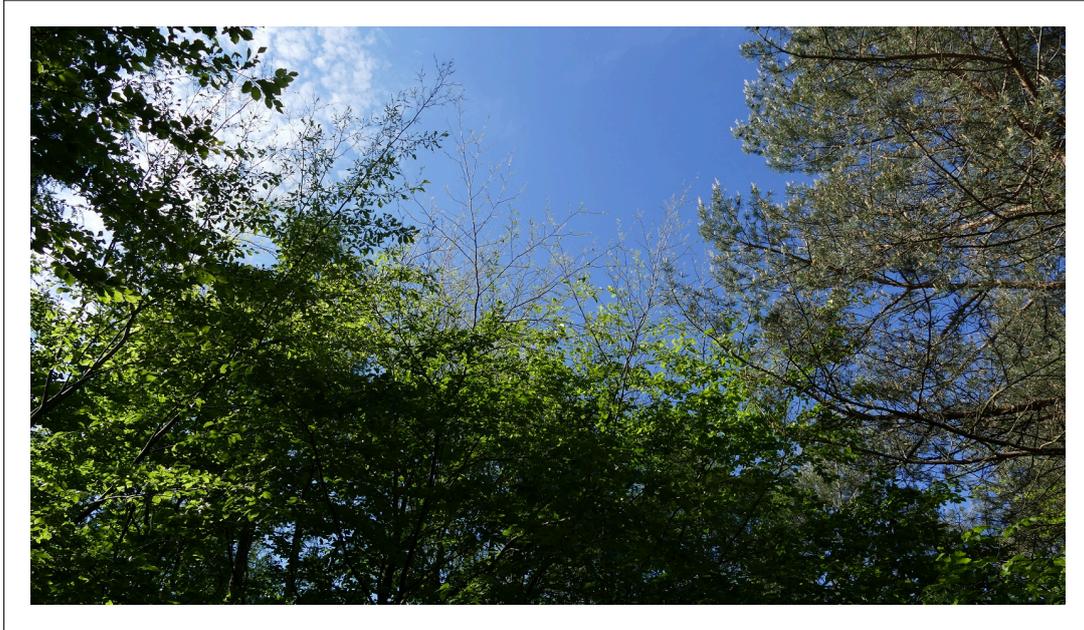


FIGURE F.5 – *Hêtre commun dont le haut du houppier a été entièrement consommé par les hannetons forestiers.*  
©Jérémy Cours

## F.5 Chaîne trophique

Une émergence de hanneton n'est pas un événement banal pour les espèces animales carnivores ou omnivores. Elle représente une opportunité rare pour se nourrir rapidement et à moindre coût. En ce sens, il a été retrouvé en nombre relativement élevé des déjections de mammifères composé, semble-t-il, presque essentiellement des parties chitineuses des hannetons adultes (cf. Fig.F.6 & F.7).



FIGURE F.6 – *Déjections de mammifères composées d'élytres et de corps de hanneton adultes.* ©Jérémy Cours



FIGURE F.7 – *Déjections de mammifères composées d'élytres et de corps de hanneton adultes.* ©Jérémy Cours

Par ailleurs, un certain nombre de cadavres de hanneton découpés ont été retrouvés au sol. Parfois, seul la partie ventrale de l'abdomen (cf. Fig.F.8), parfois l'abdomen et les élytres encore finement accrochés les uns les autres (cf. Fig.F.9). Parfois aussi, il a été retrouvé des hanneton dont seul la partie abdominale avait été découpée : comme si l'abdomen avait été vidé de sa consistance (cf. Fig.F.10).



FIGURE F.8 – Reste de la partie ventrale de l'abdomen de 2 hannetons forestiers. ©Jérémy Cours



FIGURE F.9 – Cadavre d'un hanneton dont il ne reste que la face ventrale de l'abdomen et les élytres. ©Jérémy Cours



FIGURE F.10 – *Hanne-ton* femelle accroché à un arbre présentant un trou au niveau de la face dorsale de l'abdomen. Elle était encore en vie au moment de la photo malgré qu'elle ait été vidée de ses entrailles.  
©Jérémy Cours