

## Biodiversité et gestion des risques biotiques en forêt de plantation

Jactel H.<sup>1</sup>, Barbaro L.<sup>1</sup>, Castagneyrol B.<sup>1</sup>, Dulaurent-Mercadal A.-M.<sup>1</sup>, Giffard B.<sup>1</sup>, van Halder I.<sup>1</sup>,  
Ménassieu P.<sup>1</sup>, Piou D.<sup>1</sup>, Vétillard F.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INRA, UMR BIOGECO, 33612 Cestas

Correspondance : herve.jactel@pierroton.inra.fr

### Résumé

Les plantations occupent une place de plus en plus prépondérante dans l'économie forestière mondiale mais ces monocultures apparaissent comme plus sensibles aux attaques d'insectes ravageurs. Les résultats de méta-analyses de la littérature scientifique montrent une augmentation d'environ 30% des dommages sur les essences forestières gérées en peuplements purs par rapport à une gestion en peuplements mélangés. Deux mécanismes écologiques permettent de comprendre la plus grande résistance des forêts mixtes: 1) la présence d'essences non-hôtes réduit la disponibilité en arbres hôtes pour les insectes ravageurs et perturbe les stimuli visuels et olfactifs qu'ils utilisent pour identifier et coloniser ces arbres; 2) la diversité des essences forestières s'accompagne d'une plus grande abondance de ressources et habitats favorables aux ennemis naturels des insectes ravageurs, permettant une meilleure régulation biologique. Ces processus expliquent que la résistance des forêts mélangées est plus grande vis-à-vis des insectes spécialistes que généralistes et augmente avec la diversité fonctionnelle ou phylogénétique des essences associées dans le mélange. La relation entre diversité et résistance des forêts permet d'envisager la conception de plantations plurispécifiques assurant une production plus durable de biens et de services.

**Mots-clés** : forêts mélangées, insectes ravageurs, résistance par association, ennemis naturels

### Abstract: Biodiversity and biotic risk management in plantation forests

Plantation forests are increasingly contributing to the world forest economy but these tree monocultures are more prone to pest damage. Recent meta-analyses have shown that tree species grown as pure stand are on average 30% more damaged by insect pests than the same species grown as mixed stands. Two main mechanisms can explain this pattern of associational resistance in more diverse forests: 1) the presence of non-host tree species can reduce the availability of host tree to main pest insects and also can disrupt the visual and olfactory cues that they utilise for identifying and colonising host trees; 2) mixed forests provide more diverse and abundant feeding and nesting resources to natural enemies thus allowing a better biological control on insect herbivores. Due to these processes, mixed forests are more resistant to specialized than generalist insect herbivores and the magnitude of resistance increases with increasing functional or phylogenetic contrasts amongst associated tree species. The diversity - resistance relationships pave the way for designing new, mixed tree plantations for the sustainable delivery of forest goods and services.

**Keywords**: mixed forests, pest insects, associational resistance, natural enemies

### Introduction

L'histoire récente montre une tendance continue à la destruction des forêts naturelles, avec près de 13 millions d'hectares perdus chaque année entre 2000 et 2010 (FAO, 2010). Sur la même période, les surfaces de forêt de plantation, essentiellement des monocultures, ont augmenté à un rythme d'environ

5 millions d'ha par an (Brockerhoff et al., 2013). La progression la plus forte est enregistrée dans les pays émergents, notamment en Chine (+2 millions ha/an) et au Brésil (+300 000 ha/an). Cette double tendance conduit à une réduction globale de la diversité des essences forestières dans le monde, où quatre genres (*Pinus*, *Eucalyptus*, *Acacia* et *Tectona*) fourniront la moitié des approvisionnements en bois d'ici 2050 (FAO, 2007). En France, l'Inventaire Forestier National estime que 51% de la forêt française est constituée de peuplements monospécifiques (soit 7.3 millions d'ha, IFN, 2013). La forêt des Landes de Gascogne, principalement constituée de peuplements purs de Pin maritime, couvre à elle seule un million d'hectares, constituant la plus grande forêt de plantation en Europe.

Parallèlement, avec les changements globaux, les forestiers anticipent un accroissement des problèmes phytosanitaires en forêt. Les insectes ravageurs pourraient en effet bénéficier d'un accroissement des températures pour augmenter le nombre de générations annuelles ou accélérer leur développement tandis que les arbres souffriraient davantage des stress hydriques ou des cataclysmes météorologiques comme les tempêtes, le tout conduisant à une recrudescence des pullulations d'insectes ravageurs (Schelhaas et al., 2003 ; Rouault et al., 2006 ; Jactel et al., 2012). De même l'augmentation des échanges commerciaux se traduit par un accroissement exponentiel du nombre d'espèces invasives (Roques et al., 2009). Les forêts du sud de l'Europe sont particulièrement exposées, notamment les plantations d'*Eucalyptus* (ex. défoliation par *Gonipterus* spp.), de pin avec l'introduction du nématode *Bursaphelenchus xylophilus* et de châtaignier avec l'insecte des galles *Dryocosmus kuriphilus*.

Or depuis longtemps, les forestiers considèrent que les forêts mélangées sont moins exposées aux risques sanitaires que les forêts pures. Ainsi, dès 1828, le professeur de sylviculture allemand von Cotta déclarait que "*...comme les espèces d'arbres n'utilisent pas les ressources de la même manière, la croissance est plus vive dans les peuplements mélangés et ni les insectes ni les tempêtes ne peuvent y faire autant de dégâts, de sorte qu'une plus grande diversité de produits forestiers est disponible pour satisfaire aux diverses demandes*" (traduit de Scherer-Lorenzen et al., 2005). Barthod (1994) citait de nombreux autres précis de sylviculture du 19<sup>ème</sup> et 20<sup>ème</sup> siècles qui affirment généralement qu'il faut donner la préférence aux peuplements mélangés pour réduire les dégâts d'insectes. De même Gibson et Jones (1977), Watt (1992), Landmann (1998), Wainhouse (2005) rapportaient de nombreux exemples de problèmes sanitaires importants dans les forêts pures. Plus récemment une gigantesque pullulation du scolyte *Dendroctonus ponderosae* a frappé les forêts de Colombie britannique, majoritairement composées de Pin contorta, détruisant un milliard de m<sup>3</sup> de bois en l'espace d'une dizaine d'années. Ces auteurs indiquent cependant qu'il est difficile de séparer l'effet de la simplification de la composition en essences forestières d'autres effets comme l'intensification des pratiques sylvicoles, le recours à des espèces exotiques, les mauvais choix stationnels, etc.

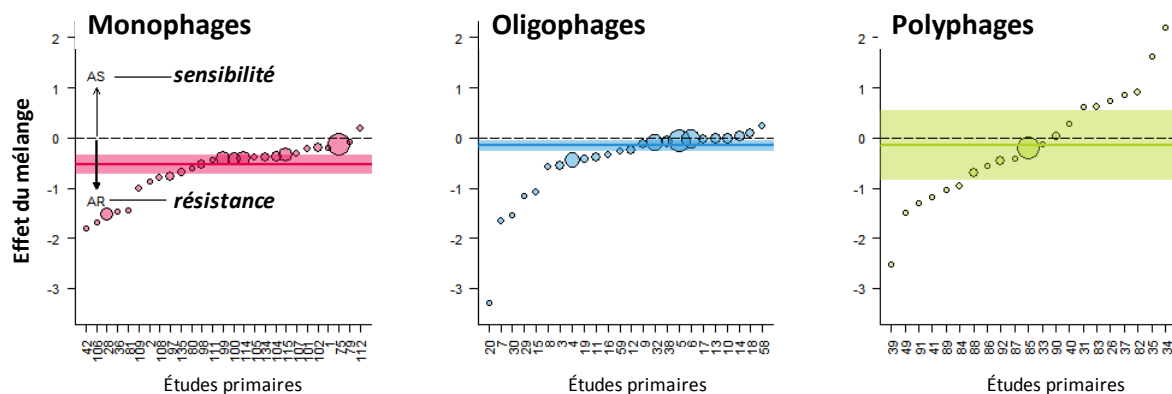
L'INRA mène donc depuis une quinzaine d'années des recherches sur les relations entre diversité spécifique des forêts et résistance aux insectes ravageurs. Le premier objectif est de quantifier l'effet de cette diversité sur les niveaux de dégâts d'insectes et le deuxième objectif est de décrypter les mécanismes écologiques sous-jacents pouvant expliquer cette résistance par association végétale (Barbosa et al., 2009) afin d'en tirer les enseignements nécessaires à une amélioration de la gestion forestière pour la prévention des risques sanitaires.

## **1. Comparaison des dégâts d'insectes ravageurs entre forêts pures et mélangées**

Dans une méta-analyse des publications scientifiques parues entre 1966 et 2006, nous avons rassemblé 119 études (dont 41 en Europe) dans lesquelles les niveaux moyens de dégâts causés par une espèce donnée d'insecte ravageur sur une essence forestière particulière étaient comparés dans des peuplements purs ou mélangés, dans une même région et pendant la même période. Cette analyse qui concerne au total 33 espèces d'insectes et 33 espèces d'arbres, révèle que dans près de 80% des

cas une essence forestière gérée en peuplements purs est significativement plus attaquée par les insectes herbivores qu'en peuplements mélangés (Jactel et Brockerhoff, 2007). La conduite des essences forestières en mélange permet une réduction de 36% des dégâts en moyenne.

En 2013, nous avons actualisé cette méta-analyse en nous focalisant sur les comparaisons entre peuplements purs et peuplements avec deux essences en mélange (90% des publications entre 1960 et 2012). Nous avons pu confirmer la meilleure résistance des forêts mélangées mais nous avons aussi démontré que l'effet du mélange varie avec la spécificité des insectes ravageurs (Castagneyrol et al., 2014a). Les insectes monophages (ou spécialistes) sont ceux qui se développent aux dépens d'essences appartenant au même genre, les oligophages peuvent attaquer des espèces de plusieurs genres dans la même famille alors que les polyphages (ou généralistes) peuvent se nourrir d'arbres de plusieurs familles botaniques. Il apparaît alors que la réduction des dégâts de monophages est de 42% dans les forêts mélangées, de 15% pour les oligophages mais qu'elle est négligeable pour les polyphages.



**Figure 1 :** Différence entre moyenne des dégâts d'insectes herbivores plus (monophages) ou moins (polyphages) spécialisés, sur une essence gérée en peuplements purs vs. en mélanges avec une autre essence. Chaque bulle représente le résultat d'une étude primaire publiée, son diamètre est proportionnel à son poids dans le calcul de l'effet moyen du mélange. Les lignes épaisses correspondent à l'effet moyen et la bande ombrée à l'intervalle de confiance de la moyenne: si cette bande contient la valeur nulle alors l'effet moyen est considéré comme non significatif. Les effets négatifs correspondent à une réduction des dégâts dans le mélange (résistance par association), les effets positifs à une augmentation des dégâts dans les mélanges (sensibilité par association).

## 2. Les mécanismes écologiques qui expliquent la relation entre diversité et résistance des forêts aux insectes ravageurs

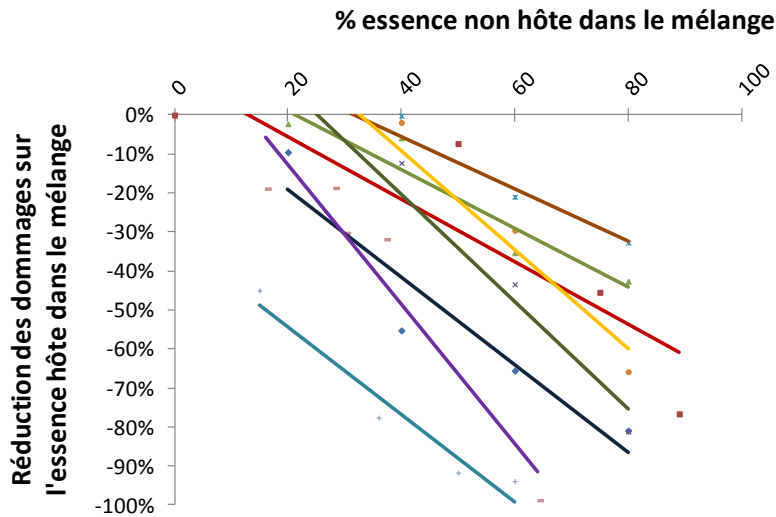
Pour une espèce d'arbre donnée, l'avantage de la gérer en peuplements mixtes plutôt qu'en peuplements purs pour réduire le risque sanitaire peut être expliqué par deux mécanismes principaux : la réduction de l'accessibilité des arbres hôtes et le renforcement de la régulation par des ennemis naturels.

### 2.1. L'accessibilité des arbres hôtes

Le mélange d'une essence « objectif », la plus intéressante au plan économique par exemple, avec des essences associées, conduit en général à l'établissement d'un certain nombre de barrières à la colonisation de cette essence par les insectes herbivores (Jactel et al., 2005).

La première barrière est de type quantitatif, et correspond à une plus faible probabilité d'infestation. Pour une surface donnée de peuplement, l'augmentation du nombre d'essences associées dans l'étag

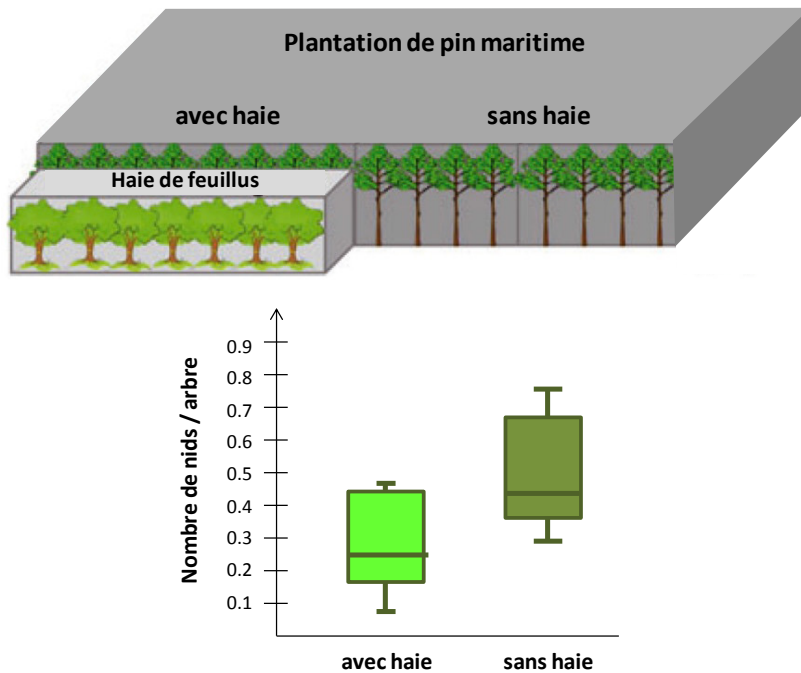
dominant diminue le nombre d'arbres de l'essence objectif. La ressource qu'ils représentent est plus limitée, réduisant les capacités de développement des insectes qui en dépendent. Nous avons ainsi montré une diminution significative des niveaux d'infestation par la cochenille du pin maritime *Matsucoccus feytaudi* avec la diminution de la proportion de pin maritime dans les peuplements mélangés avec du Pin laricio de Corse (Jactel et al., 2006). Plus généralement, lorsque plusieurs mélanges sont comparés à la même monoculture, la diminution des dommages liés à la diversité des arbres augmente avec la proportion d'essences non-hôtes dans le mélange (Jactel et Brockerhoff, 2007).



**Figure 2 :** Relation entre la proportion d'essences non hôtes dans le mélange et la réduction des niveaux de dégâts d'insectes herbivores sur l'essence hôte, par rapport à la même essence hôte en peuplement pur. (D'après Jactel et Brockerhoff 2007)

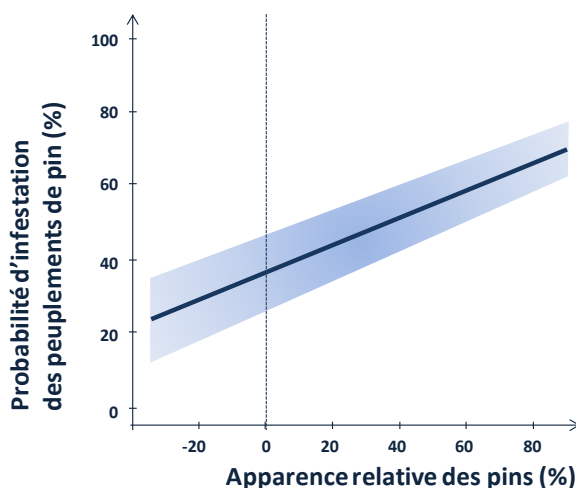
Plus récemment nous avons proposé une nouvelle façon de quantifier la ressource alimentaire disponible dans un peuplement mélangé. Nous avons pour cela considéré que des essences associées à l'essence principale (focale) pouvaient être utilisées comme ressources secondaires par les insectes en fonction de leur degré de polyphagie et en fonction de la distance phylogénétique entre ces essences et l'essence focale. Tenant compte de ces deux critères, nous avons estimé un pourcentage de ressources totales (égal à 100% dans les monocultures de l'essence focale) et montré que les niveaux de dégâts des ravageurs diminuent significativement avec ce pourcentage de ressource dans les peuplements mélangés, et cela aussi bien pour les insectes monophages, oligophages que polyphages (Castagneyrol et al., 2013a).

Un deuxième type de barrière, de type physico-chimique, est apporté par les essences associées et limite les capacités de localisation puis de colonisation des arbres hôtes. Pour les insectes herbivores qui repèrent visuellement leurs arbres hôtes, le mélange d'essences peut contribuer à les masquer. Ainsi, les papillons femelles de processionnaire du pin sont connus pour se diriger vers la silhouette sombre des pins se détachant sur un fond clair afin d'y déposer leurs œufs (Démolin, 1969). Les pins en bordure de peuplement sont ainsi plus souvent infestés (Régolini et al., 2014). Nous avons réalisé plusieurs expériences en forêt des Landes pour étudier l'effet de la présence d'essences feuillues sur ce comportement de ponte. Nous avons tout d'abord montré que la présence d'une haie de feuillus en bordure de plantation de pin maritime diminue très significativement le nombre de pins infestés par la processionnaire derrière la haie et que cet effet est d'autant plus important que la haie est haute (Dulaurent et al., 2012).



**Figure 3 :** Effets de la présence d'une haie de feuillus sur le niveau d'infestation par la processionnaire du pin en lisière de plantation de pin maritime (D'après Dulaurent et al., 2012)

Nous avons ensuite suivi les dégâts de processionnaire sur le dispositif ORPHEE (du réseau international TreeDivNet, <http://www.treedivnet.ugent.be/>) où nous comparons la croissance et la résistance de cinq essences forestières natives de la forêt aquitaine en monocultures ou en mélanges de 2 à 5 espèces (26 mélanges). Nous avons là encore observé une réduction significative du pourcentage de pins maritimes attaqués par la processionnaire dans les mélanges avec du bouleau, qui est en moyenne plus haut que le pin, mais pas dans les mélanges avec du chêne qui, poussant moins vite, est en moyenne beaucoup moins grand que le pin (Castagneyrol et al., 2014b).

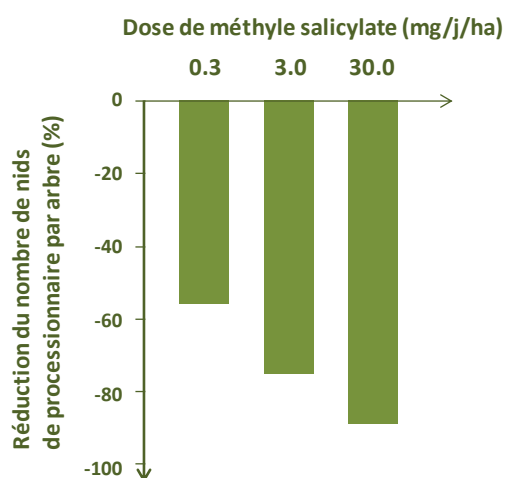


**Figure 4 :** Augmentation de la probabilité d'un peuplement avec du pin d'être infesté par la processionnaire du pin en fonction de l'apparence moyenne des pins, calculée comme moyenne des écarts de hauteur entre les pins et les essences associées dans le peuplement. (D'après Castagneyrol et al., 2014)

L'encombrement spatial produit par des essences non-hôtes au voisinage d'essences hôtes peut conduire à une réduction de leur "apparence", c'est à dire de la facilité qu'ont les insectes herbivores à les repérer pour les attaquer, réduisant le taux de dégâts comme nous l'avons observé dans le cas de régénérations de chêne pédonculé (Giffard et al., 2012 ; Castagneyrol et al., 2013b).

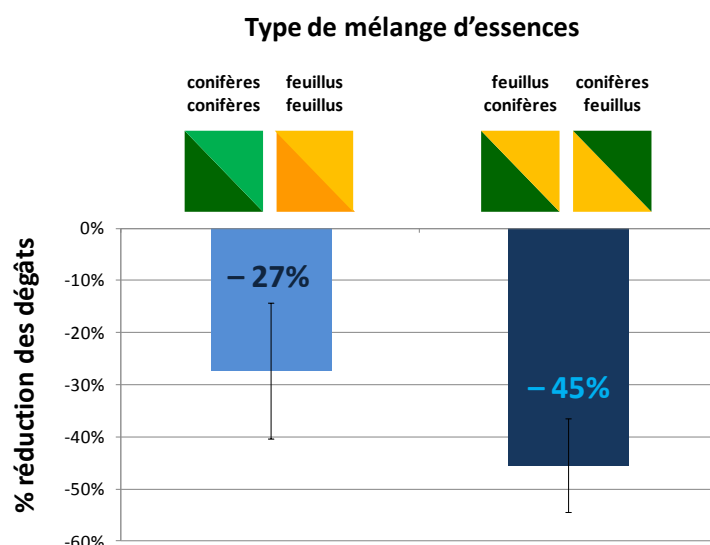
La plupart des espèces d'insectes utilisent aussi l'odeur des plantes hôtes pour les identifier et les infester, comme les scolytes des conifères qui perçoivent les composés terpéniques émis par les arbres. Or, un nombre croissant d'études démontrent que ces scolytes peuvent aussi capter les odeurs

d'essences non hôtes (feuillus) et utiliser ce signal pour éviter des habitats défavorables. Ainsi nous avons montré que l'émission d'odeurs de bouleau permet de réduire le pourcentage de grumes de pin maritime attaquées par le scolyte sténographe, *Ips sexdentatus* (Jactel et al., 2001). Les forêts mélangées, présentant une plus grande diversité de composés olfactifs, seraient donc moins sujettes aux pullulations de scolytes (Zhang et Schlyter, 2004). Nous avons cherché à vérifier cette hypothèse dans le cas de la processionnaire du pin. En plaçant des branches coupées de bouleau au pied de pins maritimes nous avons obtenu une réduction significative du nombre d'attaques par la processionnaire (Figure 5). L'utilisation de méthodes neurophysiologiques a permis de montrer que les antennes des papillons de processionnaire sont capables de détecter des composés volatils organiques émis par les arbres hôtes (pins) mais aussi non-hôtes (feuillus). Nous avons ainsi identifié le composant majoritaire de l'huile essentielle de bouleau, le méthyle salicylate, comme étant un puissant répulsif de la processionnaire du pin (Jactel et al., 2011).



**Figure 5 :** Effet du taux de diffusion du méthyle salicylate sur la réduction des attaques de processionnaire du pin en lisière de peuplements de pin maritime. (D'après Jactel et al., 2011).

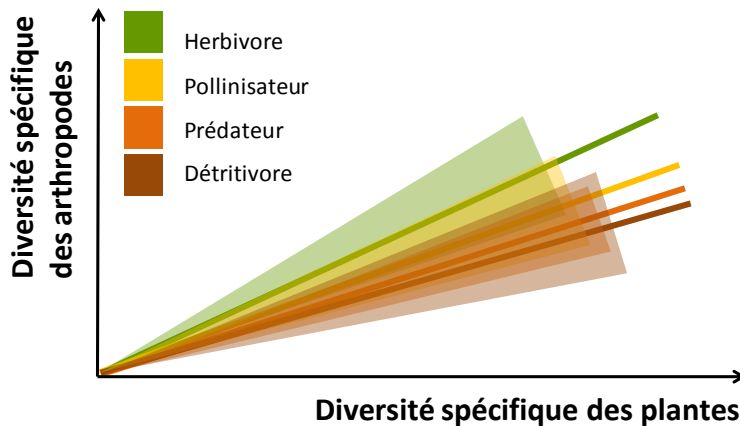
Là encore les résultats de la méta-analyse sur les insectes herbivores (Jactel et Brockerhoff, 2007) semblent corroborer ces hypothèses puisque, en moyenne et pour les insectes oligophages, la réduction des niveaux de dégâts dans les peuplements mélangés est deux fois plus importante quand ces mélanges associent des feuillus et des résineux, aux émissions d'odeurs plus contrastées, que lorsqu'ils associent seulement des résineux ou seulement des feuillus. (Figure 6).



**Figure 6:** Réduction du niveau des dégâts d'insectes forestiers sur les essences conduites en mélange par rapport à une conduite en peuplement pur, en fonction du type de mélange d'essence (associant conifères et conifères, feuillus et feuillus ou conifère et feuillus). (D'après Jactel et Brockerhoff, 2007).

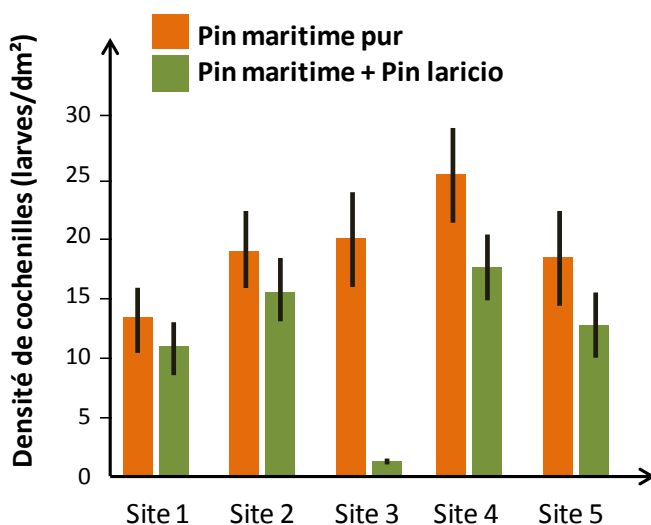
## 2.2. L'impact des ennemis naturels

La deuxième raison majeure pour laquelle les forêts mélangées sont généralement moins exposées aux risques sanitaires est qu'elles offrent des meilleures conditions de survie et de développement aux ennemis naturels des insectes ravageurs, permettant donc un contrôle biologique plus efficace de ces bioagresseurs (Jactel et al., 2005). Il est largement reconnu que la diversité des insectes augmente avec celle des plantes et nous avons récemment confirmé que ces corrélations se maintiennent au travers des cascades trophiques, puisque la richesse spécifique en insectes herbivores mais aussi en prédateurs augmente avec la richesse en plantes (Castagneyrol et Jactel, 2012).



**Figure 7 :** Corrélations entre la diversité spécifique des plantes et la diversité spécifique des arthropodes dans les mêmes habitats (D'après Castagneyrol et Jactel, 2012).

Dans les forêts les plus riches en espèces arborées, les prédateurs et les parasitoïdes, s'ils ne sont pas eux-mêmes trop spécialistes, disposent donc en principe d'une plus grande diversité et abondance d'hôtes ou de proies de substitution permettant de maintenir des populations stables en attendant de se reporter sur l'insecte ravageur. Ainsi, la punaise anthocoride *Elatophilus nigricornis* est naturellement prédatrice de la cochenille du pin laricio, *Matsucoccus pini*, en Corse mais elle peut aussi s'attaquer à la cochenille du pin maritime, *Matsucoccus feytaudi*, récemment introduite dans l'île. Dans des conditions stationnelles analogues, le pin maritime s'avère moins infesté par *M. feytaudi* dans les forêts mixtes de pin maritime et de pin laricio, où la punaise prédatrice est également plus abondante, laissant supposer un contrôle biologique plus efficace dans les peuplements mélangés (Jactel et al., 2006).

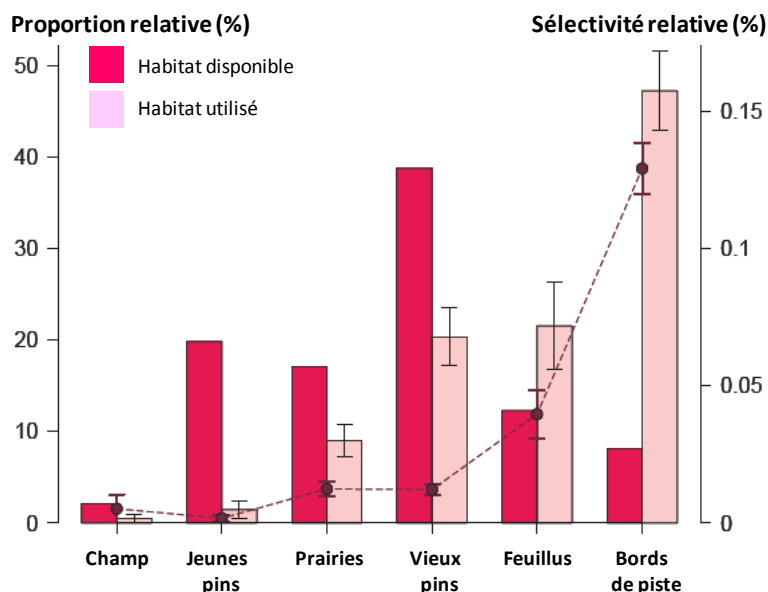


**Figure 8 :** Comparaison des densités de cochenille invasive *Matsucoccus feytaudi* sur pin maritime en Corse entre peuplements purs de pin maritime et peuplements mélangés avec du pin laricio. (D'après Jactel et al., 2006).

De même en manipulant la prédation avienne avec des cages d'exclusion, nous avons démontré que les oiseaux insectivores sont capables de réduire de façon significative les dégâts d'insectes sur les feuilles de chênes installés sous couvert de pin maritime (Giffard et al., 2012, 2013).

Les forêts mixtes pourraient également fournir des ressources alimentaires de complément aux ennemis naturels des insectes. Ainsi, le miellat produit par les pucerons est une source essentielle de glucides pour les insectes parasitoïdes et les forêts mélangées semblent fournir un meilleur apport de miellat car les différentes espèces d'arbres qui les composent hébergent à leur tour différentes espèces de pucerons qui diffèrent par leur qualité et par leur période de production. Nous avons testé cette hypothèse sur deux insectes parasitoïdes des œufs de la processionnaire du pin en les alimentant au laboratoire avec du miellat de pucerons du pin et du chêne. Dans les deux cas, nous avons réussi à multiplier par 10 la durée de vie des parasitoïdes, permettant notamment au parasitoïde généraliste *Ooencyrtus pityocampae* de survivre jusqu'à l'apparition des premières pontes de processionnaire (Dulaurent et al., 2011). Nous avons observé les mêmes effets du miellat de puceron sur l'accroissement de la longévité de *Macrocentrus sylvestrellae*, le principal insecte parasitoïde de la pyrale du tronc, *Dyorictria sylvestrella*, dont le taux de parasitisme augmente à proximité de peuplements de feuillus (Jactel et al., 2003).

Les forêts mélangées présentent aussi une plus grande diversité structurale et un plus grand nombre de micro-habitats, offrant donc davantage de refuges ou d'abris potentiels aux ennemis naturels pour se protéger contre des conditions climatiques adverses ou pour se reproduire. Nous avons ainsi montré que la huppe fasciée *Upupa epops*, un important prédateur des chrysalides de processionnaire du pin, se maintient préférentiellement dans les forêts de pin maritime dans lesquelles subsistent des bosquets de vieux chênes où elle trouve les cavités nécessaires à sa nidification (Barbaro et al., 2008).



**Figure 9 :** Comparaison entre proportions relatives d'habitat disponible et d'habitat utilisé dans le domaine vital de la huppe fasciée (*Upupa epops*); oiseau prédateur des chrysalides de processionnaire du pin. La sélectivité relative indique les préférences de la huppe pour la prospection alimentaire. (D'après Barbaro et al., 2008).

## Conclusions

Un nombre croissant de données objectives semblent donc accréditer l'hypothèse d'une plus grande résistance des forêts mélangées aux insectes ravageurs. Pour autant, la diversification des forêts ne saurait être vue comme la panacée pour réduire les dégâts sanitaires. Il reste en effet que certaines forêts mélangées sont particulièrement exposées aux risques biotiques (Koricheva et al., 2006) alors qu'il existe des monocultures forestières « chanceuses » qui échappent à ces problèmes. Cette apparente contradiction vient sans doute d'un manque d'analyse des mécanismes écologiques qui



sous-tendent la relation entre diversité et résistance des forêts aux ravageurs. En testant l'hypothèse que les forêts mélangées sont moins sensibles à ces bioagresseurs car leurs arbres hôtes sont moins accessibles et leurs ennemis naturels plus efficaces, nous avons relevé deux points importants : i) la composition de l'assemblage des essences forestières dans les mélanges est plus importante que le nombre d'espèces d'arbres associées, ii) l'intensité et le signe (positif ou négatif) de l'effet de la diversité des forêts sur la résistance aux insectes dépend du degré de spécialisation trophique de ces agents biotiques.

En résumé, l'association d'autres essences hôtes à une essence objectif peut accroître son risque d'infestation par les ravageurs polyphages. A l'inverse, l'addition d'une grande proportion d'essences non hôtes, différant largement par leurs caractéristiques biologiques, de l'essence objectif conduit à une réduction sensible des infestations par les herbivores monophages ou oligophages. Ce contraste "fonctionnel" plus important entre essence objectif et essences associées est attendu d'essences phylogénétiquement plus éloignées.

Bien entendu ces suggestions ne valent que pour la limitation du risque sanitaire, elles ne considèrent pas l'effet de l'assemblage des essences forestières sur leur croissance et donc la production de biomasse par les forêts mélangées. Certaines associations peuvent en effet conduire à des situations de compétition pour la ressource entre espèces d'arbres ou au contraire à des phénomènes de facilitation ou de complémentarité, produisant des effets positifs pour la productivité. Ces suggestions n'intègrent pas davantage les problèmes sylvicoles et économiques soulevés par la gestion des essences forestières en mélange. Une approche globale devrait donc être initiée, associant écologues, sylviculteurs et économistes, afin de mesurer les effets positifs et négatifs du mélange d'essences forestières pour la croissance des arbres, pour leur résistance aux ravageurs mais aussi pour la gestion sylvicole des peuplements, afin de trouver un bon compromis dans une perspective de gestion durable.

## Références bibliographiques

- Barbaro L., Couzi L., Bretagnolle V., Nezan J., Vetillard F., 2008. Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. *Biodiversity and Conservation* 17(5), 1073-1087.
- Barthod C., 1994. Sylviculture et risques sanitaires dans les forêts tempérées - 1ère partie. *Revue Forestière Française* 46, 609-628.
- Brockerhoff E.G., Jactel H., Parrotta J.A., Ferraz S.F.B., 2013. Role of eucalypt and other planted forests in biodiversity conservation and the provision of biodiversity-related ecosystem services. *Forest Ecology and Management* 301, 43-50
- Castagneyrol B., Jactel H., 2012. Unravelling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology* 93, 2115-2124
- Castagneyrol B., Giffard B., Péré C., Jactel H., 2013. Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. *Journal of Ecology* 101, 418-429
- Castagneyrol B., Jactel H., Vacher C., Brockerhoff E.G., Koricheva J., 2014. Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. *Journal of Applied Ecology* 51, 134-141
- Démolin G., 1969. Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion Spatiale, importance écologique. *Annales des Sciences forestières* 26, 81-102.
- Dulaurent A.M., Rossi J.P., Deborde C., Moing A., Menassieu P., Jactel H., 2011. Honeydew feeding increased the longevity of two egg parasitoids of the pine processionary moth. *Journal of Applied Entomology* 135, 184-194.

Dulaurent A.-M., Porté A.J., van Halder I., Vétillard F., Menassieu P., Jactel H., 2012. Hide and seek in forests: visual selection of host trees by the pine processionary moth is impeded by the presence of non-host trees. *Agricultural and Forest Entomology* 14, 19-27

FAO, 2007. State of the World's Forests. Selected issues in the forest sector. Planted Forests. <http://www.fao.org/docrep/009/a0773e/a0773e00.htm>

Gibson I.A.S., Jones T.M., 1977. Monoculture as the origin of major pests and diseases. In: Cherrett J.M., Sagar G.R. (Eds). *Origins of pest, parasite, disease and weed problems*. 8th Symposium of the British Ecological Society, Bangor, April 12–14 1976, Blackwell Scientific Publication, Oxford, pp. 139–161

Giffard B., Corcket E., Barbaro L., Jactel H., 2012. Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats. *Oecologia* 168, 415-424

Giffard B., Jactel H., Corcket E., Barbaro L., 2012. Influence of surrounding vegetation on insect herbivory: A matter of spatial scale and herbivore specialisation. *Basic and Applied Ecology* 13, 458-465

Giffard B., Barbaro L., Jactel H., Corcket E., 2013. Plant neighbours mediate bird predation effects on arthropod abundance and herbivory. *Ecological Entomology*, in press.

Gottschalk K.W., Twery M.J., 1989. Gypsy moth in pine-hardwood mixtures. In: Waldrop T.A. (Ed). *Pine-hardwood mixtures: a symposium on management and ecology of the type*. USDA Forest Service General Technical Report SE 58, pp 50–58.

IFN, 2007. Richesse et diversité des forêts françaises. <http://www.ifn.fr/>

Jactel H., Van Halder I., Menassieu P., Zhang Q.H., Schlyter F., 2001. Non-host volatiles disrupt the response of the stenographer bark beetle, *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Scolytidae), to pheromone baited traps and maritime pine logs. *Integrated Pest Management Reviews* 6, 197-207.

Jactel H., Goulard M., Menassieu P., Goujon G., 2002. Habitat diversity in forest plantations reduces infestations of the pine stem borer *Dioryctria sylvestrella*. *Journal of Applied Ecology* 39, 618-628

Jactel H., Brockerhoff E., Duelli P., 2005. A test of the biodiversity-stability theory: Meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination of responsible factors. In: Scherer-Lorenzen M., Körner C., Schulze E.-D. (Eds). *Forest Diversity and Function – Temperate and Boreal Systems*, Springer Verlag, Ecological studies, vol 176, pp. 235–262.

Jactel H., Brockerhoff E., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10 (9), 835-848.

Jactel H., Menassieu P., Vétillard F., Gaulier A., Samalens J.C., Brockerhoff E.G., 2006. Tree species diversity reduces the invasibility of maritime pine stands by the bast scale, *Matsucoccus feytaudi* (Homoptera: Margarodidae). *Canadian Journal of Forest Research* 36, 314–323.

Jactel H., Birgersson G., Andersson S., Schlyter F., 2011. Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia* 166, 703-711.

Jactel H., Petit J., Desprez-Loustau M.L., Delzon S., Piou D., Battisti A., Koricheva J., 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology* 18, 267–276

Koricheva J., Vehviläinen H., Riihimäki J., Ruohomäki K., Kaitaniemi P., Ranta H., 2006. Diversification of tree stands as a means to manage pests and diseases in boreal forests: myth or reality? *Canadian Journal of Forest Research* 36, 324–336.

Landmann G., 1998. Forest health, silviculture and forest management. In: R. Montoya. (Ed) *Problemas sanitarios en los sistemas forestales: de los espacios protegidos a los cultivados rapido*. Coleccion Technica. Organismo Autonomo Parques Nacionales. Madrid. pp. 155-183

Régolini M., Castagneyrol B., Dulaurent-Mercadal A.-M., Piou D., Samalens J.-C., Jactel H., 2014. Effect of host tree density and apparency on the probability of attack by the pine processionary moth. *Forest Ecology and Management*, 334, 185–192

Roques A., Rabitsch W., Rasplus J.Y., Lopez-Vaamonde C., Nentwig W., Kenis M., 2009. Alien terrestrial invertebrates of Europe. In *Handbook of alien species in Europe*. Springer Netherlands, pp. 63-79

Rouault G., Candau J.N., Lieutier F., Nageleisen L.M., Martin J.C., Warzee N., 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science* 63 (6), 613-624.

Schelhaas M.J., Nabuurs G.J., Schuck A., 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology* 9(11), 1620-1633.

Scherer-Lorenzen M, Korner C., Schulze E.D., 2005. The functional significance of forest diversity: the starting point. *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems. Ecological Studies: Analysis and Synthesis* 176, 3-12

Wainhouse D. 2005. *Ecological methods in forest pest management*. Oxford University Press; Oxford; UK

Watt A.D., 1992. Insect pest population dynamics: Effects of tree species diversity. In: Cannell M.G.R., Malcolm D.C., Robertson P.A. (Eds). *The Ecology of Mixed-Species Stands of Trees*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 267–275.

Zhang Q.H., Schlyter F., 2004. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology* 6 (1), 1-19.