

Rôle de la diversité des arbres dans la régulation des populations d'insectes défoliateurs en forêts matures d'Europe

Virginie Guyot

▶ To cite this version:

Virginie Guyot. Rôle de la diversité des arbres dans la régulation des populations d'insectes défoliateurs en forêts matures d'Europe. Sciences du Vivant [q-bio]. Institut National Polytechnique (Toulouse), 2015. Français. NNT: . tel-02796418v1

HAL Id: tel-02796418 https://hal.inrae.fr/tel-02796418v1

Submitted on 5 Jun 2020 (v1), last revised 17 Oct 2023 (v2)

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

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



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (INP Toulouse)

Discipline ou spécialité :

Agrosystèmes, Écosystèmes et Environnement

Présentée et soutenue par :

Mme VIRGINIE GUYOT le vendredi 18 septembre 2015

Titre:

ROLE DE LA DIVERSITE DES ARBRES DANS LA REGULATION DES POPULATIONS D'INSECTES DEFOLIATEURS EN FORETS MATURES D'EUROPE

Ecole doctorale:

Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

Unité de recherche :

Laboratoire Dynamique Forestière dans l'Espace Rural (DYNAFOR)

Directeur(s) de Thèse :

M. HERVÉ JACTEL MME AUDE VIALATTE

Rapporteurs:

M. ALAIN RATNADASS, CIRAD MONTPELLIER
M. OLIVIER DANGLES, IRD QUITO

Membre(s) du jury :

M. ALAIN ROQUES, INRA ORLEANS, Président
M. HERVÉ JACTEL, INRA BORDEAUX, Membre
Mme AUDE VIALATTE, INP TOULOUSE, Membre
Mme MANUELA BRANCO, UNIVERSIDADE TECNICA DE LISBONNE, Membre

« La science est surtout une prise de conscience de plus en plus complète de ce qui peut et doit être découvert » Boris Vian

RESUME

Qui du phénomène de résistance (RA) ou de susceptibilité (SA) par association est prépondérant en milieu forestier? En d'autres termes, la défoliation par les insectes phytophages est-elle moins (RA) ou plus (SA) importante sur des arbres hôtes situés en mélange comparés à des cultures pures ? A cause des contraintes méthodologiques, les connaissances sur la relation diversité - résistance en forêts matures restent faibles. Pour répondre à cette question, nous avons utilisé le dispositif exploratoire du projet FunDivEUROPE. Sur un réseau de 209 parcelles forestières sélectionnées le long de deux gradients orthogonaux de richesse spécifique (d'une à cinq essences en mélange) et de latitude (de la forêt méditerranéenne à la boréale), nous avons évalué la défoliation des houppiers des arbres. A l'aide d'un échantillon constitué de onze essences différentes, nous avons démontré pour la première fois un patron global de diminution de la défoliation (RA) en forêts matures à travers l'Europe. Nous avons également comparé la défoliation des insectes dans des placettes constituées de chênes purs ou mélangés à d'autres espèces, placées en lisière ou à l'intérieur de petits bois présents dans les vallées et coteaux de Gascogne. Nous avons observé moins de dégâts foliaires sur les chênes entourés par des voisins hétérospécifiques, et nous avons montré que la magnitude de cette résistance (RA) était plus importante en lisière qu'à l'intérieur des bois. Enfin, nous avons testé cette hypothèse de RA sur une espèce d'un défoliateur invasif en Italie, le cynips du châtaignier. Basée sur la même approche méthodologique, notre étude a montré de plus faibles dégâts de galligènes sur les châtaigniers lorsque la richesse spécifique de la parcelle était élevée. Notre travail fournit donc de nouvelles preuves supportant l'hypothèse de RA à travers trois contributions originales : i) la RA existe en forêt mature, ii) quelle que soit l'espèce de défoliateur, iii) y compris sur des espèces exotiques. Ces résultats devraient avoir d'importantes implications pour la gestion des insectes défoliateurs en forêt puisque le maintien et l'amélioration de la diversité des essences représentent un outil prometteur pour prévenir les dégâts d'insectes.

Mots-clefs: Arbre mature • Bois fragmenté • Biodiversité • Défoliation • Espèce invasive • Forêt d'Europe • Insecte phytophage • Lisière forestière • Résistance par association

ABSTRACT

Whether increasing forest diversity should result in less insect damage (Associational Resistance, AR) or more damage (Associational Susceptibility, AS) is still debated. Moreover little is known about the diversity - resistance relationships in mature forests due to methodological constraints. To answer this question we used the FundivEUROPE exploratory platform. In this network of 209 mature forest plots sampled along two orthogonal gradients of tree species richness (from one to five species mixtures) and latitude (from the Mediterranean to the boreal forest biomes), we assessed insect defoliation in tree crown. Focusing on eleven broadleaved species, we could for the first time demonstrate a global pattern of reduced defoliation (AR) in mature forests across Europe. We replicated the comparison of insect herbivory in pure vs. mixed plots of oak trees, at the edge or within forest patches of the valleys and hills of Gascony. Here we found significantly less damage on oaks surrounded by heterospecific neighbors, and showed that the magnitude of AR was larger at forest edge than in forest interiors. Last we tested the AR hypothesis with an invasive alien species, the Asian chestnut gall wasp, in Italy. Based on the same methodological approach, our study showed lower gall damage on chestnuts when tree species richness was higher in mixed mature stands. Our work therefore provide new evidences to support the AR hypothesis with three original contributions: i) AR does apply to mature forests, ii) irrespective of the identity of insect herbivores, iii) including exotic species. These findings may have important implications for pest management in forest since the maintenance or improvement of tree species diversity represent a promising tool to prevent insect damage.

Keywords: Associational resistance • Biodiversity • Defoliation • Invasive species • European forest • Forest edge • Fragmented woodlot • Herbivore insect • Mature tree

REMERCIEMENTS

J'ai rencontré de nombreuses personnes sur le long chemin de cette thèse. Chacun m'ayant apporté ne serait-ce qu'un peu de bonne humeur dans ce travail, il était inconcevable de dresser une liste succinte de remerciements. C'est pourquoi celle-ci méritait trois bonnes pages et je prie celles et ceux que j'aurais oubliés de me pardonner. Sachez que le cœur y est.

Je tiens tout d'abord à remercier grandement mes trois directeurs de thèse. Par ordre d'apparition, je commencerai par Marc Deconchat qui un jour m'a proposé de me lancer dans la grande aventure du projet FunDiv. Je le remercie également pour ses qualités de DU qui sont pour beaucoup dans la bonne, non, excellente ambiance qui règne au laboraoire Dynafor. Un grand merci ensuite à Hervé Jactel qui sans me connaître au départ m'a fait entièrement confiance pour mener à bien ce travail. Merci de m'avoir proposé ce sujet de thèse et d'avoir toujours été là (même de loin) pour m'accompagner dans ce travail. Enfin, je remercie Aude Vialatte qui a appris à me connaître bien avant cette longue aventure doctorale et qui n'a pas hésité à rejoindre l'encadrement de cette thèse. Merci à tous les trois pour m'avoir fait confiance et surtout dans les moments où j'ai moi-même douté, pour vos encouragements. Merci de m'avoir toujours laissée la liberté de mes choix pour le travail de terrain, d'avoir été disponibles en cas de besoin, pour les conseils avisés, le soutien scientifique et moral apporté.

Merci au département EFPA de l'INRA et à la région Aquitaine ainsi qu'au projet européen FunDivEUROPE d'avoir financé ce travail conséquent. Je pense avoir eu la rare chance d'obtenir tous les besoins matériels nécessaires pour mener confortablement cette thèse jusqu'au bout. Merci également à mes laboratoires d'accueil pour cela.

Je remercie les différents membres de mon jury de thèse pour avoir accepté de corriger ce travail. Merci à Alain Ratnadass et Olivier Dangles d'avoir été mes rapporteurs et donc d'avoir lu scrupuleusement mon manuscrit. Merci aussi à mes examinateurs, Manuela Branco et Alain Roques. Même si les échanges furent brefs puisque vous avez intégré ce travail dans sa dernière ligne droite, merci à vous quatre pour vos remarques et conseils, et merci d'avoir assisté par tous les moyens à ma soutenance. Parce que les discussions lors de la grande messe ont été trop brèves, j'espère avoir d'autres occasions de parler d'insectes et de forêts avec vous.

Je me tourne de nouveau vers mes deux laboratoires d'accueil toulousain et bordelais (Dynafor et BioGeCo) dans lesquels j'ai évolué pendant quatre ans. Même si mes passages en Aquitaine furent occasionnels, cela a toujours été un plaisir de venir jusqu'à Pierroton. Merci pour votre accueil et votre disponibilité. Je tiens à remercier Chantal et Véronique qui ont toujours répondu présentes pour résoudre mes questions administratives. Merci à Fabrice, Inge et les autres qui ont réceptionné et géré pendant mon absence les paquets cadeaux envoyés depuis les multiples contrées que j'ai traversées. Merci à Yohan qui certes a travaillé sur un sujet moins passionant que les insectes au sein du même projet européen (piafs & souris-chauves !!), mais avec qui cela a toujours été un plaisir de partager mes expériences fundiviennes, de la première réunion sous la neige à Helsinki jusqu'à sa soutenance à laquelle je n'ai malheureusement pas pu assister. Merci aussi à son directeur de thèse, Luc Barbaro, dont je garderais toujours le souvenir

d'un moment de détente passé autour d'un repas, que ce soit à Pierroton ou lors des réunions annuelles de FunDiv à l'étranger (bienvenu à Dynafor, au passage). Un énorme merci à Bastien Castagneyrol dont Hervé m'avait proposé la rencontre lors d'une seconde réunion à Florence. A coup sûr, je ne la regretterais jamais. D'une part pour tout ce qu'il a apporté scientifiquement (et statistiquement!) aux articles qui illustrent ma thèse, mais aussi pour les moments de détente après le boulot. Merci pour sa bonne humeur, sa compréhension et son soutien. Merci à Amandine et Stéphanie et à leurs moitiés respectives de m'avoir toujours très bien accueillie à domicile lors de mes passages dans la région bordelaise. Merci à Corinne, Xavier et les techniciens de Pierroton avec qui j'ai fait connaissance, perchée dans un arbre, lors de la formation de grimpe. Merci aux thésards et stagiaires de BioGeCo que j'ai pu croiser aux journées du GEFF à Pierroton avant que ne démarre cette grande aventure doctorale ou pendant les rares « beer'o'clock » auxquels j'ai pu assister.

C'est au tour de mon laboratoire de cœur de recevoir une immense quantité de remerciements. Merci à toute l'équipe du secrétariat, Valérie, Jérôme et France, pour m'avoir aidée dans ce monde administratif souvent flou à mes yeux. Merci à l'équipe informatique passée (Ari) et actuelle (Florent, Richard et Valéry) de m'avoir sauvée à plusieurs reprises des attaques virales destructrices et anxiogènes et à Will de m'avoir proposé un jour de créer ma base de données FouneDiv, bravo, ce ne fut pas une tâche facile. Je remercie grandement la team terrain du laboratoire avec qui j'ai interagi pendant ma thèse : Bruno pour ses nombreuses annecdotes qui me feront toujours marrer, Jérôme pour sa gentillesse, sa sincérité et sa disponibilité, Laurent R pour les petits conseils techniques et enfin Bubu d'avoir accepté d'être le référent technique de ma thèse. Merci pour les bons souvenirs de terrain (et il y en a !) et désolée pour les mauvais. Merci à Laurent L, jeune docteur, de m'avoir fait partager son expérience du milieu forestier et d'avoir toujours été de bons conseils sur le sujet. Merci à « Mickael » pour avoir répondu à mes questions statistiques et pour les gourmandises partagées à la pause café. Merci à Sylvie qui est capable de trouver une solution à tous les problèmes, merci pour ta disponibilité dans le travail et d'avoir pris en charge l'organisation technique de ma soutenance. Merci à Amélie d'avoir accepté la lourde et pénible tâche d'évaluer une bonne partie de mes échantillons de feuilles, quelle patience! Merci à Baptiste d'avoir répondu présent à mon offre de stage pour prendre en charge les données de la manipe des coteaux, et pour les nombreuses feuilles évaluées. Merci à tous les thésards de Dynafor et particulièrement à Lucie, Noelline, Pierre-Alexis, Romain, Hugo, Sandrine, Julie, Martin, Nicolas et Eugénie pour les discussions de doctorants angoissés (il y en a eu peu, mais ça fait du bien) et les moments plus détendus. Je regrette notamment de ne pas avoir profité plus fréquemment des réunions paté-saucisson. Une spéciale casse-dédi à ma copine Lucie, qui un jour partit au Chili, mais avant ça, a partagé de nombreux souvenirs avec moi (entomologiques, montagnards, confidences amoureuses, vodka-martiniques, festives...). Je remercie également tous les stagiaires que j'ai pu croiser pendant ses quatre années de thèse dans les couloirs de Dynafor. Merci aussi à mes différents colocataires de bureau : Camille, Julie, Catherine, Brice, Sandrine, Mathilde et Caroline. Merci aux collègues de Purpan et de l'ENSAT que j'ai plus rarement croisés mais qui ont toujours été très charmants. Pour terminer ce paragraphe, je tiens à remercier encore une fois Will et Bubu, pour tous les bons moments partagés et les franches parties de rigolade. Ça me fait chié de l'avouer, mais vous êtes sans hésiter à l'origine des meilleurs souvenirs liés à ce travail de thèse. Longue vie au picon bière! Merci à Brigitte, mon alter-égo, dont le nom résonne encore dans les couloirs de Dynafor. Merci à tous pour votre bonne humeur contagieuse.

L'un des gros enjeux de cette thèse était la quantité considérable de données à récolter. En effet, les houppiers de 1 842 arbres, répartis dans 7 pays d'Europe différents, ont été évalués. Un total de 96 108 feuilles, observées recto-verso, ont été récoltées sur ces arbres. Et malgré ma réticence pour ces bestioles, 10 948 araignées ont été collectées. Tout ce travail de terrain n'aurait évidemment pas été possible sans l'immense aide de toutes les personnes qui ont été mobilisées. Je dois tout d'abord remercier la fameuse « Leaf-team » du projet FunDiv, dont le noyau dur était constitué de Diem, Charlotte, Martina et moi. Merci à toutes pour ces grands moments de terrain, pour l'entraide dans les instants difficiles et surtout les fous rires et gamelles légendaires. Merci à tous ceux qui ont apporté leur soutien à notre quatuor de choc, par désordre d'apparition : May, Filippo, Damien, Eleftheria, Andrea, Vera, Sandra, Arthur, Ovidio, Dawid, Andreas, André, Iulian, Matteo, Artho, Raino, Felix, David et ceux que j'oublie. Merci à tous les grimpeurs qui ont parfois pris de gros risques pour récolter quelques feuilles d'arbre : Ciencia, Claudio, Giovanni, Franscesco, Robert, Marcin, Paweł, Peter, Bennet, Jessica, Carsten, Holger, Andre, Henrick, Guillaume et l'équipe d'Avignon. Merci à Vincent Pontois de m'avoir formé sur l'évaluation des dégâts du houppier. Merci à l'équipe belge pour l'identification de toutes mes araignées. Ce qui a valu la découverte d'une nouvelle espèce en Espagne. Merci à Maryse pour les repas au chaud à Saint-André.

Je ne ferai pas la liste de tous les membres du projet FunDiv, mais je tiens à tous les remercier pour la bonne ambiance et le travail de taille au sein du projet. Un grand merci à l'initiateur de FunDiv, Michael, pour avoir chouchouté tous les thésards qui ont fait partie de cette grande famille. Merci également aux différents co-auteurs avec qui j'ai travaillé.

Merci aux amis d'un peu partout et aux colocs toulousains qui ont partagé les moments de détente devant une mousse, un bon repas ou un jeu du chapeau quelconque. Merci à ceux qui se sont un peu intéressés à mon sujet et qui sont venus me soutenir lors du jour J. Merci également aux membres assidus de la gym kilo. Et pour rester dans la page des sports, merci à mes camarades de polo, « gragnougnou ! gragnougnou !! ».

Merci à mes parents pour leur soutien et pour m'avoir toujours fait confiance dans tout ce que j'ai entrepris. Merci à ma soeur Laure et Didier pour nous avoir offert l'adorable Noé. Merci à Julien pour l'avant, le présent et le futur.

LABORATOIRES D'ACCUEIL

INRA – Institut National de la Recherche Agronomique

UMR 1201 – Dynamiques et Ecologie des Paysages Agriforestiers Axe Services écosystémiques de la biodiversité dans les paysages agricoles Axe Forêts rurales, milieux semi-naturels et biodiversité Chemin de Borderouge, Auzeville, CS 52 627 31 326 CASTANET-TOLOSAN Cedex – France

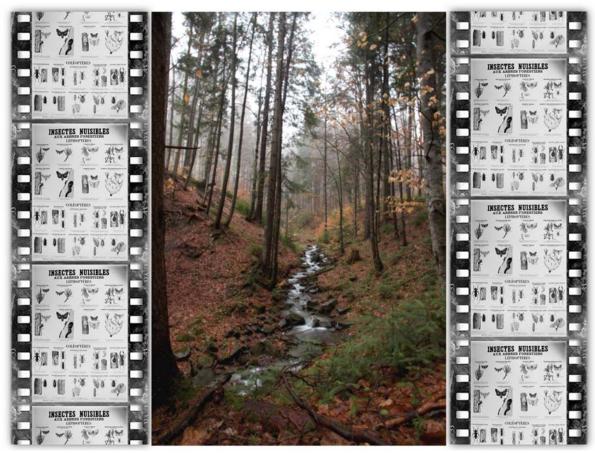
UMR 1202 – Biodiversité, Gènes et Ecosystèmes Equipe Ecologie des Communautés Site de Recherches Forêt Bois de Pierroton 69, route d'Arcachon 33612 CESTAS Cedex – France

SOMMAIRE

Partie 1 : Introduction générale	1
I. Diversité des arbres et rôle dans la productivité-stabilité-invasibilité de l'écosystème	forestier
II. Service de régulation en forêt, présentation des principaux acteurs et scénarios pote	
1. La forêt, importance de cet écosystème et préoccupations sanitaires	
a. Importance sur le territoire et dans les services écosystémiques	
b. Santé actuelle des forêts européennes	
2. Grande diversité des insectes défoliateurs	10
a. Définition et méthodes d'échantillonnage en milieu forestierb. Utilisations de la plante hôte par les insectes défoliateurs	
3. Scénarios à prévoir sur le devenir des populations d'insectes dans le conte changements globaux	exte des
a. Evolution des facteurs abiotiques et impacts sur les populations d'insectes	12
b. Risques croissants vis-à-vis des espèces invasives	
c. La forêt, écosystème préparé à ces changements ?	
III. Mécanismes de résistance ou de susceptibilité par association, enjeux dans la dynar population des insectes défoliateurs	-
Mécanismes de résistance par association	
2. Mécanismes de susceptibilité par association	
3. Résistance ou susceptibilité par association dans la dynamique de colonisa défoliateurs	
IV. Question centrale de la thèse : résistance ou susceptibilité dans les forêts européen	
Partie 2 : Méthodologie	21
I. Projet FunDivEUROPE	23
II. Sites exploratoires européens et gradient de diversité forestière	24
1. Conception d'un dispositif d'étude de la diversité des arbres en peuplement	
2. Processus de sélection et description des parcelles d'étude	
3. Publication dans Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics	
III. Dispositif dans les petits bois des vallées et coteaux de Gascogne	
1. Zone d'étude	
Sélection des bois Description des placettes	
IV. Evaluation de la défoliation sur feuilles et houppier	
Méthode d'évaluation de la défoliation globale sur houppier Méthode d'évaluation de la défoliation sur feuille	
V. Méthodes statistiques utilisées	53

Partie 3 : Patron de défoliation, les résultats	55
I. Réponse globale des insectes défoliateurs à la diversité forestière	57
II. Patron global de résistance par association en lisière et à l'intérieur du bois	
III. Résistance par association à un insecte invasif	83
Partie 4 : Discussion générale	108
I. Mécanismes de RA dans le réseau trophique	111
1. Relations plantes-insectes défoliateurs	111
2. Relations entre insectes défoliateurs	114
3. Relations ennemis naturels-insectes défoliateurs.	116
II. Variations selon les échelles spatiales	118
1. L'arbre et ses voisins directs	119
2. La parcelle forestière comme unité de gestion	
3. La structure du paysage, facteur de la connectivité entre les habitats forestiers	121
III. Conclusion : Perspectives de recherche et gestion	122
BIBLIOGRAPHIE	124
ANNEXES	150
Annexe 1 : Article paru dans Le Cahier des Techniques de l'INRA	152
Annexe 2 : Liste des publications et communications associées à ce travail de thèse	
INDEX DES FIGURES	170
INDEX DES TABLEAUX	171

Partie 1 : Introduction générale



pădure română ${\Bbb C}$ Ian Seiferling

I. Diversité des arbres et rôle dans la productivité-stabilitéinvasibilité de l'écosystème forestier

Les fonctions et services d'un écosystème sont fortement dépendants de la biodiversité végétale qui les compose (**Figure 1**) (Loreau & Hector 2001, Balvanera et al. 2006, Cardinale et al. 2011, Gamfeldt et al. 2013). Que ce soit dans les écosystèmes terrestres ou aquatiques, la production de biomasse végétale est améliorée dans les communautés de plantes diversifiées puisque ces dernières assimilent mieux les nutriments disponibles (Tilman et al. 1996, Vilà et al. 2007, Cardinale et al. 2011). De plus, bien que la stabilité des populations de plantes diminue, celle des communautés végétales a tendance à augmenter quand la diversité est croissante (Tilman 1999). En effet, lors d'épisodes de perturbations, les communautés les plus diversifiées ont davantage de probabilités d'héberger des espèces capables de faire face aux nouvelles conditions, assurant ainsi une meilleure résilience à ces perturbations (Lawton & Brown 1994, Yachi & Loreau 1999). Enfin, ces communautés végétales diversifiées seraient d'autant plus résistantes aux invasions par des plantes exotiques puisque les ressources relativement bien exploitées par l'ensemble des espèces natives seraient moins disponibles pour ces invasives, limitant ainsi leur établissement (Davis et al. 2000, Cardinale et al. 2012).

De nombreuses études réalisées sur des communautés d'herbacées ont présenté les effets positifs de la diversité végétale sur la productivité, la stabilité ou limitant l'invasibilité de ces écosystèmes, sans toutefois démontrer précisément les mécanismes impliqués (Tilman 1999, Loreau et al. 2001, Cardinale et al. 2012). En milieu forestier, le nombre de travaux est moindre (Thompson et al. 2009) et les conclusions similaires sur la relation diversité-résilience-stabilité restent cependant plus difficiles à tirer (Scherer-Lorenzen et al. 2005c). Les travaux existants portés sur les effets de la diversité des arbres sur les fonctions et services de la forêt ont été traités soit en comparant des parcelles forestières monospécifiques à des mélanges de deux essences, soit en utilisant des données provenant d'inventaires forestiers (Jones et al. 2005, Scherer-Lorenzen et al. 2005c, Kelty 2006, Vilà et al. 2003, 2004, 2005, 2007), tandis que les approches réalisées sur des gradients naturels de diversité forestière sont plus rares (Mölder et al. 2006, Cesarz et al. 2007, Leuschner et al. 2009, Sobek et al. 2009a). Pour pallier ce manque, le projet FunDivEUROPE (http://project.fundiveurope.eu/) a vu le jour en octobre 2010 avec pour objectif de quantifier les effets de la biodiversité sur les fonctions et services dans les grands types de forêts européennes.

En occupant près d'un tiers de la surface terrestre, l'écosystème forestier joue un rôle majeur dans les services de régulation dont les hommes bénéficient (Bonan 2008, Aerts & Honnay 2011). Il est également important dans le service d'approvisionnement en bois, sa valeur culturelle et les différents services de soutien (Gamfeldt et al. 2013). Le maintien de tous ces services est fortement lié à la santé des forêts. Les insectes phytophages sont capables d'affaiblir drastiquement les arbres en cas d'attaques massives et/ou répétées (Koricheva et al. 2006). Actuellement, ces organismes ne causent que quelques problèmes ponctuels. Cependant, dans un contexte de changement global (évolution de la température terrestre, augmentation des espèces invasives, fragmentation des paysages...), il faut rester attentif à la réponse des forêts à ces consommateurs primaires. En effet, la résilience des forêts aux perturbations est plutôt bien assurée grâce à la grande diversité d'organismes et de fonctions qu'elles abritent (Solomon et al. 2007, FAO 2010). Mais la perte constante de cette biodiversité risque de rendre cet écosystème de moins en moins armé contre les perturbations telles que des pullulations

d'insectes (Thompson et al. 2009). Afin de préserver la richesse de cet écosystème, d'anticiper l'impact des bouleversements futurs et de probables pullulations de nuisibles, il est nécessaire de comprendre les effets de la diversité forestière sur la régulation des insectes phytophages qui impliquent de multiples interactions entre organismes.

Un grand nombre d'espèces végétales permet de réduire la variabilité temporelle des processus écologiques dans les environnements changeants (Loreau et al. 2001). On peut cependant s'attendre à des différences dans les effets de la biodiversité selon le type d'écosystème. De plus, la problématique de la biodiversité et de ses effets sur la productivité, la stabilité et l'invasibilité des milieux a surtout été abordée au sein d'un seul niveau trophique, les producteurs primaires. Toutefois, afin de faire face plus efficacement aux bouleversements futurs, il faut tenir compte de la réelle complexité des écosystèmes dans les études à venir en intégrant les niveaux trophiques supérieurs tels que les consommateurs primaires (phytophages) ou secondaires (prédateurs) (Tilman 1999, Loreau et al. 2001). Les nombreux travaux sur la relation plante-insecte cités dans de ce manuscrit montrent que la question des effets de la biodiversité sur la stabilité des écosystèmes a déjà été indirectement abordée. Ce travail de thèse, qui s'inscrit dans le projet FunDivEUROPE mentionné ci-dessus, aborde les effets de la diversité forestière sur le service de régulation de certains insectes phytophages en forêts matures.

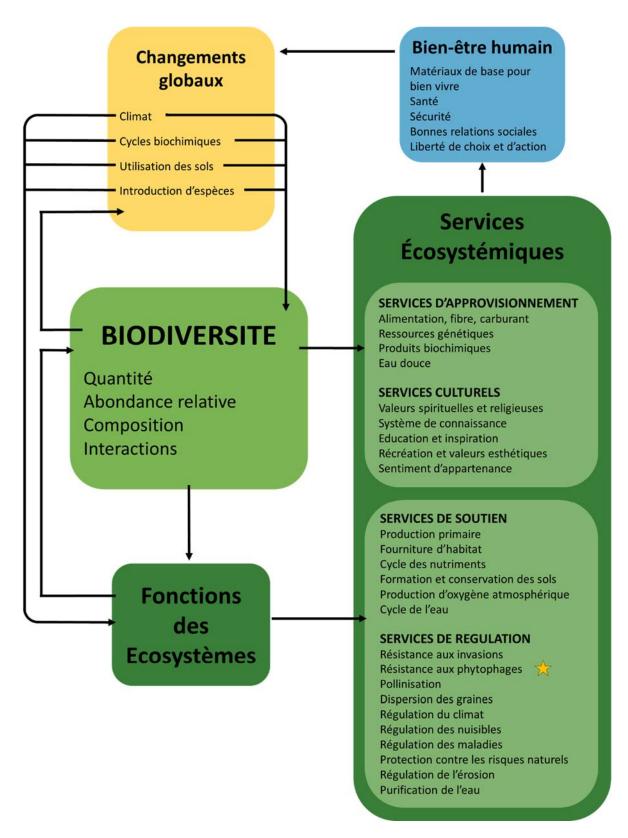


Figure 1 : Facteurs affectant la biodiversité, les fonctions et services des écosystèmes. La biodiversité est affectée par les changements globaux et impacte elle-même les processus des écosystèmes et le bien-être humain (d'après le Millenium Ecosystem Assessment 2005). L'étoile indique la position du sujet de la thèse dans les services écosystémiques de régulation.

II. Service de régulation en forêt, présentation des principaux acteurs et scénarios potentiels

1. La forêt, importance de cet écosystème et préoccupations sanitaires

a. Importance sur le territoire et dans les services écosystémiques

L'écosystème forestier couvre 31 % de la surface terrestre, soit environ 4 milliards d'hectares, répartis pour plus de la moitié de la surface forestière mondiale sur cinq pays (Fédération de Russie, Brésil, Canada, Etats-Unis et Chine). En Europe, la superficie forestière est de 1 milliard d'hectares, correspondant à 45 % du territoire, avec 70 000 ha de forêts plantées référencées en 2010 (FAO 2011). Régionalement, l'écosystème forestier se présente sous plusieurs formes dans le paysage telles que des gros massifs plus ou moins denses de plusieurs centaines d'hectares, des petits bois fragmentés ou même des plantations très homogènes.

La forêt exploitée pour son bois fournit depuis très longtemps un service d'approvisionnement non négligeable puisque ce bois est utilisé dans la construction de matériaux ou comme source d'énergie. De plus, elle reste un important réservoir de carbone (Schulze et al. 2009), stockant jusqu'à 45% du carbone terrestre et assurant ainsi un service crucial de régulation des gaz à effet de serre. Les arbres jouent également un rôle dans les cycles biogeochimiques en permettant des échanges d'énergie (grâce au bois mort) et d'eau plus en profondeur que les autres types de végétation (Janish & Harmon 2002). La forêt a également une forte valeur culturelle et esthétique. Par exemple, deux pays européens, la Pologne et la Biélorussie, abritent une forêt primaire classée au patrimoine mondial de l'UNESCO, la forêt de Białowieża, où le bison européen est encore conservé. Enfin, en plus d'espèces patrimoniales, la forêt abrite une biodiversité conséquente qu'il reste encore à explorer. Des travaux récents ont mis en avant la richesse et le rôle écologique des dendro-microhabitats présents dans des peuplements naturels ou exploités par l'homme (Larrieu 2014).

b. Santé actuelle des forêts européennes

Bien que l'écosystème forestier soit constitué d'une biodiversité assez importante pour assurer sa stabilité et sa résilience (Thompson et al. 2009), les arbres peuvent devenir plus sensibles aux insectes phytophages en cas de perturbations (e. g. incidents climatiques, appauvrissement ou déséquilibre de l'écosystème dû aux activités humaines...). Les attaques d'insectes provoquent parfois des dégâts sévères sur les massifs forestiers. Un groupe d'insectes qui préoccupe les gestionnaires forestiers sont les scolytes. Ces insectes xylophages de l'ordre des coléoptères sont considérés comme ravageurs de par l'ampleur des dégâts qu'ils occasionnent en forêt. Par exemple, l'espèce *Ips sexdentatus* est capable de se développer rapidement sur des arbres cassés par une tempête. Le problème est que les individus vont infester en masse les arbres sains avoisinants, jusqu'à atteindre un stade épidémique sur le massif forestier colonisé (Samalens 2009). Outre les xylophages, des attaques massives d'autres espèces phytophages, les insectes défoliateurs, inquiètent les gestionnaires. La processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* consomme les aiguilles de pins et induit une diminution de la croissance des arbres

(**Figure 2**). Ses chenilles sont également très urticantes et causent de sérieuses préoccupations sanitaires pour les autorités (Dulaurent 2010).



Figure 2 : Attaque de processionnaire du pin, Thaumetopoea pityocampa.

Malgré les attaques impressionnantes de certaines espèces défolliatrices, le rapport de l'ICP Forests publié en 2013 (Seidling et al. 2013) sur l'état sanitaire des arbres mesuré l'année précédente nous indique que plus de 70% des placettes échantillonnées en Europe présentent une défoliation moyenne inférieure à 25% (Figure 3). La défoliation est l'un des quatre indicateurs de la santé et de la vitalité des forêts prise en compte par la conférence ministérielle « Forest Europe ». Le rapport précédent indique que les forêts du Nord de l'Europe sont moins affectées que les forêts du Sud. De même que les feuillus sont plus sujets aux attaques que les conifères. Si l'on regarde le suivi temporel des dégâts évalués sur les 20 dernières années, les niveaux de défoliation moyens observés sur la plupart des essences n'évoluent pas dans le temps. Excepté pour les chênes, la défoliation moyenne ne dépasse pas 25% du houppier (Figure 4). Cette valeur est donnée pour des arbres dits « modérément endommagés ». Au-delà de ce seuil, un premier état d'alerte est donné. Les pics de défoliation enregistrés ont souvent été la conséquence d'épisodes climatiques extrêmes tels que de fortes sécheresses ou des tempêtes. Les arbres affaiblis sont alors plus sensibles aux attaques d'insectes.

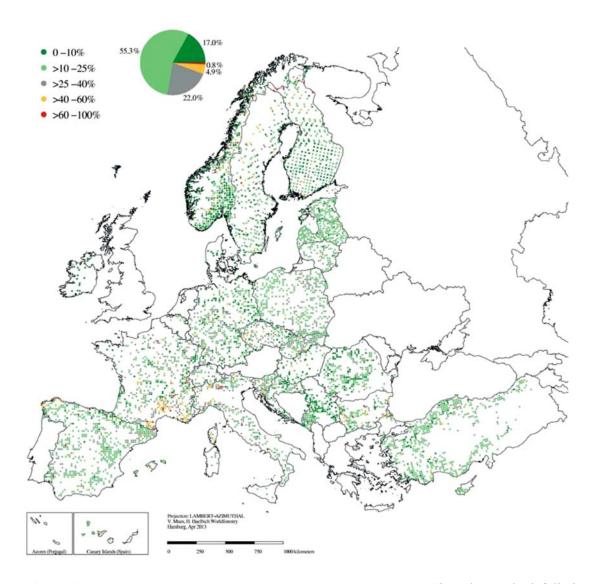


Figure 3 : Défoliation moyenne des arbres sur le territoire européen. Cinq classes de défoliation représentent l'évaluation de la condition du houppier réalisée sur toutes les essences du suivi sur maillage systématique de l'ICP Forests en 2012 (d'après le rapport exécutif de 2013 de l'ICP Forests, Seidling et al. 2013)

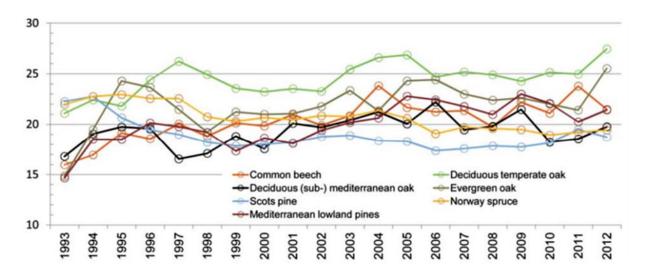


Figure 4 : Evolution de la défoliation des essences les plus communes en Europe enregistrée sur 20 ans. Le pourcentage moyen de sept guildes d'arbres est représenté (d'après le rapport exécutif de 2013 de l'ICP Forests, Seidling et al. 2013)

Organismes et programmes publics pour la santé des forêts d'Europe

Afin de mieux gérer les problèmes inhérents à la santé des arbres, les autorités publiques ont crée différents organismes. En France, c'est le Département de la Santé des Forêts (DSF, http://agriculture.gouv.fr/departement-de-la-sante-des-forets), dépendant du ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt, qui a fait son apparition en 1989. La stratégie du DSF est définie selon trois axes : surveiller l'ensemble du territoire, réaliser des suivis spécifiques et mettre en place une veille sanitaire. Au niveau européen, un programme de surveillance a été lancé en 1985, dans le cadre de la Convention sur la Pollution Atmosphérique Transfrontalière de l'UNECE (United Nations Economic Commission for Europe). Ce projet, nommé l'ICP Forests (International Cooperative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests, http://icp-forests.net), regroupe actuellement 42 pays. Chacun d'eux a à sa charge la surveillance sanitaire de parcelles forestières échantillonnées selon deux niveaux. Le premier est un suivi situé sur un maillage systématique de 16x16 km sur toute l'Europe (environ 6000 parcelles). Le second comprend un nombre réduit de parcelles (près de 500) pour un suivi plus intensif des différents écosystèmes forestiers. En France, c'est l'ONF qui est chargé de ce suivi intensif, dans le cadre de RENECOFOR.

2. Grande diversité des insectes défoliateurs

a. Définition et méthodes d'échantillonnage en milieu forestier

Les insectes se nourrissant sur les végétaux ont un régime phytophage. Ce terme regroupe plusieurs types alimentaires, selon la partie de la plante consommée. Pour donner quelques exemples, citons les granivores qui se nourrissent de graines, les xylophages qui consomment les tissus ligneux ou les rhizophages qui utilisent les racines. Dans ce travail de thèse, le terme « insectes défoliateurs » est employé pour considérer les insectes se nourrissant du tissu foliaire, soit des feuilles des arbres. Ce groupe rassemble plusieurs guildes ayant des modes de prise alimentaire et de développement différents (**Figure 5**).

En milieu forestier, les insectes défoliateurs sont échantillonnés de diverses façons sur le terrain (Nageleisen & Bouget 2009). Lorsque les arbres sont jeunes, les feuilles sont récoltées facilement et les dégâts foliaires (surface endommagée, présence/absence de telle guilde) y sont directement estimés (ex : Castagneyrol et al. 2013, Giffard et al. 2013). Cette évaluation est parfois complétée par des abondances d'insectes récoltés sur les semis ou branches échantillonnés (ex : Vehvilaïnen et al. 2006, Sobek et al. 2009a, Giffard et al. 2013). En milieu mature, seule l'abondance des défoliateurs est évaluée en installant des pièges à insectes sur les parcelles forestières étudiées (ex : Jactel et al. 2006, Sobek et al. 2009b). Aucune étude jusqu'à présent n'a réalisé d'évaluation directe des dégâts sur les arbres matures. L'estimation globale des dégâts réalisée sur le houppier des arbres semble être une meilleure approche pour étudier la défoliation sur arbres matures. En effet, les abondances d'insectes récoltés *in situ* n'ont pas toujours été corrélées au niveau de dégâts provoqués sur les plantes (Barbosa et al. 2009) et une observation sur un échantillon de feuilles ne permet pas d'intégrer l'ensemble des dégâts et reste coûteux en temps.

b. Utilisations de la plante hôte par les insectes défoliateurs

Les insectes passent par plusieurs stades au cours de leur développement, de durées très variables selon les espèces et les conditions environnementales. Dans un premier temps, les femelles doivent trouver un site de ponte adapté aux besoins de leur descendance. Les larves (ou juvéniles) fraichement écloses profitent des plantes présentes dans l'habitat pour se nourrir. Une fois adultes et selon les espèces d'insectes, soit les individus continuent de s'alimenter sur les tissus foliaires de végétaux, soit ils profitent d'autres ressources mais ne sont plus défoliateurs, soit ils ne s'alimentent plus du tout. Chez les Lépidoptères, la chenille se nourrit du tissu foliaire endommageant la plante consommée, tandis que les adultes utilisent le nectar ou le pollen des fleurs. Certaines espèces appartiennent à une guilde défoliatrice durant leur vie sous forme de larve et changent de guilde au stade adulte. Par exemple, l'orcheste du peuplier, *Isochnus populicola*, a une larve mineuse et un adulte brouteur (Aslan et al. 1999).

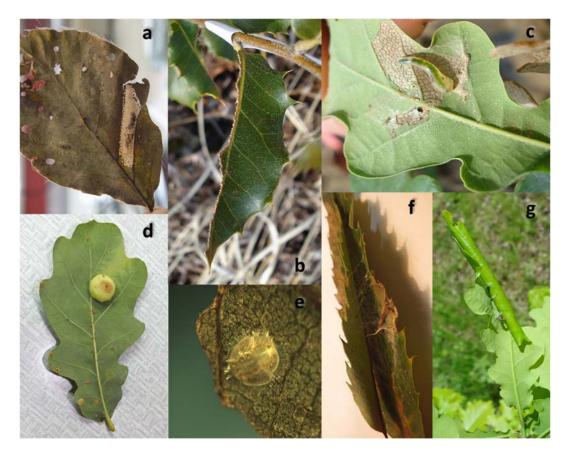


Figure 5 : Illustration de différentes guildes d'insectes défoliateurs. a : trace de larve de mineuse sur *Fagus sylvatica*, b : dégât de chenille brouteuse sur *Quercus ilex*, c : parenchyme consommé par larve de squeletteuse sur *Quercus. robur*, d : multiples galles sur *Q. robur*, e : nymphe piqueur-suçeuse sur *Quercus sp.*, f : feuilles de *Castanea sativa* rassemblées par larve de lieuse, g : déformation par larve d'enrouleuse sur *Q. robur*.

La plante hôte est définie comme l'individu d'une espèce végétale utilisé par les insectes pour la reproduction des femelles ou pour l'alimentation des larves et adultes de certaines espèces (Rochat et al. 2013). Les insectes monophages ou oligophages seront inféodés à des plantes d'une espèce particulière ou de quelques genres appartenant à la même famille, tandis que les polyphages touchent un large spectre d'hôtes de familles et traits fonctionnels très différents. Par exemple, le bombyx disparate (*Lymantria dispar*) se nourrit sur conifères, chênes et autres espèces de feuillus (Brown et al. 1988). Les multiples espèces d'insectes défoliateurs ont des biologies très diverses, ce qui peut jouer fortement sur les interactions entre la plante hôte et un défoliateur donné.

Les besoins, les comportements et les fonctions étant aussi différents entre les adultes et les stades larvaires au sein d'une même espèce, la relation plante- défoliateur ne sera pas la même pour un individu selon les étapes de son cycle de développement. De plus, selon les capacités de dispersion des individus (larve sédentaire, adulte plus ou moins dispersant) (Barber & Marquis 2011), plusieurs plantes dans l'habitat seront touchées par le même individu, voire la même population et à des échelles spatiales différentes (Tscharntke & Brandl 2004). Par exemple, dans l'écosystème forestier, une même population d'insectes peut utiliser le même arbre d'une année sur l'autre, se répartir sur les autres individus de la forêt ou même coloniser

d'autres massifs forestiers, différents de celui d'origine. L'échelle d'interaction plantedéfoliateur apparait ainsi localement, jusqu'à l'échelle du paysage (Kruess et al. 2004).

3. Scénarios à prévoir sur le devenir des populations d'insectes dans le contexte des changements globaux

a. Evolution des facteurs abiotiques et impacts sur les populations d'insectes

L'impact des changements globaux se fait de plus en plus ressentir sur les écosystèmes. De nombreuses études ont montré que le réchauffement climatique a un impact sur les dynamiques des populations d'insectes (Bale et al. 2002, Karuppaiah & Sujayanad 2012). Etant donné que ces organismes sont ectotermes, les variations de température dans leur environnement ont un effet direct sur leur physiologie et peuvent améliorer leur reproduction, leur taux de développement, leurs capacités de dispersion et la survie des individus (Stange & Ayres 2010). Les régions connaissant des périodes hivernales sont d'autant plus touchées par ce phénomène puisque des températures plus clémentes que la normale vont affecter les populations locales (Volney & Fleming 2000). De plus, avec des climats plus cléments, les insectes modifient leurs aires de répartition en remontant plus facilement vers le Nord (Musolin 2007, Netherer & Schopf 2010).

D'autres facteurs abiotiques sont favorisés par les changements globaux. Les activités humaines provoquent un accroissement significatif du taux de CO₂ dans l'atmosphère (Canadell et al. 2007). Les quantités de CO₂ disponibles pour les végétaux modifient leurs qualités nutritionnelles, impactant indirectement la consommation du feuillage par les insectes (Karuppaiah & Sujayanad 2012). Les incidents climatiques tels que les épisodes de sécheresse ou tempêtes affaiblissent fortement les massifs forestiers qui deviennent davantage sujets aux attaques massives d'insectes (Shoreder & Lindelöw 2002). C'est ainsi que les forêts de pins des Landes de Gascogne ont connu de fortes pullulations de scolytes après la tempête de 1999.

Certaines espèces d'insectes sont favorisées par les changements globaux, ou à l'inverse, ces phénomènes résultent en leur extinction. Notamment, les consommateurs secondaires devraient être plus sensibles aux perturbations que les consommateurs primaires puisqu'ils en dépendent directement. Par exemple, un bouleversement dans la phénologie d'un producteur ou consommateur primaire crée un décalage temporel dans les interactions avec les niveaux trophiques supérieurs (Thackeray et al. 2010), réduisant la quantité de proies disponibles pour les prédateurs au moment de leur émergence. Ainsi, les communautés de prédateurs et parasitoïdes sont affaiblies et cette réduction peut fortement affecter le potentiel de contrôle biologique des insectes défoliateurs via leurs ennemis naturels.

b. Risques croissants vis-à-vis des espèces invasives

L'augmentation des échanges commerciaux et l'évolution actuelle du climat facilitent l'arrivée et le maintien d'espèces non-natives dans de nouveaux milieux (Cannon 1998, Brockerhoff et al. 2006, Ward & Masters 2007). En l'absence de prédateurs, l'expansion d'une espèce exotique dans son nouvel environnement est largement facilitée (« enemy release hypothesis » dans la littérature anglophone, Maron & Vilà 2001, Keane & Crawley 2002, Mitchell & Power 2003,

Colautti et al. 2004, DeWalt et al. 2004). En effet, une fois introduite dans un milieu, l'espèce améliore son succès invasif en échappant au contrôle biologique qui a normalement lieu via les ennemis naturels qui lui sont inféodés.

L'arrivée d'espèces exotiques dans un écosystème génère un stress pour celui-ci qui affaiblit sa stabilité (McCann 2000). Plusieurs facteurs déterminent le succès invasif d'une espèce (Williamson & Fitter 1996, Davis et al. 2000, DeWalt et al. 2004). Les différents processus de résistance aux espèces invasives seraient d'autant plus efficaces dans les communautés végétales diversifiées (Kennedy et al. 2002, Tilman 2004, Davies et al. 2005, Richardson et al. 2007, Cardinale et al. 2012). Cependant, ces propriétés ont rarement été étudiées dans le contexte d'invasibilité d'un habitat par un insecte phytophage exotique (Wilsey & Polley 2002, Rigot et al. 2014).

c. La forêt, écosystème préparé à ces changements ?

Globalement, la santé des forêts européennes n'est actuellement pas engagée. Toutefois, des pics de défoliation observables ponctuellement dans le temps et dans l'espace (**Figure 3** et **Figure 4**) restent préoccupants. Même en cas d'attaques plus modérées, le cumul de leur effet sur la croissance des arbres peut aboutir à une importante diminution de la production forestière (Marquis & Whelan 1994, Koricheva et al. 2006). Les moyens de lutte sont rapidement mis en place dans les systèmes de production agricole via l'utilisation d'insecticides pour lutter contre les défoliateurs, tandis que c'est plus rarement le cas en forêt (utilisation de bactéries entomopathogènes, *Bacillus thuringiensis*, en cas de pullulations) (Chaufaux 1995). L'écosystème forestier est différent d'une culture de plein champ puisqu'il est constitué en majorité par des organismes pérennes à croissance lente. De par cette caractéristique, les arbres ont des difficultés à s'adapter rapidement aux changements environnementaux ce qui confère aux forêts une forte sensibilité à l'évolution du climat et aux facteurs perturbateurs (Lindner et al. 2010).

Maintenir une richesse spécifique d'essences dans les forêts suffisamment élevée leur permettrait de faire face plus facilement aux attaques répétées d'insectes défoliateurs qui pourraient être d'autant plus importantes avec les changements globaux. En effet, la diversité des plantes stabilise les écosystèmes, améliorant leur résistance aux invasions ainsi que leur résilience aux perturbations et réduisant la variabilité temporelle et spatiale des processus écosystémiques (Chapin et al. 2000, Loreau et al. 2001, Hooper et al. 2005, Srivastava & Vellend 2005, Cardinale et al. 2007, Loreau 2010). Sans en faire une revue complète, le paragraphe suivant présente les principaux mécanismes de résistance des communautés végétales aux insectes phytopages. Bien que plus rarement observés, les effets inverses ont également été montrés dans des études similaires.

III. Mécanismes de résistance ou de susceptibilité par association, enjeux dans la dynamique de population des insectes défoliateurs

Au début des années 1920, dans les plantations de jeunes pins blancs (*Pinus strobus*) d'Amérique du Nord, de fortes attaques d'un charançon, *Pissodes strobi* ont entrainé des pertes de production importantes. Cependant, les dégâts se sont avérés moins importants sur les parcelles de pins blancs mélangés à des feuillus ou à des conifères plus résistants, que sur des parcelles pures. Le mélange d'essences fut alors recommandé pour réduire les populations de l'insecte mais n'a jamais fait l'objet d'un programme de gestion à part entière (Belyea 1923, vu dans Koricheva et al. 2006). A l'époque, le manque de connaissances sur les effets de la diversité des plantes sur la régulation des insectes nuisibles laissait les autorités frileuses sur les mesures de gestion à adopter (Miller & Rusnock 1993). En 1972, les travaux de Tahvanainen et Root sur cultures de choux vont figurer parmi les premiers à mettre en avant le phénomène de « résistance par association ». Les auteurs comparent le nombre d'altises (*Phyllotreta cruciferae*) récoltées sur des choux plantés seuls ou mélangés à des plants de tomate et tabac. Leurs résultats montrent que le nombre d'individus et la quantité de dégâts provoqués par ces défoliateurs sont plus importants sur les choux placés seuls que sur les plants au sein du mélange.

Depuis ces travaux pionniers, d'autres études sur les effets de la diversité des plantes sur les populations d'insectes défoliateurs ont confirmé ou infirmé ces résultats, conduisant à identifier les mécanismes écologiques qui influencent la tendance à des phénomènes de « résistance par association » (RA) ou de « susceptibilité par association » (SA) (Figure 6) (Barbosa et al. 2009). Selon que l'influence d'une plante sur une autre diminue ou augmente sa probabilité de détection et/ou sa vulnérabilité à un insecte défoliateur, on observe ces phénomènes de résistance ou de susceptibilité. L'idée des deux paragraphes suivants n'est toutefois pas de refaire une synthèse bibliographique de ces mécanismes. Différents travaux de thèse portant sur ces problématiques en font déjà une revue très complète (Giffard 2011, Castagneyrol 2012, Morath 2013). Nous présentons simplement les principaux processus décrits dans la littérature en soulignant quelques orientations de recherche actuelles sur le sujet.

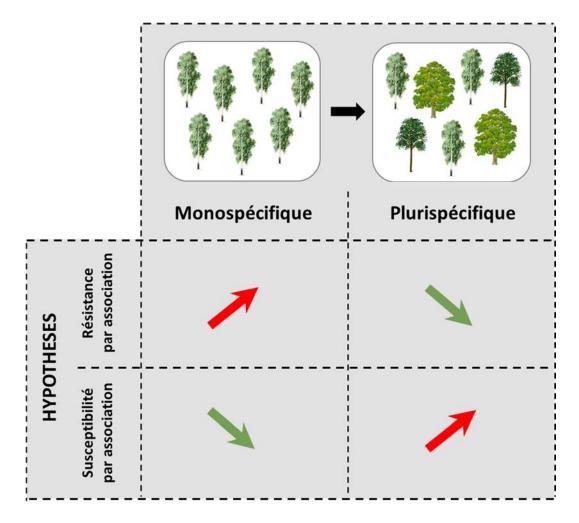


Figure 6 : Hypothèses de résistance et de susceptibilité par association. Un phénomène de résistance par association (*RA*) est observé lorsque les taux de défoliation enregistrés sur un hôte donné sont moindres lorsque celui-ci est présent en milieu plurispécifique comparé au monospécifique. La susceptibilité par association (*SA*) reflète un effet inverse de la diversité de la communauté végétale. Les flèches rouge réprésentent des taux élevés de défoliation, les flèches vertes, des taux faibles.

1. Mécanismes de résistance par association

La concentration de la ressource fait référence à l'agrégation d'individus de la même espèce végétale dans un habitat donné (par exemple une culture pure) (Andow 1991). Celle-ci facilite la localisation d'une plante hôte par l'insecte défoliateur associé (Root 1973). A l'inverse, lorsqu'une plante hôte est mélangée à d'autres plantes non-hôtes, la probabilité que celle-ci soit trouvée, et donc consommée par l'insecte défoliateur, est réduite. On parle alors d'effet de « résistance par association » (Tahvanainen & Root 1972) (**Figure 6**).

Le terme de dilution de la ressource est employé pour décrire une densité plus faible des individus de l'espèce hôte en mélange avec une ou plusieurs autres espèces. Augmenter la richesse spécifique dans une communauté végétale diminue cette densité, il est alors difficile dans les dispositifs d'étude de décorréler ces deux facteurs qui influencent les taux de colonisation par les défoliateurs. Il est à noter que dans la littérature anglaise, certains auteurs ont utilisé les expressions « ressource dilution » ou « dilution effect » avec un point de vue

différent (Otway et al. 2005, Sholes 2008). Dans ce cas, ce n'est pas la ressource qui est diluée parmi les autres végétaux, mais les insectes qui sont répartis sur les plantes hôtes disponibles. Ainsi, pour un même nombre de défoliateurs colonisant un habitat potentiel, si la quantité de plantes hôtes est importante, les individus seront dilués sur la ressource, tandis qu'à l'inverse, si les plantes hôtes sont plus éparses au sein de la communauté végétale, la ressource concentre le nombre d'insectes par plante.

Différents mécanismes sont impliqués dans les effets de concentration ou de dilution de la ressource. Les végétaux synthétisent des composés secondaires volatiles, résultant de leur activité métabolique (Fraenkel 1959, Visser 1986), servant de médiateurs chimiques aux insectes phytophages (Wood 1982, Hossaert-McKey et al. 1994, Zhang et al. 1999). Cependant, les autres espèces de plante brouillent ce signal chimique en émettant des composés secondaires différents (Borden et al. 1997, Byers et al. 1998, Huber & Borden 2001). Outre les signaux olfactifs, les caractéristiques visuelles telles que la couleur, la forme, la taille ou la réflectance des objets (plante entière, feuille, fruit...) aident les insectes à détecter leur hôte ou la partie de la plante à infester (Prokopy & Owens 1983). Par exemple, *Hylobius warreni*, un charançon présent sur conifère, est davantage attiré par les silhouettes de la forme d'un tronc, d'un houppier ou d'un arbre en entier, alors que la couleur n'a pas d'importance pour cette espèce (Machial et al. 2012). Aluja et Prokopy (1993) ont fait l'hypothèse que dans leur comportement de recherche, les insectes utilisaient les signaux olfactifs pour sélectionner l'habitat dans un premier temps. Ensuite, les signaux visuels permettraient de détecter précisément l'hôte.

Ces mécanismes de régulation (dilution de la ressource, effet de barrière physique ou chimique) soulignent un effet direct des communautés végétales sur les insectes défoliateurs, appelé dans la littérature anglophone l'effet « bottom-up », c'est-à-dire l'impact que les producteurs primaires ont sur le niveau trophique supérieur (consommateurs primaires). L'effet « top-down » illustre la régulation de ces consommateurs primaires par les consommateurs secondaires, c'est à dire les prédateurs et parasitoïdes. Ce cortège d'ennemis naturels est luimême influencé par la diversité des plantes de l'habitat qu'il occupe. En effet, une plus grande biodiversité végétale offre davantage d'habitats différents et de ressources complémentaires (proies alternatives, ressources florales) favorables au maintien des ennemis naturels dans le milieu (Root 1973). La corrélation positive entre la richesse des plantes et la diversité de prédateurs ou de parasitoïdes a déjà été montrée (Scherber et al. 2010, Castagneyrol & Jactel 2012) et supporte cette hypothèse des ennemis naturels (Root 1973, Russell 1989). Toutefois, un contrôle biologique suffisamment efficace vis-à-vis des besoins humains reste encore à prouver (Schuldt et al. 2011, Zhang & Adams 2011). En effet, bien que les ennemis naturels sont plus abondants ou que leurs communautés sont plus riches en espèces, la diminution des dégâts d'insectes défoliateurs n'est pas forcément évidente ou n'arrive pas en dessous des seuils de nuisibilité.

La diversité des communautés végétales soutient un service de régulation des insectes défoliateurs via différents mécanismes. Barbosa et al. (2009) en avaient rédigé une revue relativement complète. Les études qui ont suivi y font régulièrement référence pour expliquer les réponses des insectes à la diversité végétale. L'augmentation du nombre d'espèces végétales influence les insectes défoliateurs, mais le type d'association d'espèces de plantes semblerait être encore plus pertinent pour favoriser leur contrôle biologique (Jactel & Brockerhoff 2007). Dans cette étude ciblée sur l'écosystème forestier, les auteurs ont montré que les insectes spécialistes sont d'autant mieux régulés que leur hôte est en proportion moindre dans le mélange ou est associé à des essences taxonomiquement éloignées (ex. feuillus et conifères).

Actuellement, de nouvelles approches sont de plus en plus utilisées pour aborder cette problématique. Grace aux progrès dans le développement de nouveaux outils de recherche, des mesures de diversité plus fines que la richesse spécifique sont testées. Les effets de la diversité génétique, phylogénétique ou fonctionnelle des plantes (Yguel et al. 2011, Castagneyrol et al. 2012, Morath 2013, Castagneyrol et al. 2014a) ont été étudiés plus récemment afin de rendre compte d'une mesure plus précise de la composition des communautés végétales.

2. Mécanismes de susceptibilité par association

Si plusieurs mécanismes de résistance par association ont été largement décrits dès les années 70 dans la littérature (Tahvanainen & Root 1972, Root 1973), des réponses opposées des insectes défoliateurs vis-à-vis de la diversité des plantes ont aussi été clairement mis en évidence (Atsatt & O'Dowd 1976, Karban 1997). Bien que cela ait été moins fréquemment observé, les communautés végétales diversifiées peuvent en effet enregistrer des taux de défoliation plus élevés que les cultures pures, suggérant un effet de « susceptibilité par association » (White & Whitham 2000) (Figure 6). L'un des facteurs qui semble prépondérant à ce phénomène de susceptibilité est le régime alimentaire des défoliateurs répondant positivement à la diversité. Les espèces polyphages dépendent de plusieurs ressources pour réaliser complètement leur cycle de développement. Par exemple, le criquet des pâtures, Chorthippus parallelus, est une espèce généraliste inféodée aux plantes prairiales. Le développement larvaire nécessite que les individus se nourrissent sur plusieurs espèces de plantes différentes afin d'obtenir les éléments nutritifs et quantités d'eau suffisants (Berner et al. 2005). Dans une expérimentation, bien que les Dactylis sp. soient le genre préféré du criquet parmi les huit autres proposés, la mortalité des larves fut supérieure à 70% si ces dernières n'avaient pas d'autres plantes à disposition (Unsicker et al. 2008). Deux hypothèses étayent l'avantage de diversifier son régime alimentaire. La première, présentée ci-dessus, soutient que ce comportement améliore la qualité nutritionnelle des repas et favoriserait ainsi la croissance, le développement et la reproduction des individus. La seconde hypothèse suppose que cela empêcherait un empoisonnement aux composés secondaires de défense métabolisés par certaines plantes en les diluant avec d'autres espèces moins toxiques (Bernays et al. 1994, Hägele & Rowell-Rahier 1999).

Ainsi, en faisant partie du spectre alimentaire d'un insecte défoliateur généraliste, une plante donnée peut enregistrer des taux de défoliation plus importants lorsqu'elle est en présence de la plante hôte préférée de l'insecte plutôt qu'en culture pure. Ce phénomène de contagion (« spill-over » dans la littérature anglophone, White & Whitham 2000) est observé lorsqu'un insecte a des exigences alimentaires (qualité nutritive, dilution des poisons) mais également pour d'autres raisons. Si la population de défoliateurs devient trop importante sur la plante préférée, la ressource diminuant ou par évitement de la compétition, les individus vont se déplacer sur un hôte secondaire. Le décalage dans la phénologie des hôtes (Futuyma & Wasserman 1980, Floate et al. 1993) ou la nécessité d'avoir un hôte donné comme site de ponte et un autre hôte pour se nourrir (McClure et al. 1982) peut aboutir à cet effet de contagion d'une espèce végétale à l'autre. En lutte biologique, le concept de « plante leurre » (Atsatt & O'Dowd 1976) est utilisé pour détourner les insectes d'une culture en l'associant à des plantes sans intérêt économique. Ces dernières étant plus attractives pour le ravageur ciblé, elles servent ainsi de plantes « pièges » pour éviter des attaques trop importantes sur la plante cultivée.

D'après l'hypothèse des ennemis naturels (Root 1973), les communautés végétales diversifiées auraient le potentiel d'accueillir davantage de prédateurs et de parasitoïdes (Scherber et al. 2010, Dinnage et al. 2012). Cependant, complexifier la chaine trophique pourrait aboutir à favoriser la prédation intra-guilde. Ainsi, une étude portée sur les effets en cascade des niveaux trophiques supérieurs sur les niveaux inférieurs met en avant l'effet indirect des consommateurs tertiaires sur les taux de défoliation (Letourneau & Dyer 1998). En présence de carabes prédateurs de fourmis (elles-mêmes prédatrices de défoliateurs), la surface foliaire fut réduite de moitié en comparaison au traitement sans carabes. Le contrôle biologique des fourmis sur les insectes défoliateurs s'est avéré bien moins efficace lorsque le réseau trophique est complexifié. Ainsi, augmenter la richesse végétale pourrait contribuer à des effets neutres de la diversité végétale, voire de susceptibilité par association en atténuant la régulation via les ennemis directs des défoliateurs.

3. Résistance ou susceptibilité par association dans la dynamique de colonisation des défoliateurs

A travers les deux paragraphes précédents, divers mécanismes de résistance ou de susceptibilité par association possibles dans les communautés végétales diversifiées ont été exposés. Ces derniers illustrent les différentes relations des insectes défoliateurs avec les autres organismes présents dans le réseau trophique. La diversité des plantes jouerait directement sur les capacités de colonisation des hôtes par les insectes, tandis qu'en influençant les ennemis naturels, elle limiterait l'expansion des populations de défoliateurs. Le succès de colonisation est dû aux capacités qu'ont les insectes à localiser leur hôte et à exploiter la ressource. Les facteurs limitant la localisation d'une plante sont souvent cités dans la littérature, faisant référence au phénomène de résistance par association (Andow 1991, Barbosa et al. 2009, Castagneyrol et al. 2013). Cependant, bien que d'autres facteurs influencent l'exploitation de la ressource par les insectes (qualité chimique et physique de l'hôte, compétition avec d'autres défoliateurs...) (Städler et al. 2002, Chapman 2002, Meiners et al. 2005), peu de mécanismes de résistance ou de susceptibilité par association sont proposés dans la littérature à ce moment de la dynamique de colonisation des insectes défoliateurs (Otway et al. 2005, Plath et al. 2012).

IV. Question centrale de la thèse : résistance ou susceptibilité dans les forêts européennes ?

Les différents mécanismes en jeu dans les relations plantes-défoliateurs sont plutôt bien compris. Cependant, leur existence conjointe dans les écosystèmes forestiers et leurs effets potentiellement opposés restent encore à déterminer. De plus, la grande diversité des espèces défoliatrices et de leurs ennemis naturels au sein du réseau trophique complexifie la compréhension des processus écologiques. L'un des enjeux actuels est d'évaluer *a priori* les risques encourus en milieu forestier afin d'élaborer des modalités de gestion forestière durables.

Plusieurs études citées ci-dessus ont montré les effets de la diversité des arbres sur les insectes défoliateurs. Mais de par la spécificité des protocoles d'étude, un patron global de réponse est difficile à mettre en évidence. Plusieurs méta-analyses ont alors été réalisées afin de définir la réponse générale des insectes défoliateurs à la diversité des arbres (Jactel et al. 2005, Jactel & Brockerhoff 2007, Vehvilaïnen et al. 2007, Castagneyrol et al. 2014a). Cependant, ces études prennent en compte à la fois les abondances d'une ou de quelques espèces de défoliateurs ou les dégâts par guilde évalués sur feuille. Aucun de ces travaux n'a considéré les dégâts globaux sur le houppier des arbres matures dans l'écosystème forestier. De plus, rares sont les dispositifs expérimentaux qui tiennent compte d'un gradient de diversité forestière (Schuldt et al. 2010). Or la compréhension du rôle de la biodiversité pour le fonctionnement des écosystèmes nécessite une vision plus holistique, notamment en évaluant son effet sur l'ensemble des insectes défoliateurs et en intégrant la réalité des forêts mélangées d'Europe (Koricheva et al. 2006).

En s'associant au projet FunDivEUROPE, nous avons bénéficié d'un dispositif exploratoire de grande ampleur, constitué de 209 parcelles forestières établies sur un gradient de diversité d'arbres. Différents types forestiers ont été étudiés (du méditerranéen jusqu'au boréal) afin de donner la tendance générale de réponse des insectes défoliateurs à la diversité forestière. Cette question centrale à ce travail de thèse est exposée dans le chapitre I. de la partie 3.

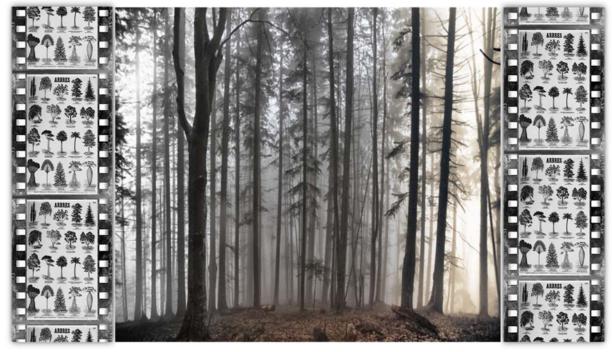
Si un patron général de défoliation peut être dessiné, il est important de le valider également sur l'ensemble de la forêt étudiée et dans d'autres configurations paysagères. En effet, les lisières forestières présentent des caractéristiques biotiques et abiotiques qui leur sont propres et parfois très différentes de l'intérieur de la zone boisée étudiée (Murcia 1995, Harper et al. 2005, Vodka & Cizek 2013, Batáry et al. 2014). En travaillant sur un échantillon de bois sélectionnés dans le Sud-Ouest de la France (vallées et coteaux de Gascogne), nous avons regardé si la position de l'hôte dans le bois influençait la réponse des insectes défoliateurs à la diversité du voisinage direct de l'arbre hôte. De plus, ce nouveau dispositif nous a permis d'intégrer une autre physionomie des forêts dans le paysage, à savoir les petits bois fragmentés, qui reste différente de celle des grands massifs forestiers utilisés pour le projet FunDivEUROPE. Les résultats de cette étude sont présentés dans le chapitre II. de la partie 3 de la thèse.

Enfin, lors de l'échantillonnage en Italie, l'infestation des châtaigniers par une espèce de cynips invasive (*Dryocosmus kuriphilus*) fut pour nous une excellente opportunité d'illustrer la problématique des changements globaux et le potentiel de régulation du mélange d'essence sur une espèce invasive défoliatrice. Ces résultats prometteurs pour d'éventuels programmes

de lutte biologique contre le cynips du châtaignier sont montrés dans le chapitre III. de la partie 3 de ce manuscrit.

A la suite de cette première partie introductive, nous présenterons dans la partie 2 les deux dispositifs d'étude européen et gascon mis en place pour répondre aux questions soulevées cidessus. Les protocoles d'évaluation de la défoliation sur houppier et sur feuille sont également détaillés. Les trois chapitres de la thèse (partie 3) sont ensuite suivis d'une discussion générale dans la partie 4, qui se décline en deux points centraux. Le premier présente les mécanismes de régulation au sein du réseau trophique et propose une hypothèse sur l'effet de la diversité végétale dans les relations de compétition locale au sein de la communauté de défoliateurs, très peu abordées dans ce contexte-là. Le second suggère de probables variations de réponses selon les échelles spatiales considérées.

Partie 2 : Méthodologie



pădure română © Ian Seiferling

I. Projet FunDivEUROPE

Dans la problématique actuelle de perte de la biodiversité, le projet FunDivEUROPE (http://www.fundiveurope.eu/) a été créé dans l'objectif d'évaluer les effets de la diversité forestière sur les fonctions et services écosystémiques dans les principaux types de forêts européennes. Pour répondre à cet objectif, quatre plateformes ont été mises en place.

Plateforme expérimentale

Elle rassemble un réseau de 18 expérimentations impliquant la diversité des arbres (TreeDivNet : http://www.treedivnet.ugent.be/). Ce réseau englobe les principaux biomes, de la forêt boréale jusqu'au milieu tropical. En Europe, huit de ces expérimentations sont présentes, avec notamment le dispositif ORPHEE dans la région Aquitaine (France).

Plateforme inventaire

Elle répertorie des mesures réalisées en forêt (croissance, mortalité, régénération, gestion, structure, sol, climat) par les organismes gestionnaires nationaux et par le réseau FutMon (http://www.futmon.org/).

Plateforme exploratoire

Elle comprend plus de 200 parcelles forestières qui ont été sélectionnées selon un gradient de diversité établi dans six pays exploratoires et différentes régions bioclimatiques (voir **Fig. 1** dans Baeten et al. 2013, chapitre II.3 de la partie 2).

Plateforme transfert de connaissance

Elle permet de communiquer les résultats des recherches auprès des différentes équipes du projet, des décisionnaires politiques ou même du grand public.

Ainsi, grâce à l'ensemble de ces plateformes, le projet FunDivEUROPE respecte trois critères fondamentaux : (i) l'orthogonalité qui fait référence à la capacité des différents plans expérimentaux à tenir compte seulement des effets de la diversité en minimisant les autres facteurs environnementaux corrélés à celle-ci ; (ii) l'exhaustivité qui renvoie au spectre des fonctions et services d'un écosystème mesurés dans une étude ; (iii) la représentativité du design qui est mise en avant par la prise en compte de différents types de forêts, de sols et de structure d'âge existants pour transférer facilement les résultats obtenus à d'autres conditions réelles. La véritable nouveauté du projet FunDivEUROPE, qui en fait son point fort, est la plateforme exploratoire. L'idée est de disposer d'un important échantillon de parcelles dont les critères de sélection ont été standardisés et sur lesquels chaque groupe de recherche impliqué au projet peut intervenir. Sept modules de travail ont été créés pour atteindre les objectifs de ce projet :

- I- Conception et mise en place de la plateforme scientifique
- II- Caractérisation de la biodiversité forestière
- III- Services de soutien et d'approvisionnement
- IV- Services de régulation
- V- Intégration et synthèse scientifique
- VI- Diffusion, transmission des connaissances et interaction avec les acteurs
- VII- Coordination et gestion du projet

Ce travail de thèse s'insère dans le module IV concernant les services de régulation des insectes défoliateurs et mobilise la plateforme exploratoire. Après avoir présenté brièvement le dispositif et les étapes de description et de sélection des parcelles, les détails des objectifs et de la mise en place de cette plateforme exploratoire sont décrits dans l'article de Baeten et al. (2013) (chapitre II.3 de la partie 2).

II. Sites exploratoires européens et gradient de diversité forestière

1. Conception d'un dispositif d'étude de la diversité des arbres en peuplement

Le projet FunDivEUROPE a créé une plateforme exploratoire afin d'obtenir un réseau de parcelles forestières en forêts matures pour étudier les effets de la diversité des arbres sur les fonctions et services de cet écosystème. Six sites exploratoires sont impliqués et répartis selon un gradient climatique, de la forêt boréale à méditerranéenne. Au sein de chaque région, les parcelles diffèrent dans leur niveau de richesse spécifique. La variabilité des facteurs environnementaux qui pouvent être confondants et influencer les fonctions et services, est minimisée pour prendre en compte principalement l'effet de la diversité des arbres (Loreau et al. 2001). La conception du dispositif exploratoire vise à distinguer les effets dus à la diversité des espèces et ceux liés à l'identité des espèces à l'échelle des placettes d'échantillons dans des situations réelles.

Pour étudier l'importance des effets de la diversité des arbres sur les fonctions de l'écosystème forestier il est nécessaire d'éviter la confusion entre les effets de la richesse spécifique en soi et ceux d'une essence qui serait dominante dans l'échantillon de parcelles. Il faut également écarter de l'échantillon la possible influence d'une combinaison particulière de deux espèces montrant une forte complémentarité dans certaines fonctions écologiques. Le dispositif doit alors remplir trois critères pour être adapté aux hypothèses de travail. Premièrement, toutes les espèces doivent être représentées en culture pure. Deuxièmement, chaque essence est présente à tous les niveaux de richesse spécifique. Troisièmement, une espèce allumette ne peut apparaître dans tous les mélanges réalisés afin d'éviter une complète dilution de celle-ci. En effet, si une essence se retrouve sur chaque parcelle du dispositif (à l'exception des cultures pures des autres essences), il est très difficile de distinguer les effets principalement dus au gradient de diversité forestière de ceux résultant des propriétés particulières de cette même et seule essence diluée sur l'ensemble du dispositif. Au final, il s'agit de s'imposer ces critères tout en maintenant les facteurs environnementaux confondants constants. Dans chaque site exploratoire, les unités d'échantillonnage sont constituées à partir des essences locales et des mélanges naturels présents.

Un gradient de cinq essences au maximum est déterminé, sur la base du modèle additif d'interactions spécifiques entre espèces développé par Kirwan et al. (2009). Cependant, certains sites n'atteignent pas les cinq espèces dominantes car, soit ils étaient naturellement restreints en diversité (Finlande), soit les conditions environnementales étaient trop différentes entre parcelles lorsque l'on voulait augmenter la diversité (Espagne ou Roumanie). Le modèle général de diversité choisi est donc un modèle emboîté (voir dans Baeten et al. 2013, **Appendix 1**,

chapitre II.3 de la partie 2). C'est-à-dire que le modèle présentant le plus petit niveau de diversité est un sous-ensemble des modèles de niveaux supérieurs. Ainsi, il est facile de travailler avec le plus faible niveau de diversité simplement en retirant certaines parcelles des régions aux niveaux de diversité plus élevés.

Afin d'obtenir un nombre total de parcelles comparables entre les six sites européens et d'avoir assez de répétitions pour le plus petit niveau de diversité, le nombre d'alternatives pour chaque type de mélange et site exploratoire variait :

- site à trois espèces dominantes : chaque type de composition est répété 4 fois (N optimal = 4x7 = 28). Exemple pour les espèces A, B et C : 3 cultures pures A, B et C + 3 mélanges de deux essences AB, AC et BC + 1 mélange de trois essences ABC.
- site à quatre espèces dominantes : chaque type de composition est répété 3 fois (N optimal = 3x15 = 45).
- site à cinq espèces dominantes : les cultures pures, les mélanges de 4 et 5 espèces sont répétés 2 fois et les mélanges de 2 et 3 espèces ne sont pas répétés (N optimal = 2x5 + 1x10 + 1x10 + 2x5 + 2x1 = 42).

Etant donné que dans les régions à cinq espèces dominantes les mélanges à deux ou trois essences n'étaient pas répliqués, il n'était pas possible de tester les différences entre des combinaisons particulières d'espèces. De plus, les facteurs environnementaux n'étaient pas toujours identiques entre deux parcelles ayant le même niveau de richesse spécifique constitué des mêmes essences. Ces limites réduisaient de fait les possibilités de tester certains effets puisqu'il n'y avait pas de répétitions dans les combinaisons.

Il est rapidement apparu que le nombre de parcelles choisies devait être un compromis entre les contraintes logistiques et les besoins statistiques. Au total, sur les 247 parcelles que pouvait contenir théoriquement le dispositif, 209 ont été retenues et réparties sur les six sites exploratoires (**Tableau 1**). Les parcelles unitaires couvraient 900m² de surface en projection horizontale (30x30 m, divisés par carrés de 10x10 m). Cette taille avait été choisie pour réduire au maximum l'hétérogénéité environnementale de la parcelle et pour qu'elles comportent suffisamment d'arbres pour atteindre le niveau de diversité requis. Il a fallu également trouver un compromis de surface pour les mesures des différents services et fonctions étudiés dans l'ensemble du projet. Les parcelles ont été choisies de sorte qu'il existe une zone tampon de 10m de largeur tout autour de la parcelle avec une composition et une structure similaire à celles du cœur de la parcelle (**Figure 7**).

Tableau 1 : Nombre de parcelles par type de mélange pour chaque site exploratoire et nombre total d'arbres à échantillonner par site.

Région	Total	Culture pure	mélange 2 sp.	mélange 3 sp.	mélange 4 sp.	mélange 5 sp.	Total arbres
Finlande	28	12	12	4	-	-	180
Pologne	43	10	10	11	10	2	369
Allemagne	38	7	9	15	7	-	315
Roumanie	28	8	10	7	3	-	207
Italie	36	10	9	9	7	1	294
Espagne	36	12	15	6	3	-	252

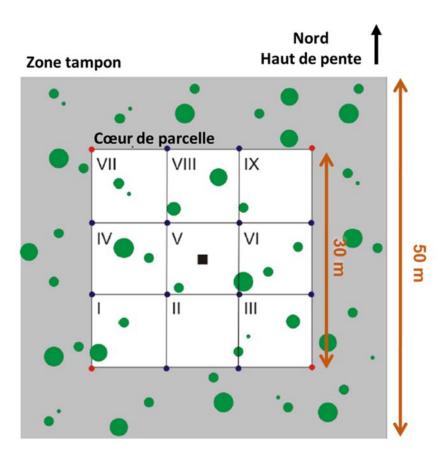


Figure 7 : Schéma d'une parcelle exploratoire (30x30m) découpée en 9 carrés de 10x10m numérotés de I à IX. Le centre de la parcelle est matérialisé par un carré noir. Les arbres sont représentés par des ronds verts, la zone grisée correspond à la zone tampon de 10m.

2. Processus de sélection et description des parcelles d'étude

Une première phase de description d'un sur-échantillon de parcelles potentielles a été réalisée la première année du projet (mars à mai 2011), avant que ce travail de thèse ne démarre. Cette phase se décline en cinq étapes pour établir l'échantillon final de parcelles. Ce travail a été réalisé par les responsables du premier module de travail. En résumé, leur démarche comportait les étapes suivantes :

Choix des espèces cibles

Cinq essences maximum par site exploratoire ont été choisies. Elles devaient avoir une importance régionale, en termes de fréquence d'apparition en forêt ou dans leur utilisation en foresterie. Les espèces retenues étaient préférentiellement dissemblables dans leurs caractéristiques écologiques.

Localisation du lieu d'étude

La zone où ont été décrites les parcelles devait avoir des conditions globalement homogènes (type de sol, mode de gestion). Le choix de la zone se réalisait soit à partir de données existantes d'inventaires forestiers, soit en utilisant le matériel cartographique à disposition (des cartes topographiques, des photos aériennes, des cartes des sols).

Description générale des parcelles potentielles

Un sur-échantillon de parcelles potentielles (~100 par site) a été recherché et l'habitat de chacune d'entre elles a été décrit de manière globale (caractéristiques du site, conditions du sol et propriété des peuplements forestiers, voir **Appendix 2** dans Baeten et al. 2013, chapitre II.3 de la partie 2). Les parcelles devaient répondre à des critères de proportion d'essences, de structure ou d'âge qui ont été imposés pour adhérer au modèle final désiré (Baeten et al. 2013, chapitre II.3 de la partie 2). D'autres critères moins drastiques ont également été établis pour la zone tampon.

Analyse des variables descriptives

Une fois les parcelles potentielles décrites, une analyse multivariée a été effectuée. Cette analyse avait pour objectifs (1) de sélectionner les parcelles en adéquation optimale avec le modèle final désiré, (2) d'identifier les valeurs aberrantes sur la bases de la description des parcelles et (3) de mettre en avant les covariations possibles entre variables environnementales et gradient de diversité. L'indice de Gower adapté pour les variables ordinales (Podani 1999) puis une analyse de variance permutationnelle (PERMANOVA, Anderson 2001) ont été utilisés (Baeten et al. 2013, chapitre II.3 de la partie 2).

Sélection finale des parcelles par tirage aléatoire

Pour atteindre le nombre final de parcelles par site exploratoire, un tirage aléatoire des combinaisons de mélange identiques a été effectué sur l'échantillon réduit après analyse statistique.

Lorsque l'échantillon définitif a été obtenu, la seconde phase de sélection des parcelles fut abordée. Elle consistait en la matérialisation et la description précise de chacune de ces parcelles

(mai à octobre 2011). Chaque individu dont le diamètre était supérieur à 7.5cm était répertorié (essence et diamètre) et sa position dans la parcelle était notée (**Figure 8**). Pour les taillis, la position de la souche était enregistrée et le diamètre des brins mesuré, c'est-à-dire que différents brins reçoivaient les mêmes coordonnées sur la parcelle.

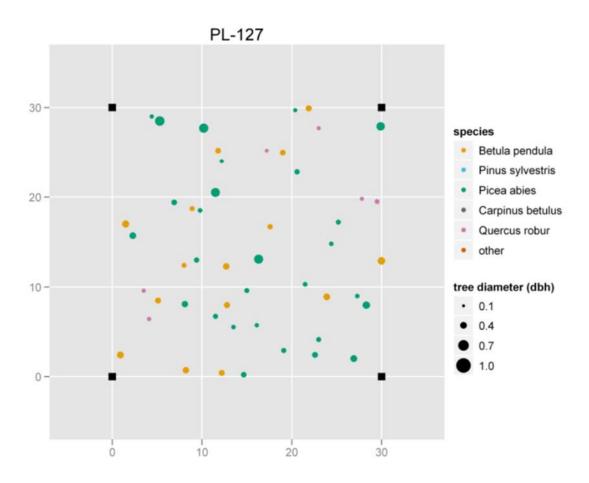


Figure 8 : Exemple de carte d'une parcelle, pour la parcelle n°127, en Pologne, avec un mélange de deux espèces (*Betula pendula* et *Picea abies*). Une couleur différente est donnée pour chaque espèce répertoriée. Le diamètre des points varie de manière proportionnelle au diamètre de chaque arbre (*DBH*).

3. Publication dans Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics

Le travail qui suit regroupe la plupart des chercheurs, post-doctorants et thésards impliqués dans le projet FunDivEUROPE. Il présente les méthodes utilisées pour réaliser la plateforme exploratoire et atteindre les objectifs en accord avec la problématique du projet.

Titre de l'article

Une nouvelle plateforme comparative de recherche créée pour déterminer l'importance fonctionnelle de la diversité forestière dans les forêts européennes

Résumé en français

L'un des progrès actuel de la recherche sur la biodiversité fonctionnelle est l'abandon de systèmes d'évaluation ponctuels pour laisser place à l'exploration des relations fonctionnelles entre la diversité et l'écosystème dans des milieux structurellement plus complexes. En forêt, les hypothèses concernant l'importance fonctionnelle de la diversité des essences d'arbres n'ont que récemment fait émerger une nouvelle génération de recherche sur les processus et les services de cet écosystème. Les nouveaux protocoles expérimentaux ont aujourd'hui remplacé les traditionnelles études en milieu forestier. Cependant, ces parcelles expérimentales relativement jeunes souffrent des difficultés particulières liées à la taille des arbres et leur longévité. Par conséquent, les expérimentations sur la diversité des essences d'arbres ont besoin d'être complétées par des observations comparables dans les forêts matures existantes. Dans ce papier, nous présentons le concept et la mise en place d'un nouveau réseau de parcelles forestières réalisé suivant un gradient de diversité forestière dans six principaux types de forêts européennes : la plateforme exploratoire FunDivEUROPE. Basée sur une revue des lacunes des approches d'études existantes et sur des hypothèses et questions de recherche non-résolues, nous discutons les critères fondamentaux qui ont amené au concept particulier de notre plateforme. La création d'un gradient de diversité forestière à travers le mélange de 5 espèces au maximum, un strict évitement d'un gradient de dilution, une attention spéciale à l'uniformité des communautés et une minimisation de la covariance avec d'autres facteurs environnementaux en sont les principales caractéristiques. Cette nouvelle plateforme européenne permet l'évaluation la plus exhaustive actuellement des effets de la diversité des arbres sur le fonctionnement des écosystèmes. En effet, celle-ci offre un jeu commun de parcelles d'étude à des groupes de chercheurs provenant de disciplines très différentes et utilise la même approche méthodologique dans des types forestiers contrastés répartis sur un gradient environnemental étendu.



Contents lists available at ScienceDirect

Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics



journal homepage: www.elsevier.com/locate/ppees

Forum

A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests



Lander Baeten^a, Kris Verheyen^a, Christian Wirth^{b,c}, Helge Bruelheide^{c,d}, Filippo Bussotti^e, Leena Finér^f, Bogdan Jaroszewicz^g, Federico Selvi^e, Fernando Valladares^h, Eric Allanⁱ, Evy Ampoorter^a, Harald Auge^j, Daniel Avăcăriei^k, Luc Barbaro¹, Ionu Bărnoaiea^k, Cristina C. Bastias^h, Jürgen Bauhus^m, Carsten Beinhoff^d, Raquel Benavides^h, Adam Benneter^m, Sigrid Bergerⁿ, Felix Berthold^d, Johanna Boberg^o, Damien Bonal^p, Wolfgang Brüggemann^q, Monique Carnol^r, Bastien Castagneyrol¹, Yohan Charbonnier¹, Ewa Chećko^g, David Coomes^s, Andrea Coppi^e, Eleftheria Dalmaris^t, Gabriel Dănilă^k, Seid M. Dawud^u, Wim de Vries^v, Hans De Wandeler^w, Marc Deconchat^x, Timo Domisch^f, Gabriel Duduman^k, Markus Fischerⁱ, Mariangela Fotelli^t, Arthur Gessler^y, Teresa E. Gimeno^z, André Granier^p, Charlotte Grossiord^p, Virginie Guyot^x, Lydia Hantsch^d, Stephan Hättenschwiler^{aa}, Andy Hector^{bb}. Martin Hermy^w, Vera Holland^q, Hervé Jactel¹, François-Xavier Joly^{aa}, Tommaso Jucker^s, Simon Kolb^{cc}, Julia Koricheva^{dd}, Manfred J. Lexer^{ee}, Mario Liebergesell^b, Harriet Milligan dd, Sandra Müller, Bart Muys, Diem Nguyen, Liviu Nichiforelk, Martina Pollastrini^e, Raphael Proulx^{ff}, Sonia Rabasa^h, Kalliopi Radoglou^{gg}, Sophia Ratcliffe^b, Karsten Raulund-Rasmussen^u, Ian Seiferling^{ff}, Jan Stenlid^o, Lars Vesterdal^u, Klaus von Wilpert^{cc}, Miguel A. Zavala^{hh}, Dawid Zielinski^g, Michael Scherer-Lorenzen n,*

- a Department of Forest & Water Management, Ghent University, Belgium
- b Department for Systematic Botany and Functional Biodiversity, University of Leipzig, Germany
- ^c German Centre for Integrative Biodiversity Research (iDiv), Halle-Jena-Leipzig, Leipzig, Germany
- ^d Institute of Biology/Geobotany and Botanical Garden, Martin Luther University Halle Wittenberg, Germany
- e Department of Agricultural, Food and Environmental Sciences, University of Firenze, Italy
- ^f Joensuu Unit, Finnish Forest Research Institute, Finland
- g Białowieża Geobotanical Station, Faculty of Biology, University of Warsaw, Poland
- ^h Museo de Ciencias Naturales, MNCN, CSIC, Spain
- ¹ Institute of Plant Sciences, Botanical Garden and Oeschger Centre, University of Bern, Switzerland
- ^j Department of Community Ecology, UFZ Helmholtz Centre for Environmental Research, Germany
- k Forestry Faculty, University of Suceava, Romania
- ¹ UMR BIOGECO, Community Ecology, INRA, France
- ^m Faculty of Forest and Environmental Sciences, Institute of Silviculture, University of Freiburg, Germany
- ⁿ Faculty of Biology, Geobotany, University of Freiburg, Germany
- o Department of Forest Mycology and Plant Pathology, Swedish University of Agricultural Sciences, Sweden
- P UMR EEF, INRA, France
- ⁹ Biodiversity & Climate Research Center and Goethe University, Frankfurt, Germany
- Laboratory of Plant and Microbial Ecology, Department of Biology, Ecology, Evolution, University of Liège, Belgium
- s Forest Ecology and Conservation Group, Department of Plant Sciences, University of Cambridge, UK
- ^t Forest Research Institute of Thessaloniki, Greek Agricultural Organization-Dimitra, Greece
- ^u Department of Geosciences and Natural Resource Management, University of Copenhagen, Denmark
- ^v Environmental Systems Analysis Group, Wageningen University, Netherlands
- w Division of Forest, Nature and Landscape, University of Leuven, Belgium
- * UMR DYNAFOR, INRA, France
- ^y Institute for Landscape Biogeochemistry, Leibniz-Zentrum für Agrarlandschaftsforschung (ZALF), Germany
- ^z Hawkesbury Institute for the Environment, University of Western Sydney, Australia

E-mail address: michael.scherer@biologie.uni-freiburg.de (M. Scherer-Lorenzen).

^{*} Corresponding author.

- aa Functional Ecology Department, CEFE/CNRS, France
- bb Department of Plant Sciences, University of Oxford, UK
- ^{cc} Department of Soil Science and Forest Nutrition, Forest Research Station Baden-Württemberg, Germany
- dd School of Biological Sciences, Royal Holloway, University of London, UK
- ee Department of Forest- and Soil Sciences, University of Natural Resources and Life Sciences, Austria
- ff Department of Chemistry-Biology, Université de Québec à Trois-Rivières, Canada
- 28 Department of Forest and Management of Environment and Natural Resources, Democritus University of Thrace, Greece
- hh Department of Ecology, University of Alcala, Spain

ARTICLE INFO

Article history:
Received 6 March 2013
Received in revised form 4 July 2013
Accepted 8 July 2013
Available online 6 August 2013

Keywords: FunDivEUROPE Biodiversity Ecosystem functioning Tree species diversity Multifunctionality Multidiversity

ABSTRACT

One of the current advances in functional biodiversity research is the move away from short-lived test systems towards the exploration of diversity-ecosystem functioning relationships in structurally more complex ecosystems. In forests, assumptions about the functional significance of tree species diversity have only recently produced a new generation of research on ecosystem processes and services. Novel experimental designs have now replaced traditional forestry trials, but these comparatively young experimental plots suffer from specific difficulties that are mainly related to the tree size and longevity. Tree species diversity experiments therefore need to be complemented with comparative observational studies in existing forests. Here we present the design and implementation of a new network of forest plots along tree species diversity gradients in six major European forest types: the FunDivEUROPE Exploratory Platform. Based on a review of the deficiencies of existing observational approaches and of unresolved research questions and hypotheses, we discuss the fundamental criteria that shaped the design of our platform. Key features include the extent of the species diversity gradient with mixtures up to five species, strict avoidance of a dilution gradient, special attention to community evenness and minimal covariation with other environmental factors. The new European research platform permits the most comprehensive assessment of tree species diversity effects on forest ecosystem functioning to date since it offers a common set of research plots to groups of researchers from very different disciplines and uses the same methodological approach in contrasting forest types along an extensive environmental gradient.

© 2013 Elsevier GmbH. All rights reserved.

Introduction

The past two decades of research on biodiversity and ecosystem functioning (BDEF) have shown that biodiversity is not only a passive consequence of the environmental conditions and interactions between species (Naeem, 2002; Loreau, 2010), but that differences in biodiversity can largely affect ecosystem functioning. Several hundreds of published effects have provided ample evidence that plant biodiversity can influence key ecosystem processes such as biomass production, nutrient cycling and pest regulation (Cardinale et al., 2012). While it is now generally accepted that plant diversity can affect function, the importance of BDEF relationships in complex natural ecosystems and their relevance to ecosystem management and conservation have been debated (Srivastava and Vellend, 2005; Duffy, 2009; Hillebrand and Matthiessen, 2009). Many of these concerns have arisen because early experiments and models on functional biodiversity lacked environmental and biological complexity and did not consider ecosystem multifunctionality, i.e., the maintenance of multiple functions (Hillebrand and Matthiessen, 2009). A new generation of studies therefore attempts to investigate BDEF relationships in real-world settings (Solan et al., 2009). Short-lived test systems such as microcosms, mesocosms and grasslands have dominated previous research (Balvanera et al., 2006), but much greater emphasis is now being placed on structurally more complex systems containing long-lived plants, including forests (Scherer-Lorenzen

Trees are text book examples of ecosystem engineers capable of modifying aspects of their environment, yet surprisingly little is known about the functional significance of tree species diversity in forests (Nadrowski et al., 2010). Experimental forestry trials comparing monocultures with two-species mixtures have existed for many decades (Pretzsch, 2005), but large-scale experiments with more species richness levels were only installed during the past decade (e.g., Scherer-Lorenzen et al., 2005b; www.treedivnet.ugent.be), meaning that these systems are still

far from maturity. While important diversity-functioning patterns have already been reported from these experiments (Vehviläinen and Koricheva, 2006; Potvin et al., 2011; Lei et al., 2012), the results might differ considerably from those found in mature forests, when trees are older and the species diversity affected the environment for several decades. Furthermore, experimental tree communities face several specific limitations including small plot size, simplified age distributions and simplified stand structure compared with mature forest (reviews: Scherer-Lorenzen et al., 2005b; Leuschner et al., 2009). Studying existing, mature forests in real landscapes would therefore complement the results from these experiments. To this end, two approaches seem to be promising, First, regional or national forest inventory databases are ready-to-use and have now also been explored to examine BDEF relationships in mature forest (Caspersen and Pacala, 2001; Vilà et al., 2005; Paquette and Messier, 2011; Gamfeldt et al., 2013). However, they suffer from the disadvantages that tree diversity is generally confounded with many environmental variables and that usually only a few functions are measured. The second approach, comparative observational plots set up along tree diversity gradients in mature forests while maximally controlling other environmental factors, would allow to better isolate potential diversity effects from confounding environmental conditions. This approach would complement the existing networks of experimental research sites and

A first case study in a central European beech forest compared forest patches on similar soils, in which past ownership and forest use had created a small-scale mosaic of tree species diversity (Leuschner et al., 2009). However, this study used a complete dilution design (Nadrowski et al., 2010; see Glossary) where the only monocultures were the ones of *Fagus sylvatica* and this tree species was present in all mixtures. This does not allow for separating effects of increasing species diversity from the confounding effects of decreasing dominance of *F. sylvatica*. At present few other local-scale comparative research platforms exist and most do not allow for disentangling the diversity signal from confounding factors such

as environmental gradients and species identity (see review by Nadrowski et al., 2010). A more extensive comparative approach, which goes considerably beyond typical observational studies, was recently adopted in the German Biodiversity Exploratories, which focus on the effects of land-use change on biodiversity and ecosystem processes in forest and grassland (Fischer et al., 2010). A similar comparative approach could be used to allow for comparisons of stands of different tree species diversity in mature forest, in analogy to the land-use comparisons in the German Biodiversity Exploratories.

A comparative approach with study sites varying in tree species diversity and replicated at the continental scale would address many of the deficiencies in forest functional biodiversity research outlined above. Here we present the design and implementation of the FunDivEUROPE Exploratory Platform, a network of forest plots along tree species diversity gradients in six major European forest types (FunDivEUROPE: Functional significance of forest biodiversity; www.fundiveurope.eu). With the additional asset of studying forest types of very different European regions, the platform will contribute to answering some of the most important unsolved questions in BDEF research: does tree species diversity affect ecosystem functioning and the provisioning of ecosystem services? Do the effects of differences in resource use and facilitation among species (i.e., complementarity effects) vary along broad environmental (climatic, soil) gradients? Using forest inventory data bases, Paquette and Messier (2011) showed that complementarity may be more important for tree productivity in boreal compared with temperate forests, while Zhang et al. (2012) found similar complementarity effects across biomes. Furthermore, there are virtually no data available on ecosystem processes other than productivity. In the FunDivEUROPE project we will therefore measure a large and comprehensive spectrum of different functions and related services in each plot of our platform. The Exploratory Platform provides further added value because it is combined with two complementary platforms that are studied in parallel (Fig. 1): (i) a network of European tree species diversity experiments (Experimental Platform) and (ii) a compilation of national and regional forest inventories (Inventory Platform). As the Exploratory Platform was set up as a hypothesis-driven network of plots, we begin this contribution with an overview of the specific research questions and hypotheses we are aiming to test. The rationale of the platform and the design are subsequently discussed.

Guiding research questions and hypotheses

The research platform was designed to test five general hypotheses that have been highlighted as unresolved in recent review and opinion papers (e.g., Hillebrand and Matthiessen, 2009; Nadrowski et al., 2010; Cardinale et al., 2012). The first four hypotheses have been explored extensively in other systems but need further attention in forest ecosystems, while the fifth is especially relevant to trees and forests:

- (1) Tree species mixtures outperform ecosystem functioning of monocultures, including the stocks and fluxes of energy and materials and their stability over time (Pacala and Kinzig, 2002). Mixtures have a higher probability of containing key species with a large impact on ecosystem functioning (i.e., identity and sampling/selection effect) and resource partitioning and positive interactions among heterospecific neighbouring trees further influence function (i.e., complementarity effect).
- (2) The relative importance of species identity effects and complementarity effects is not consistent for forests at

- different positions along extensive environmental gradients. For instance, the strength of BDEF relationships is expected to increase with environmental stress (Paquette and Messier, 2011; Jucker and Coomes, 2012).
- (3) Mixtures of tree species enhance associational resistance to pests and diseases via reduced host colonization and increased top down regulation by natural enemies. Likewise, their resistance and resilience towards abiotic environmental stressors and disturbances such as drought are increased compared with monocultures (the relative importance of the potential mechanisms are debated; Griffin et al., 2009).
- (4) The number of species needed to support a single ecosystem function is lower than the number of species needed to support multiple functions simultaneously. The significance of forest tree species diversity for ecosystem functioning increases when multiple functions are considered.
- (5) Mixtures create larger environmental heterogeneity at the scale of several individual trees compared with monospecific stands because trees are autogenic ecosystem engineers and individuals may modify their immediate environment (e.g., via root processes, litter input, light penetration and rain interception). Diversity effects are therefore not only expressed in terms of mean values, but also in terms of variability within forest stands.

A test of this set of hypotheses will provide the most comprehensive assessment of BDEF relationships in forests to date. Furthermore, interactions among coexisting species are at the heart of any diversity effect on ecosystem functioning. Testing the importance of species interactions therefore requires recognizing individuals, not only species, as a relevant level of observation. The size of trees makes them preferred study objects to explicitly explore the interactions between individuals. We are thus also interested in how tree performance and a tree's impact on its immediate environment are influenced by the diversity and structure of its neighbourhood.

Rationale: maximizing three fundamental design criteria

A research platform designed to answer the questions above should comprise a systematic network of research plots in existing forests that maximizes three fundamental criteria: comprehensiveness, representativeness and orthogonality (Nadrowski et al., 2010; see Glossary). First, comprehensiveness refers to the spectrum of ecosystem functions and services that can be quantified. Ecosystems inherently exhibit a multitude of functions, so increasing the relevance of BDEF studies requires a multifunctional perspective (Gamfeldt et al., 2008; Hillebrand and Matthiessen, 2009). Since functions are expressed at different spatial scales, the challenge is to establish plots with a layout matching the particular measurement requirements of a diverse set of functions, some of which need a certain number of trees while others need particular plot sizes. Low comprehensiveness is generally a limitation of existing observational (inventory) networks, which focus on a limited number of ecosystem processes such as productivity. The second criterion, representativeness, is achieved for plots established in characteristic forest types as we find them in landscapes, allowing a credible translation of results to the real world. Representativeness thus relates to the relevance of the results for managers and policy makers. This is an important design element and is the fundamental reason for complementing planned experiments with comparative studies in existing forest. Representativeness in our platform is maximized in three directions: (i) the forests are at least historically managed for forestry and are currently in the

 Table 1

 Description of the six exploratory regions and region-specific design of the new research platform, including the pool of species used to create a gradient in species diversity.

	North Karelia	Białowieża	Hainich	Râșca	Colline Metallifere	Alto Tajo
(a) Site description						
Country	Finland	Poland	Germany	Romania	Italy	Spain
Latitude/longitude (°)	62.6, 29.9	52.7, 23.9	51.1, 10.5	47.3, 26.0	43.2, 11.2	40.7, -1.9
Forest type ^a	Boreal	Hemiboreal,	Beech	Mountainous	Thermophilous	Mediterranean
orest type	Dorcai	nemoral	Decell	beech	deciduous	mixed
		coniferous, mixed		beccii	decidadas	mixed
		broadleaved-				
		coniferous				
Ownership	State, large private	State	State	State	State	State
5 Wileiship	forest companies	State	State	State	State	State
MAT, MAPb	2,1 °C, 700 mm	6.9°C, 627 mm	6.8 °C, 775 mm	6.8 °C, 800 mm	13°C, 850 mm	10.2 °C, 499 mm
Topography, altitude ^c	Flat, 80–200 m	Flat, 135–185 m	Mainly flat,	Medium-steep	Medium-steep	Flat-medium
opography, artitude	1 lat, 00 200 m	11ac, 155-165111	500–600 m	slopes,	slopes, 260–525 m	slopes,
			300 000 III	600–1000 m	310pc3, 200 323 III	960–1400 m
Study area size (km × km)	150 × 150	30 × 40	15 × 10	5 × 5	50 × 50	50 × 50
Responsible site manager	L. Finér	B. Jaroszewicz	H. Bruelheide	O. Bouriaud	F. Bussotti	F. Valladares
	L, THICI	D. Jul 052c Wicz	11, Didement	o. Douridad	1. Du330tti	1. vanadares
Stand developmental stage ^d						
(1) Mid/late stem exclusion	X	X		X	x	X
(2) Understory reinitiation	x	x	x	x		x
(3) Old growth			X			
Tree cohorts	Single	Multiple	Multiple	Single	Multiple	Multiple
(b) Platform design						
Species richness levels	3	5	4	4	5	4
Number of plots	28	43	38	28	36	36
Plots per richness level	11/14/3	6/11/13/11/2	6/14/14/4	8/10/8/2	9/10/9/7/1	11/18/4/3
	,			, , , , ,		
Species pool						
1) Coniferous						
Abies alba				×		
Picea abies	×	×	×	×		
Pinus nigra						×
Pinus sylvestris	×	×				×
2) Broadleaved						
Acer pseudoplatanus			×	×		
Betula pendula/pubescens	×	×				
Carpinus betulus		×				
Castanea sativa					×	
Fagus sylvatica			×	×		
Fraxinus excelsior			×			
Ostrya carpinifolia					×	
Quercus robur/petraea		×	×		×	
Quercus cerris					×	
Quercus faginea						×
Quercus ilex (evergreen)					×	×

^aCategories of the European Environment Agency (EEA, 2007).

A nested platform design

An appropriate design for the Exploratory Platform that allows determining how species identity and species interactions influence ecosystem functioning should control for the variation in species composition along the tree species diversity gradient. If every species in the pool is not present in about the same number of plots at every species richness level - with a complete dilution design being the most extreme example - there is the risk that the effect of the presence of a particular species cannot be separated from the effect of species diversity. Similarly, testing for tree species diversity effects has to be done against different community compositions, i.e., including different species combinations at every species richness level, to allow distinguishing the effects of particular species combinations from species diversity (Schmid et al., 2002). To create a sound design, the basic setup of experiments in terms of the compositional variation between the plots was mimicked in the Exploratory Platform. This means we aimed to include the monocultures of all the tree species, replicate

each species richness level with different mixtures and have every species represented at each richness level, preferably in similar frequencies (ORPHEE experiment: Castagneyrol et al., 2013; FORBIO experiment: Verheyen et al., 2013; BIOTREE experiment: Scherer-Lorenzen et al., 2007). Such a design avoids complete dilution, but comprises a series of dilution gradients that can be used, among others, to look at pathogen or herbivore effects on focal species. For the majority of species combinations we included two or more "realizations" (not strict replicates, because species abundances may differ), which will allow comparing the importance of species diversity with that of species composition for this subset of plots (e.g., model by Hector et al., 2011). The strength of the interactions among particular species can be quantified for the full design, i.e., also including the species combinations with only one realization (e.g., model by Kirwan et al., 2009).

A fixed pool of target species needed to be selected for each region to establish the species diversity gradient. With the design that was put forward, the maximum size of this species pool was constrained by the total sample size. Biological and logistic realities

bMAT: mean annual temperature, MAP: mean annual precipitation.

Altitude in metres above sea level.

^dStand developmental stages according to Oliver and Larson (1996).

impose a natural limit to the number of plots that can be measured within each of the six regions and desired time window (e.g., phenological period versus the 3200 km travelling distance between the Finnish and Spanish region). We proposed ca. 40 plots per region as a feasible sample size. Preliminary power analyses using simulated data (Gelman and Hill, 2007) were performed to determine the maximum number of species richness levels that still allows for the detection of a diversity effect with about 40 plots, i.e., a longer gradient would have less realizations at each richness level, reducing the statistical power. For instance, using the 'species identity model' from Kirwan et al. (2009) and realistic productivity differences of ±20% between five species (coefficient of variation of 15%), the probability to detect the species identity effects was >95%. Designs with larger species pools would require even stronger species effects and not all of the other ecosystem properties and processes we will measure are expected to vary that much between species. Furthermore, similar analyses using 'species interactions models' showed that the diversity effects become small and indiscernible at very unequal relative abundances of the species in the community, i.e., at low evenness (Kirwan et al., 2007, 2009; see below).

A pool of five regionally important species co-occurring in similar forest habitats were selected in three regions (Białowieża, Hainich and Colline Metallifere; Table 1). The naturally restricted species pool in North Karelia limited the pool to three species, while in Alto Tajo and Râșca four species were included as we would have needed to move to quite different environmental conditions if a fifth species was to be included. Some species are represented in several regions (e.g., $3 \times P$. sylvestris, $3 \times Q$. robur/petraea, $4 \times P$. abies), so their identity and interaction effects can be compared between bioclimatic regions. Furthermore, each region except Colline Metallifere combines one or two evergreen coniferous species with broadleaved species. To allow for direct comparisons between the six regions differing in the size of their species pool, we opted for a nested platform design. The rationale is that the design of a region with a smaller species pool is a hierarchically nested subset of the more species rich regions, i.e., the design (not the species combinations) of the regions with large species pools can always be reduced to the low-species regions simply by leaving out certain plots. This was put into practice by searching for each possible species combination at each species richness level. For North Karelia this means for instance that the three monocultures, the three different two-species combinations and the full threespecies mixture were included. The optimal number of realizations per combination was adjusted to have adequate sample sizes in the more species poor regions (e.g., four in North Karelia, two or three in the other regions) and balance sample sizes between species richness levels (Table 1; Appendix 1). While for experiments it is initially no problem to establish and maintain all possible mixtures (Scherer-Lorenzen et al., 2007), the challenge of working in existing forests is to find rare combinations (e.g., Castanea sativa/Ostrya carpinifolia mixtures in the Italian study area) and, at the same time, to meet all other selection criteria. Ultimately, we selected 209 plots across Europe.

Selection criteria

Focus of this research platform is on forest stands that were at least historically managed for forestry and are currently either managed by low frequency thinning or minimal intervention. They are at least in the late to mid stem exclusion stage, the understory reinitiation or old-growth stage (Oliver and Larson, 1996). All sites are considered ancient forest, i.e., they have been continuously forested at least since the oldest available land-use maps. The implementation of the platform further required a rigorous set of

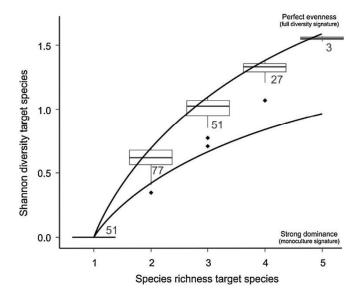


Fig. 2. Boxplots of the Shannon index of diversity for each of five species richness levels in the 209 selected plots. The number of plots in each species richness level is shown for each box. Here we used the total basal area of each species as a measure of abundance and omitted (low abundance) admixed species. The upper line shows the maximum theoretical Shannon diversity for each richness level attained at perfect evenness (i.e., basal areas of the species are equal); the lower line delineates 60% of this maximum. At low Shannon values one of the species dominates and the mixture rather has a monoculture signature. Evenness was a central selection criterion during plot selection.

criteria to evaluate the suitability of forest stands in the field. The central principle for selection was to have silvicultural management and/or pure random species assembly to be the key drivers of the diversity gradient. Covariation between an environmental factor (e.g., soil variation, topography) and species richness levels was strictly avoided, whereas covariation with species composition was avoided as much as possible. Because the spatial clustering of particular species richness levels and species combinations would increase the probability of covariation, no clustering was allowed.

There were three important criteria. First, we have put much emphasis on the evenness of the community composition, which expresses the distribution of the relative abundances of the tree species in a mixed stand. Few experiments have investigated the importance of evenness for ecosystem processes directly and the outcomes are still inconclusive (Mulder et al., 2004; Kirwan et al., 2007; Hillebrand et al., 2008). Zhang et al. (2012) showed in a metaanalysis that forests productivity increases with evenness, but the specific mechanisms still need to be tested. Evenness is considered an important design issue here because tree species that are present in low numbers or as small individuals probably do not influence the ecosystem processes much either directly or via interspecific interactions (Mulder et al., 2004). Mixtures strongly dominated by a single species rather exhibit a monoculture signature, which would be especially problematic if a species with high monoculture performance also tends to be the dominant in most mixtures (i.e., a high selection effect). Whereas experiments can manipulate relative species abundances quite easily, one or few tree species usually dominate forest stands. This is why we did not apply random or grid-based plot selection, but particularly looked for sites where the target species had similar abundances, setting a lower limit of 60% of maximum evenness based on basal area (Fig. 2). The species also needed to be represented by at least two trees in the mixtures allowing measurements that use individuals as the level of observation to have replicates of 'species identity'.

The second criterion related to the presence of non-target species. Admixture of such species was unavoidable, but we aimed to keep the summed basal area of the admixed species below 5% of the total basal area (with a maximum of ca. 10%). Across the regions, only 18 out of the 209 plots slightly exceeded the 10% admixture criterion and 43 exceeded the 5% criterion.

The third criterion was to ensure that the effect of tree species diversity was not confounded with site-, soil- and stand-related factors. These factors were operationalized in a list of basic descriptors, which was used as a checklist during field exploration (Appendix 2). Regarding the stand-related criteria, shrubs lower than 1.3 m were considered to be response variables, i.e., not contributing to the desired mixtures, whereas larger individuals followed the same rules of admixed species outlined above. The age distribution and forest structure were allowed to covary to some degree with the species diversity gradient, e.g., more uneven-aged and multilayered sites at the higher species richness levels. We consider this covariation as an integral part of the diversity effect. Yet, along the diversity gradient, the tree populations had to be in the same developmental stage.

Stepwise selection and establishment of research plots

An important issue in the implementation of a research platform is plot size. Relatively small plots (e.g., <2000 m²) are criticized for containing few trees of each species at high levels of diversity, may represent atypical habitat islands in the larger forest matrix creating edge effects and may poorly represent particular larger-scale ecosystem properties such as resilience after disturbance (Leuschner et al., 2009). Large plots are on the other hand more likely to be environmentally heterogeneous and to contain the dominant species in every plot. We performed a preliminary test with a circular plot shifted at 10 m intervals over the tree maps of two full forest inventories (Hainich National Park, Germany, 28 ha; Liedekerke, Belgium, 9 ha). The tested plot sizes were 500 m², 1000 m² and 2000 m², corresponding to plot radii of 12.6 m, 17.8 m and 25.2 m. At a plot size of 2000 m², it was impossible to avoid a complete dilution design, with the dominant species present in every potential site (Hainich: F. sylvatica; Liedekerke: B. pendula). We decided to use a $900 \,\mathrm{m}^2$ core plot size $(30 \,\mathrm{m} \times 30 \,\mathrm{m})$ for the Exploratory Platform, i.e., small enough to avoid a complete dilution design and at least the minimum size for several measurements to be ecologically meaningful (e.g., herbivory, litter input, water quality). To account for potential edge effects, a 10 m wide buffer zone around each plot was requested during plot selection (selected zone 50×50 m). This buffer zone had to be similar to the core plot in terms of the forest type, structure and composition, but the evenness and admixture criteria were less strict.

The selection of plots basically occurred in two steps, each of which also included part of the plot characterization. Once the design and selection criteria were fixed, the species pool was selected for each exploratory region and the focal regions were screened to delineate subareas with a good probability to find those species in all the desired combinations (Fig. 3). This screening was done using regionally available data such as forest management plans and soil maps, complemented with exploratory field visits. Then, local teams searched several potentially suitable sites within these subareas for each of the desired species combinations during intensive field campaigns. The idea was to initially have more sites than actually needed in the final design ("oversample") and select the final set of sites randomly from this larger pool. This approach introduced an important randomization step into the design. In some cases (e.g., rare species combinations) only one site was ultimately available for selection, of course. The suitability of each site was checked in the field using a standardized list of quick descriptors of site conditions, soil properties and forest stand structure that could be estimated without establishing plots (Appendix 2). Actual dendrometric measurements were performed where needed to verify the suitability of the mixture in terms of the evenness or the degree of admixture of non-target species.

After this first selection phase, we analyzed the variation among the selected sites based on the three groups of descriptors (site, soil, stand) to identify undesired covariation with species richness levels and to check for clearly deviating sites (e.g., one plot on calcareous bedrock when all others were on sandstone) (Fig. 4). The final set of sites was selected after removing potentially problematic ones. In a second field campaign, $900 \, \text{m}^2$ plots $(30 \, \text{m} \times 30 \, \text{m})$, subdivided into nine $100 \, \text{m}^2$ subplots, were established in the selected sites using wooden poles (Fig. 5a). The position $(\pm 0.5 \, \text{m})$ and diameter at breast height (dbh, $\pm 0.5 \, \text{cm}$) of each tree >7.5 cm dbh was measured in these plots. Based on these tree position data, plot-specific plans were drawn allocating each measurement to particular locations within the plot, including strict no–go areas and preferred walking tracks (Fig. 5b).

Outlook for scientists and managers

With this Exploratory Platform we move away from earlier research on the effects of environmental factors on forest biodiversity to a new research paradigm focussing on the effects of biodiversity on ecosystem functioning. Together with the experiments and inventory data, the Exploratory Platform provides an important new European research infrastructure for long-term monitoring of the effects of tree species diversity on forest ecosystem functions and the ecosystem services provided by forests. With its diversity-oriented design, the Exploratory Platform definitely complements and provides added value to existing networks that were based on a systematic sampling grid such as national and regional forest inventories or the pan-European network of forest monitoring plots (ICP Forests Level I and II; www.icp-forests.org), originally designed to monitor air pollution effects on forest vitality. We focussed particularly on a design that allows separating tree species identity from complementarity effects, improving on more common dilution schemes. With mixtures up to five species, the species diversity gradient is longer than common two-species mixture trials, and the special attention to community evenness ensures that no single species dominates the mixtures.

The platform uses the same methodological approach in contrasting forest types along an extensive environmental gradient and offers a common set of suitable research plots to groups of researchers from very different disciplines (cf. Fischer et al., 2010). Various measurements characterizing a wide array of ecosystem properties, processes and functions will be performed and, in turn, related to the provisioning of ecosystem services. Measurements related to supporting and provisioning services include the quantification of nutrient stocks and cycling, net above and belowground productivity, photosynthesis parameters and the water balance. Measurements related to regulating services include the quantification of the load of insect pests, mammal herbivory, fungal pathogens and invasive plants. Comprehensive syntheses across many response variables and modelling efforts to forecast BDEF relationships under changing environmental conditions such as climate change heavily rely on such data sets collected on common plots. It is therefore the platform's philosophy to make sure that all measurements are performed on all plots. This philosophy calls for indicators and proxies that can be measured quickly and at low cost, instead of relying on the monitoring of only few processes in great detail, which is the core activity of other networks (e.g., CarboEUROPE, ICP Forests Level II). Only few labour intensive and

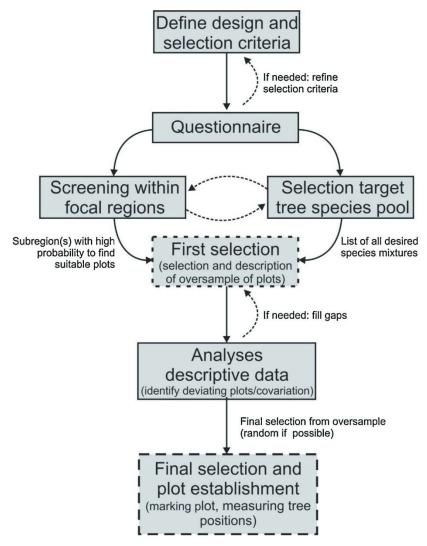


Fig. 3. Schematic overview of the plot selection procedure. Dashed lines show iterative steps and the two dashed boxes indicate plot characterization phases. After designing the research platform and defining the plot selection criteria, a questionnaire was sent to every local manager to verify potential regional incompatibilities and make an inventory of available data for plot selection. The target tree species pool to create a diversity gradient was defined and the six focal regions were explored to find potentially suitable sites (e.g., based on land-use maps, forest management plans, field visits). In the first selection phase, we searched for many more sites in the field than were actually needed and characterized those sites with quick descriptors (e.g., stand structural features, soil properties; Appendix 2). After the analyses of the site descriptors and filtering out the deviating sites, we performed a final randomized subsetting from the larger pool of sites. Plots were further characterized during plot establishment.

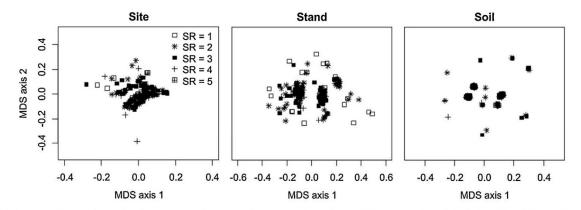


Fig. 4. Result of a non-metric multidimensional scaling ordination on soil, stand and site descriptors of 164 preselected sites in Białowieża (Poland) (descriptors in Appendix 2). We used Gower dissimilarities with the Podani (1999) extension to ordinal variables. Permutational analysis of variance (PERMANOVA; Anderson, 2001) showed that soil and site conditions did not significantly differ between the species richness levels (F=0.36, P=0.91 and F=1.53, P=0.20). Stand descriptors differed between species richness levels (F=2.85, P=0.003), mainly due to differences in forest structure and current management between monocultures and two species mixtures on the one hand (generally single/double layered canopies, no management) and the higher diversity levels on the other hand (generally multi layered, low frequency thinning).

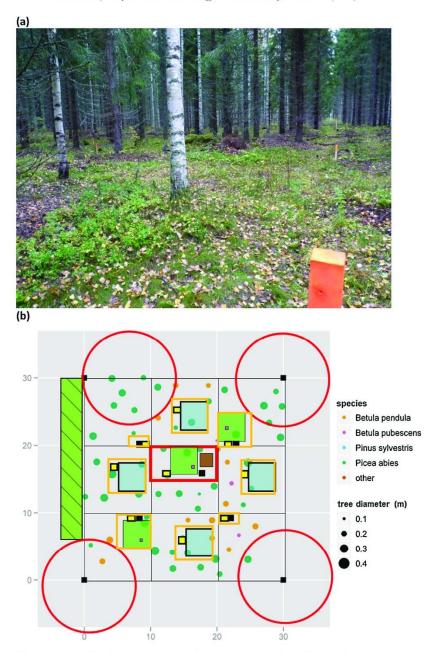


Fig. 5. (a) Photograph of an established plot in North Karelia, Finland (two-species mixture with P. abies and B. pendula/pubescens). The photo was taken from a corner post and shows a plot border and a plot diagonal; the wooden poles are at every $10 \, \mathrm{m}$ (Photograph by Timo Domisch). (b) Example of a detailed plot scheme for this $30 \, \mathrm{m} \times 30 \, \mathrm{m}$ plot. Dots represent trees, with dot sizes proportional to the tree diameter at breast height. Shapes with different colours indicate the various locations for sampling and setting up experiments. The large red circles are for instance the areas for dead wood sampling and the small yellow squares indicate the sites for root biomass and soil sampling. The green shaded area left of the plot is used to plant small trees with different provenances.

expensive measurements (e.g., water quality, sapflow) are carried out on a subset of Highly Instrumented Plots (HIPs). The lifetime of the platform is intended to be stretched far beyond the duration of the project funding (2014), e.g., by continuing and improving the research in close collaboration with the further development of the LTER Europe network (www.lter-europe.net). In this way, it can be continued as a long-term network open to other scientists ready to work within the same philosophy.

The knowledge generated within the Exploratory Platform will contribute to new views on sustainable forest management and nature conservation. This input is coming at a critical time, when strategies to adapt European forests to global changes, such as

climate change (Kolström et al., 2011) and the transition towards more biobased economies (Schulze et al., 2012), are required. It is key that these strategies are based on an in-depth understanding of the relationships between forest structure, composition and function. Since most of the economically important European timber tree species are represented in the Exploratory Platform, it has great potential for translating the forest diversity-functioning relationships into guidelines that are of real interest for forest management. These guidelines will, among others, list which forest types, tree species or tree species combinations will lead to the optimization of multiple ecosystem services or create important trade-offs between services (Gamfeldt et al., 2013). Finally, knowledge on the

resistance of different forest types to perturbations as well as their adaptive capacity will be generated, which is crucial in an era of global change.

Acknowledgements

The research leading to these results has received funding from the European Union Seventh Framework Programme (FP7/2007–2013) under grant agreement n° 265171. The first three and last author coordinated the development of this research platform, the last author is also coordinator of the whole project. The site managers responsible for each of the six study regions are authors four to nine. All subsequent authors have been involved in the design and implementation of this platform, either by actively participating in the set-up or by collecting the data before, during and after plot establishment. Kris Vandekerkhove shared his data on Liedekerke forest and Olivier Bouriaud, site manager for Râșca in Romania, greatly facilitated the establishment of the platform.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at http://dx.doi.org/10.1016/ j.ppees.2013.07.002.

References

- Anderson, M., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance, Austral, Ecol. 26, 32-46.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem and services, Ecol. Lett. 9, 1146-1156.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature 486, 59-67
- Caspersen, J.P., Pacala, S.W., 2001. Successional diversity and forest ecosystem function, Ecol. Res. 16, 895-903
- Castagneyrol, B., Giffard, B., Péré, C., Jactel, H., 2013. Plant apparency, an overlooked of associational resistance to insect herbivory. J. Ecol. 101, 418–429.
- Duffy, J.E., 2009. Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. Front. Ecol. Environ. 7, 437–444.EEA, 2007. European Forest Types. Categories and Types for Sustainable Forest
- Management Reporting and Policy, 2nd ed. European Environment Agency, Copenhagen, EEA Technical Report 09/2006.
- Fischer, M., Bossdorf, O., Gockel, S., Hänsel, F., Hemp, A., Hessenmöller, D., Korte, G., Nieschulze, J., Pfeiffer, S., Prati, D., Renner, S., Schöning, I., Schumacher, U., Wells, K., Buscot, F., Kalko, E.K.V., Linsenmair, K.E., Schulze, E.-D., Weisser, W.W., 2010. Implementing large-scale and long-term functional biodiversity research: the biodiversity exploratories, Basic Appl. Ecol. 11, 473–485.
- Gamfeldt, L., Hillebrand, H., Jonsson, P., 2008. Multiple functions increase the imporance of biodiversity for overall ecosystem functioning. Ecology 89, 1223-1231.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J., Bengtsson, J., 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. Nature Commun. 4, 1340.
- Gelman, A., Hill, J., 2007. Sample size and power calculations. In: Gelman, A., Hill, G. (Eds.), Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 437–455.
- Griffin, J.N., O'Gorman, E.J., Emmerson, M.C., Jenkins, S.R., Klein, A.-M., Loreau, M., Symstad, A., 2009. Biodiversity and the stability of ecosystem functioning. In: Naeem, S., Bunker, D., Hector, A., Loreau, M., Perrings, C. (Eds.), Biodiversity. Ecosystem Functioning, & Human Wellbeing. Oxford University Press, Oxford,
- Hector, A., Bell, T., Hautier, Y., Isbell, F., Kéry, M., Reich, P.B., Van Ruijven, J., Schmid, B., 2011. BUGS in the analysis of biodiversity experiments: species richness and composition are of similar importance for grassland productivity. PloS ONE 6,
- Hillebrand, H., Bennett, D., Cadotte, M., 2008. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. Ecology 89,
- Hillebrand, H., Matthiessen, B., 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation s in functional biodiversity research. Ecol. Lett. 12, 1405–1419.
- Huston, M.A., 1997. Hidden treatments in ecological experiments?: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. Oecologia 110, 449-460.

- Jucker, T., Coomes, D.A., 2012. Comment on "Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands". Science 337, 155.
- Kirwan, L., Connolly, J., Finn, J., Brophy, C., Lüscher, A., Nyfeler, D., Sebastia, M.-T., 2009. Diversity-interaction modeling: estimating contributions of sp identities and interactions to ecosystem function. Ecology 90, 2032–2038.
- Kirwan, L., Lüscher, A., Sebastià, M.T., Finn, J.A., Collins, R.P., Porqueddu, C., Helgadottir, A., Baadshaug, O.H., Brophy, C., Coran, C., Dalmannsdóttir, S., Delgado, I., Elgersma, A., Fothergill, M., Frankow-Lindberg, B.E., Golinski, P., Grieu, P., Gustavsson, A.M., Höglind, M., Huguenin-Elie, O., Iliadis, C., Jørgensen, M., Kadziuliene, Z., Karyotis, T., Lunnan, T., Malengier, M., Maltoni, S., Meyer, V., Nyfeler, D., Nykanen-Kurki, P., Parente, J., Smit, H.J., Thumm, U., Connolly, J., 2007. Ever ness drives consistent diversity effects in intensive grassland sy European sites. J. Ecol. 95, 530–539.
- Kolström, M., Lindner, M., Vilén, T., Maroschek, M., Seidl, R., Lexer, M.J., Netherer, S., Kremer, A., Delzon, S., Barbati, A., Marchetti, M., Corona, P., 2011. Review ing the science and implementation of climate change adaptation measures in European forestry, Forests 2, 961–982.
- Lei, P., Scherer-Lorenzen, M., Bauhus, J., 2012. The effect of tree species diversity on fine-root production in a young temperate forest. Oecologia 169, 1105-1115.
- Leuschner, C., Jungkunst, H.F., Fleck, S., 2009. Functional role of forest diversity: pros and cons of synthetic stands and across-site comparisons in established forests. Basic Appl. Ecol. 10, 1-9.
- Loreau, M., 2010. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. Philos. Trans. R. Soc. B 365, 49-60.
- Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature 412, 72–76.
- Mulder, C.P.H., Bazeley-White, E., Dimitrakopoulos, P.G., Hector, A., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., 2004. Species evenness and productivity in experimental plant communities. Oikos 107, 50–63.
- Nadrowski, K., Wirth, C., Scherer-Lorenzen, M., 2010. Is forest diversity driving ecosystem function and service? Curr. Opin. Environ. Sust. 2, 75-79.
- Naeem, S., 2002. Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm, Ecology 83, 1537-1552.
- Oliver, C.D., Larson, B.C., 1996. Forest Stand Dynamics. Wiley, New York. Pacala, S.W., Kinzig, A., 2002. Introduction to theory and the common ecosystem model. In: Kinzig, A., Pacala, S., Tilman, D. (Eds.), Functional Consequences of Biodiversity. Empirical Progress and Theoretical Extensions. Princeton University Press, Princeton, pp. 169–174.

 Paquette, A., Messier, C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from
- temperate to boreal forests. Global Ecol. Biogeogr. 20, 170-180.
- Podani, J., 1999. Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal chars. Taxon 48, 331-340.
- Potvin, C., Mancilla, L., Buchmann, N., Monteza, J., Moore, T., Murphy, M., Oelmann, Y., Scherer-Lorenzen, M., Turner, B.L., Wilcke, W., Zeugin, F., Wolf, S., 2011. An ecosystem approach to biodiversity effects: Carbon pools in a tropical tree plantation. Forest Ecol. Manag. 261, 1614-1624.
- Pretzsch, H., 2005, Diversity and productivity in forests; evidence from long-term experimental plots. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), Forest Diversity and Function. Temperate and Boreal Systems. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 41-64.
- Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E., 2005a. Forest Diversity and Function. Temperate and Boreal Systems. Springer, Berlin, Heidelberg
- Scherer-Lorenzen, M., Potvin, C., Koricheva, J., Schmid, B., Hector, A., Bornik, Z., Reynolds, G., Schulze, E.-D., 2005b. The design of experimental tree plantations for functional biodiversity research. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), Forest Diversity and Function. Temperate and Boreal Systems. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 347-376.
- Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.-D., Don, A., Schumacher, J., Weller, E., 2007. Exploring the functional significance of forest diversity: a new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 9, 53–70.
- Schmid, B., Hector, A., Huston, M.A., Inchausti, P., Nijs, I., Leadley, P.W., Tilman, D., 2002. The design and analysis of biodiversity experiments. In: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds.), Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives. Oxford University Press, Oxford, pp. 61–75.
- Schulze, E.-D., Körner, C., Law, B.E., Haberl, H., Luyssaert, S., 2012. Large-scale bioenergy from additional harvest of forest biomass is neither sustainable nor greenhouse gas neutral. GCB Bioenergy, http://dx.doi.org/10.1111/
- Solan, M., Godbold, J., Symstad, A., Flynn, D., Bunker, D., 2009. Biodiversityecosystem function research and biodiversity futures: early bird catches the worm or a day late and a dollar short? In: Naeem, S., Bunker, D., Hector, A., Loreau, M., Perrings, C. (Eds.), Biodiversity, Ecosystem Functioning, & Human Wellbeing, Oxford University Press, Oxford, pp. 30–45.
- Srivastava, D.S., Vellend, M., 2005. Biodiversity-ecosystem function research: is it conservation? Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 36, 267-294.
- Tilman, D., Lehman, C.L., Thomson, K.T., 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 94, 1857–1861.
- Turnbull, L.A., Levine, J.M., Loreau, M., Hector, A., 2013. Coexistence, niches and biodiversity effects on ecosystem functioning. Ecol. Lett. 16, 116-127.
- Vehviläinen, H., Koricheva, J., 2006. Moose and vole browsing patterns in experimentally assembled pure and mixed forest stands. Ecography 29, 497-506
- Verheyen, K., Ceunen, K., Ampoorter, E., Baeten, L., Bosman, B., Branquart, E., Carnol, M., De Wandeler, H., Grégoire, J.-C., Lhoir, P., Muys, B., Setiawan, N.N., Vanhellemont, M., Ponette, Q., 2013. Assessment of the functional role of tree diversity, the example of the multi-site FORBIO-experiment. Plant Ecol. Evol. 146, 1–10.

Vilà, M., Inchausti, P., Vayreda, J., Barrantes, O., Gracia, C., Ibáñez, J.J., Mata, T., 2005. Confounding factors in the observational productivity—diversity relationship in forests. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), Forest Diversity and Function. Temperate and Boreal Systems. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 65–86.

Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Reich, P.B., 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. J. Ecol. 100, 742–749.

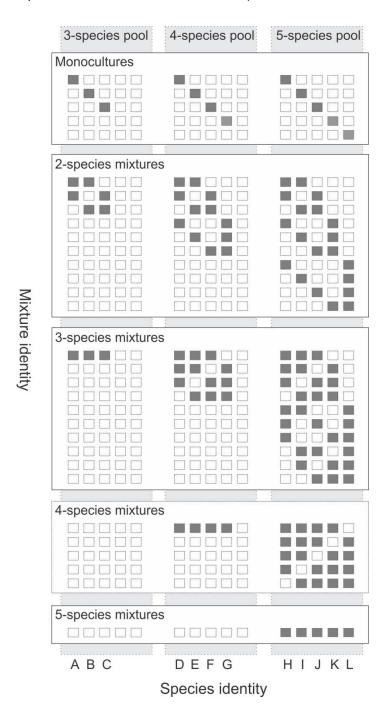
Glossary

- Complementarity effect: The complementarity effect quantifies the combined effects of species interactions on mixture performance after accounting for changes in the relative abundance of species (selection effect see below). Positive values result when mixtures do better than expected based on the relative abundance of species and their monoculture performances and are consistent with 'niche differentiation' in terms of resource partitioning, facilitation or diversity-dependent effects of natural enemies (although other explanations are possible see Turnbull et al., 2013). Negative values are thought to equate to interference competition.
- Comprehensiveness: The spectrum of ecosystem functions and services quantified in a study (Nadrowski et al., 2010).
- Dilution gradient: A design with monoculture stands of only one species, combined with a species diversity gradient including this monoculture species in all mixtures (Nadrowski et al., 2010). Increasing species diversity is confounded with decreasing dominance of this species.
- Species identity effect: The expected effect of a component species on mixture performance as derived from its monoculture performance, i.e., purely additive

- effects as opposed to complementarity effects (Kirwan et al., 2009). A strong identity effect may cause the sampling/selection effect if this species becomes dominant at the expense of others, although particular species may be associated with positive complementarity too. Identity effects are due to the (binary) presence/absence of particular species across mixtures and are distinct from species composition effects which distinguish the effects between different species combinations (Hector et al., 2011).
- Orthogonality of species diversity: Orthogonality means the statistical independence of species diversity from other factors. Only orthogonal designs allow the effect of species diversity to be completely uncorrelated with that of other variables and covariates (e.g., species identity, environment, management) (Nadrowski et al., 2010). Unfortunately, it is often not possible to design studies where diversity is completely orthogonal from other variables due to unavoidable biological correlations, which can be seen as either 'hidden treatments' (Huston, 1997), or the mechanisms by which diversity has its effects.
- Representativeness: The degree to which the units of a study represent the larger population, such as randomly drawn forest stands. High representativeness allows for generalization of results and increases the relevance of the results for the study system as we find it in the real-world landscapes (Nadrowski et al., 2010).
- Sampling/selection effect: The sampling effect recognizes that more diverse communities are more likely to contain high-performing species, which can generate a positive BDEF relationship if they then dominate the community (Huston, 1997; Tilman et al., 1997). The selection effect is similar, but allows for negative as well as positive effects. Selection occurs when changes in the relative abundances of species covary with their monoculture performances (Loreau and Hector, 2001). Dominance of species with high (or low) monoculture performance generate positive (or negative) BDEF relationships.

Baeten et al. – Appendices

Appendix 1 Scheme summarizing the Exploratory Platform design, representing study regions with a species pool of three, four or five species as grey pillars. Columns represent different species A:E; a species may be present (filled square) or absent (open square). Rows represent different species combinations (mixture identities). The three-species pool design is fully nested within the four species pool design, although with other species, and both are fully nested within the five species design. Every combination is realized 2 – 4 times in the design, except the two- and three-species mixtures in the regions with a pool of five species (it already required 10 plots to represent all combinations for these levels).



41

Appendix 2 Basic plot descriptors that were estimated in the field during the first plot characterization phase. The descriptors are classified in three groups: site-, soil- and stand-related variables. Type: C continuous; O ordinal; N nominal; B binary variable. For each of the study regions, symbols show whether the variable was estimated and differed between plots (\times) , was estimated but equal for every plot (=) or not estimated (-). Only the estimated variables that differed between the plots were used in the multivariate analyses.

Descriptor	Туре	North Karelia	Białowieża	Hainich	Râșca	Colline Metallifere	Alto Tajo
(a) Site descriptors							
Ownership	N	×	=	=	=	×	=
Accessibility	С	×	×	=	×	×	×
Altitude	С	×	×	×	×	×	×
Slope	0	×	=	×	×	×	×
(b) Soil descriptors							
Rocks/boulders cover	С	×	×	×	×	×	×
Bedrock type	N	×	=	=	×	×	=
Calcareous bedrock	В	=	=	=	=	×	=
Sand	0	×	×	=	×	×	=
Silt	0	=	×	=	×	×	×
Clay	0	=	×	=	×	×	×
Soil drainage	0	=	=	=	×	×	×
Soil depth	С	×	=	=	×	×	×
Soil type	N	×	×	-	=	=	=
(c) Stand descriptors							
Stand origin	N	=	×	=	×	×	-
Current management	N	=	×	=	×	×	=
Forest structure	N	=	×	=	×	×	×
Age distribution	N	=	=	=	×	=	×
Age canopy trees	С	×	×	-	-	×	-
Number of canopy trees	С	×	×	×	×	×	×
Minimum DBH ¹	С	×	×	×	×	×	×
Maximum DBH	С		×	×	×	×	×
Canopy cover	С	×	×	×	×	×	×
Shrub layer cover	С	×	×	×	-	×	×

¹Mean DBH for North Karelia

III. Dispositif dans les petits bois des vallées et coteaux de Gascogne

Les parcelles de la plateforme exploratoire présentée précédemment ont été sélectionnées au sein de grands massifs forestiers. Toutefois, une autre configuration paysagère courante est la présence de petits bois fragmentés (40% de la forêt française en métropole (Andrieu 2013)). Dans ce contexte-là, les effets lisière sont importants et offrent à la faune et la flore des conditions environnementales qui leur sont propres (Murcia 1995). Ces conditions particulières peuvent fortement influencer les relations entre organismes et notamment avoir un impact sur l'effet de la diversité des plantes sur les insectes défoliateurs. Ainsi, on suppose que le patron général de défoliation que nous avons voulu mettre en avant à l'aide du dispositif européen peut être modifié selon la position de l'arbre hôte dans le bois. Pour tester cette hypothèse, nous avons créé un nouveau dispositif expérimental sur les petits bois des vallées et coteaux de Gascogne. L'objectif était d'obtenir quatre modalités expérimentales réalisées à partir d'un chêne cible et des arbres l'avoisinant directement. Nous avons sélectionné des placettes pures et hétérospécifiques (trois espèces mélangées au minimum), présentes soit en lisière soit à l'intérieur du bois (Figure 9). Ainsi, nous assurons l'orthogonalité entre la richesse spécifique et la position dans le bois. Ce dispositif présente aussi des points communs avec celui utilisé dans les sites exploratoires en Europe, mais il est adapté pour les conditions des lisières. Les méthodes de sélection des bois et de description des placettes sont décrites dans les paragraphes suivants. Un bilan sur la complémentarité des outils de système d'information géographique (SIG) et l'approche de terrain pour l'étape de préparation de l'échantillon de bois a fait l'objet d'une publication dans le cahier des techniques de l'INRA (Burnel et al. 2014, voir Annexe 1).

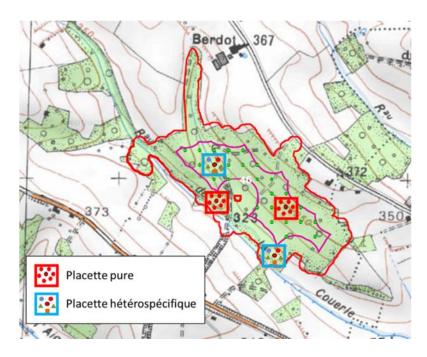


Figure 9 : Représentation d'un bois sur fond de carte IGN avec des placettes pures et hétérospécifiques situées en lisière et à l'ntérieur du bois. La limite interne de la lisère est désignée en violet.

1. Zone d'étude

La zone d'étude est localisée dans le Sud-Ouest de la France sur les vallées et coteaux de Gascogne (**Figure 10**). Le climat est tempéré avec des influences océanique et méditerranéenne. Le sol est composé principalement de calcaires superficiels et de molasses acides non-calcaires, résultant de l'érosion des Pyrénées durant le Tertiaire. Les bois sont localisés sur deux sites d'un rayon de 8 km aux alentours des communes de Saint-André et de Saint-Lys. Chacun de ces sites a un taux de boisement de 19% et 9%, respectivement. Les essences dominantes dans ces bois sont les chênes (*Quercus petraea*, *Quercus robur* and *Quercus pubescens*), accompagnés par d'autres espèces de feuillus (*Carpinus betulus*, *Prunus avium*, *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior* et *Sorbus torminalis*). Toutes ces essences sont originaires d'Europe occidentale. Ces bois sont sous l'influence d'activités humaines, telles que la gestion forestière et l'utilisation des terres agricoles qui les entourent. Ils appartiennent généralement à plusieurs propriétaires (Andrieu et al. 2011).



Figure 10 : Carte de localisation du site d'étude des vallées et coteaux de Gascogne (d'après Alignier 2010).

2. Sélection des bois

L'échantillon était consititué de 15 placettes pures en lisière et 17 en intérieur de bois, de 35 placettes hétérospécifiques en lisière et 39 en intérieur de bois, en accord avec les quatre modalités du dispositif expérimental souhaitées. Un total de 106 chênes focaux accompagnés de 1106 arbres voisins ont été retenus. Les placettes étaient réparties sur 16 bois (surfaces allant de 16 à 46ha) de forme compacte et ne comportant pas d'importantes trouées (route, clairière ou coupe récente) afin d'éviter des effets lisière à l'intérieur du bois.

Pour obtenir cet échantillon, la démarche suivante a été adoptée. D'après un échantillon de 70 bois anciens répertoriés sur les deux sites, un total de 18 bois, d'une surface comprise entre 14 et 50ha, ont d'abord été retenus (voir Burnel et al. 2014 en Annexe 1 pour des informations supplémentaires sur le pré-échantillon). La sélection a été effectuée d'après plusieurs critères, vérifiés à partir de photo-interprétation (BD ORTHO® de 2010) ou en visitant les bois sur le terrain. Il s'agissait de retenir les bois les plus compacts, avec une lisière bien distinctes, des peuplements non plantés, comportant une diversité de situations avec des zones à plusieurs essences et d'autres apparemment mono-spécifiques, et où le chêne était dominant. D'après les observations réalisées sur le terrain et afin de mieux appréhender les zones de lisière pour la phase suivante, certains contours de bois ont été redessinés à l'aide du logiciel ArcGIS version 10.2 (ESRI 2012) sur les couches cartographiques utilisées.

3. Description des placettes

Au sein de chaque bois retenu, deux zones ont été délimitées : la lisière, comprise entre 0 et 30m (Harper et al. 2005, Alignier 2010), et l'intérieur du bois qui débute à 60m depuis le bord du bois (**Figure 11**). D'avril à octobre 2012, les bois ont été visités pour décrire des placettes pouvant répondre potentiellement au plan expérimental défini. Pour la zone interne, un maillage régulier de points géoréférencés espacés de 50x50m a été créé sous SIG (logiciel ArcGIS version 10.2 (ESRI 2012)) pour situer le centre des placettes à visiter. En lisière, un point a été réalisé systématiquement tous les 50m directement sur le terrain. Cette distance a été choisie pour que les placettes de l'échantillon final soient suffisamment distantes les unes des autres.

Pour chaque point pré-sélectionné sous SIG, un arbre focal a été choisi selon les critères suivants : (i) l'individu était un *Q. petraea* ou *Q. robur* (espèces fonctionnellement similaires d'un point de vue des insectes et difficiles à distinguer sur le terrain), (ii) il était dominant ou co-dominant dans la canopée, (iii) son houppier était entièrement encadré par ceux des arbres voisins (facteur d'ouverture standardisé en évitant les trouées ou le bord du bois). Les arbres voisins ont ensuite été décrits s'ils remplissaient les conditions suivantes : (i) leur houppier était à une distance maximale de 3 m du houppier du chêne focal (pour rester dans le voisinage direct) (**Figure 12**), (ii) leur diamètre était supérieur ou égal à 10cm sinon il était aussi grand que la hauteur moyenne de la canopée. Ce dernier critère permettait d'exclure les individus trop petits dans les étages inférieurs.

Pour avoir une description de la structure et de la composition des placettes, les diamètres, hauteurs et espèces ont été notées. Pour les individus focaux, la hauteur a été mesurée à l'aide d'un vertex (Haglöf Sweden[©]), ainsi que la distance tronc à tronc avec chaque voisin. Les francs-pieds ont été favorisés pour obtenir une classe d'âge homogène de l'échantillon. Les

troncs des arbres issus de cépée ne dépassaient pas deux brins et le plus gros des deux a été considéré. Pour la sécurité des grimpeurs (étape de récolte des feuilles) et pour des raisons techniques, un état de santé a brièvement été évalué (d'après la méthode ARCHI développée par Drénou et al. 2011) et le nombre de réitérations comptées. Des classes de hauteurs (7.6-12.5m / 12.6-17.5m / 17.6-22.5m / 22.6-27.5m / 27.6-32.5m) et un statut de dominance (dominant/codominant, dominé ou sous-étage) ont été attribués pour les arbres voisins. Dans le cas de cépées, le nombre de brins répondant à une distance maximale de 3m entre houppiers (par rapport au chêne focal) a été compté et le diamètre du plus gros brin a été mesuré.

Des informations plus générales sur les placettes ont également été relevées, telles que les coordonnées GPS, la position (lisière ou intérieur), l'occupation du sol adjacent au bois, l'exposition, la situation de la placette par rapport au relief et la hauteur moyenne de la canopée. Un total de 293 chênes focaux accompagnés de 2964 arbres voisins ont été décrits. Bien que toutes les données récoltées ne soient pas directement utiles pour répondre à notre problématique posée, celles-ci alimentent une base de données relative à ce dispositif expérimental. Ainsi, la pérennité du réseau de placettes constitué est assurée et pourra être réutilisé pour des études futures. Les coordonnées GPS des placettes et l'identité de chacun des individus pris en compte sont publiées sur le portail du GBIF (http://www.gbif.org) et accessible à l'ensemble de la communauté scientifique (http://doi.org/10.15468/nkxooz).

L'échantillon de chênes focaux a ensuite été réduit afin de limiter les facteurs confondants entre les placettes et celles dont l'accessibilité était trop contraignante ont été éliminées. Le nombre de placettes a donc été réajusté à partir du ressenti du terrain appuyé par une classification ascendante hiérarchique.



Figure 11 : Vue aérienne d'un bois avec les limites de la lisière, de la zone tampon et de l'intérieur du bois. Une coupe claire a provoqué un recul de la limite du milieu interne du bois.

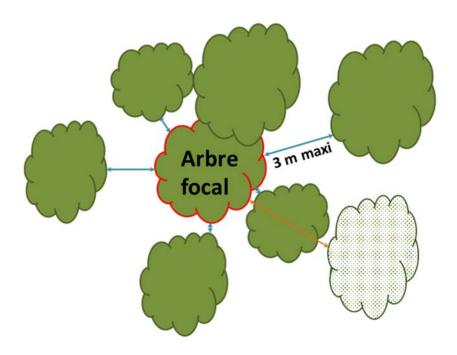


Figure 12 : Vue de dessus des houppiers de l'arbre focal entouré de ses voisins dont le houpier est situé à moins de 3m. L'individu représenté en clair est exclu du voisinage proche car trop loin du houppier focal.

IV. Evaluation de la défoliation sur feuilles et houppier

La majorité des arbres sélectionnés sur les sites européens ou dans les bois du Sud-Ouest de la France ont subi deux types d'estimation des dégâts par les insectes défoliateurs. La première est une mesure globale qui tient compte de l'ensemble du houppier. La méthode complète donne une estimation de la proportion de branches mortes, du taux de défoliation et de coloration anormale du feuillage. Elle est directement tirée et est une simplification du protocole de l'ICP Forests (Eichhorn et al. 2010, utilisée également par le Département de la Santé des Forêts pour la surveillance régulière de la santé des forêts françaises). Pour répondre à nos questions de recherche, seul un taux de défoliation par arbre a été retenu pour les analyses statistiques. En effet, bien que des attaques d'insectes défoliateurs ont la possibilité d'induire la mortalité des branches ou des anomalies de coloration du feuillage, d'autres facteurs inconnus peuvent aussi en être la cause (incident climatique, attaque de pathogènes). Le taux de défoliation a été calculé via les mesures relevées sur houppier. Le protocole appliqué sur le terrain sera décrit dans le paragraphe qui suit. La seconde observation des dégâts provoqués par les insectes a été réalisée directement sur le feuillage. Elle distingue les différentes guildes de défoliateurs qui peuvent avoir des réponses différentes à la diversité des arbres. La méthode détaillée sera décrite plus loin. Bien que ces données sur les feuilles aient été analysées, les résultats relatifs à ces données ne sont pas présentés dans les chapitres de thèse et seront valorisés ultérieurement. L'utilisation de ces deux méthodes d'évaluation de la défoliation avait pour objectif d'obtenir un état global de la santé de l'arbre et de connaitre ensuite les principales guildes responsables des dégâts.

1. Méthode d'évaluation de la défoliation globale sur houppier

Le protocole s'inspire de la méthode mise en place par l'ICP Forests (Eichhorn et al. 2010). Pour ce type d'évaluation globale, il est important d'avoir une définition du houppier de l'arbre. Celui-ci est considéré comme l'ensemble des branches vivantes situées au-dessus du fût, en partant de la plus basse jusqu'à la plus haute dans l'arbre. Il inclut également les branches mortes récemment ou soumises à des phénomènes de concurrence ou d'élagage naturel. Les gourmands présents sur le tronc ne font pas partie du houppier. La méthode distingue les parties du houppier notable et non-notable. Le houppier notable correspond à ses parties supérieures et latérales, exposées à la lumière, en excluant les zones inférieures ou latérales soumises à des phénomènes de concurrence (RSSDF 2011). Cette partie restante est le houppier non-notable, présent dans la partie ombragée de l'arbre. En peuplement, le houppier notable peut être appréhendé schématiquement en considérant la zone de houppier au-dessus de la ligne joignant les contacts latéraux avec les arbres voisins (Figure 13). Dans la suite du manuscrit, le houppier notable est appelé « houppier à la lumière », en opposition au « houppier à l'ombre » (nonnotable). La proportion du houppier à la lumière est donnée en pourcentage du houppier total (classes de 10%). Cette première étape peut être réalisée à l'œil nu par un opérateur entrainé. Par exemple, un arbre totalement dominé par les arbres voisins aura un pourcentage de houppier à la lumière de 0%.

Les arbres étudiés se trouvant en peuplement sur les sites d'étude, la proportion de houppier à la lumière peut devenir très faible, voire nulle dans le cas d'arbre dominé. Notre protocole a donc été adapté pour évaluer chaque partie du houppier (à la lumière et à l'ombre), alors que le protocole d'origine n'est appliqué que sur houppier à la lumière. Pour la suite de l'observation, une comparaison est réalisée entre l'arbre sélectionné et un arbre dit de « référence ». Ce dernier correspond à un arbre sain avec tout son feuillage, présent soit directement sur le site ou établi comme individu « théorique » à partir de photographies et des traits commun de l'espèce. Trois symptômes sont ensuite pris en compte sur chaque partie du houppier : les branches mortes (toutes tailles confondues), la défoliation (consommation de surface foliaire, présence de galles, enroulement de feuilles) et la coloration anormale des feuilles (couleur jaune, rouge, brun, taches). Le nombre de branches peut être compté afin de mieux estimer la proportion de branches mortes dans chaque partie du houppier. La défoliation correspond à la proportion de surface foliaire impactée par les insectes. Cette estimation réalisée sur le feuillage (donc le houppier vivant) exclue les branches mortes (houppier mort) de la notation. Enfin, la coloration anormale des feuilles est évaluée sur la surface foliaire restante (c'est-à-dire le pourcentage de surface foliaire anormalement coloré). Des notes d'intensité sont attribuées pour l'ensemble des branches et des feuilles présentes dans le houppier observé (Tableau 2) et l'observation peut nécessiter l'utilisation de jumelles. L'observation est faite sur au moins deux côtés différents du houppier pour tenir compte de l'ensemble des dégâts. Quand deux notes différentes sont attribuées, une note moyenne est calculée avec la médiane des classes de notation.

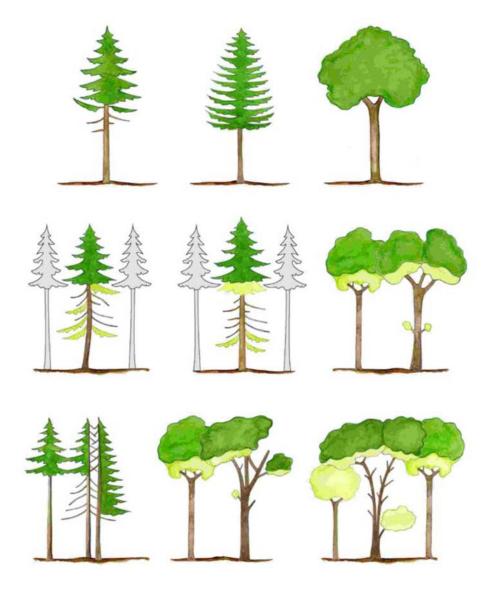


Figure 13 : Représentation des houppiers notables (en vert foncé) et non-notables (en vert clair) en fonction de la densité du peuplement (illustration de l'Office National des Forêts, tiré du RSSDF 2011).

Tableau 2 : Définition des classes de notes d'intensité de défoliation pour l'évaluation de l'état du houppier.

Notes	Classes de pourcentage	Correspondances qualitatives
0	0	Aucun problème observé
0.5	0.5 - 1	Observations ponctuelles, Traces
1	1 - 12.5	Léger -
2	12.5 - 25	Léger +
3	25 - 50	Modéré
4	50 - 75	Fort
5	75 - 100	Très fort, voire total

Etant donné que les évaluations sont effectuées sur des sous-ensembles du houppier (**Figure 14**), des calculs ultérieurs sont nécessaires pour ramener les mesures au houppier global. Différents niveaux de dégâts sont estimés :

- les branches mortes à la lumière = B_L , conséquences du cumul de différents incidents climatiques, ou causés par des attaques d'insectes phytophages (ex : défoliateurs, xylophages), de pathogènes (ex : chancre),
- la défoliation totale = D_T , principale conséquence des attaques d'insectes défoliateurs (ex : défoliateurs brouteurs, galligènes, larves mineuses),
- la coloration anormale totale du feuillage = C_T , résulte des attaques d'insectes (ex : galligènes, mineuses, cochenilles), d'acariens mais aussi de pathogènes (ex : oïdium du chêne),
- les branches mortes à la lumière + la défoliation totale = T_{BD} ,
- la totalité des dégâts = les branches mortes à la lumière + la défoliation totale + la coloration anormale totale du feuillage = T_{BDC} .

Les branches mortes sur la partie ombragée du houppier sont considérées comme résultant d'un élagage naturel et non un symptôme. Cette mesure est donc écartée des calculs de dégâts. On a alors :

•
$$B_L = P_{HL} \times P_{BL}$$

avec P_{HL} la proportion de houppier à la lumière et P_{BL} la proportion de branches mortes évaluée sur la partie à la lumière.

•
$$D_T = P_{VL} \times P_{DL} + (1 - P_{VL}) \times P_{DO}$$

avec P_{DL} et P_{DO} les proportions de défoliation sur le houppier à la lumière et à l'ombre, respectivement, et P_{VL} la proportion de houppier vivant à la lumière, telle que

$$P_{VL} = \frac{P_{HL} (1 - P_{BL})}{P_{HL} (1 - P_{BL}) + (1 - P_{HL}) (1 - P_{BO})}$$

avec *PBO* la proportion de branches mortes évaluée sur la partie à l'ombre.

•
$$C_T = P_{FL} \times P_{CL} + (1 - P_{FL}) \times P_{CO}$$

avec P_{CL} et P_{CO} les proportions de coloration anormale du feuillage observées sur le houppier à la lumière et à l'ombre, respectivement, et P_{FL} la proportion de surface foliaire disponible à la lumière, telle que

$$P_{FL} = \frac{P_{HL} (1 - P_{BL}) (1 - P_{DL})}{P_{HL} (1 - P_{BL}) (1 - P_{DL}) + (1 - P_{HL}) (1 - P_{BO}) (1 - P_{DO})}$$

•
$$T_{BD} = P_{HL} (P_{BL} + P_{DL} (1 - P_{BL})) + P_{DO} (1 - P_{HL}) (1 - P_{BO})$$

•
$$T_{BDC} = P_{HL} (P_{BL} + (1 - P_{BL}) (P_{DL} + P_{CL} (1 - P_{DL}))) + (1 - P_{HL}) (1 - P_{BO}) (P_{DO} + P_{CO} (1 - P_{DO}))$$

Pour illustrer ces calculs, un exemple est donné dans le matériel supplémentaire (*Supplementary material*) du chapitre III. de la partie 3 (**Figure S1**), se référent à l'article intitulé « Tree diversity limits the impact of an invasive forest pest ».

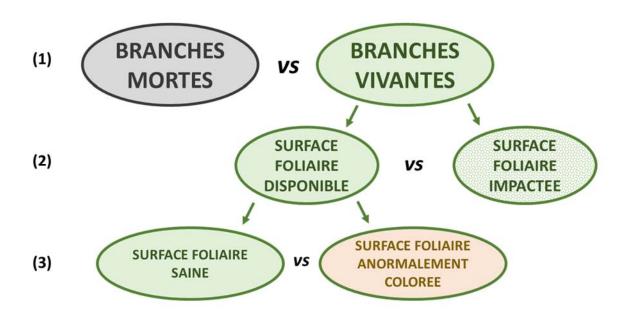


Figure 14 : Sous-ensembles du houppier pour l'évaluation des différents symptômes.

(1) Distinction entre branches mortes et vivantes (houppier mort *vs* houppier vivant). (2) Distinction entre surface foliaire disponible et endommagée (houppier défolié) sur le houppier vivant. (3) Distinction entre surface foliaire totalement saine et anormalement colorée.

2. Méthode d'évaluation de la défoliation sur feuille

Un échantillon de feuilles a été récolté pour avoir une évaluation des dégâts de défoliation par guilde d'insecte. La collecte des échantillons a toujours été effectuée avec l'accord des propriétaires. Sur chaque arbre sélectionné, deux branches ont été coupées au hasard ; une en haut de houppier, exposée autant que possible à la lumière, l'autre en milieu de houppier dans la partie ombragée. Différentes techniques ont été utilisées pour obtenir les branches : grimpe d'arbre, tir au fusil et échenilloirs (**Figure 15**). Sur chaque branche, 30 à 50 feuilles ont été prélevées (selon le type d'étude) de façon aléatoire. Les échantillons ont ensuite été stockés au congélateur à -18°C jusqu'à évaluation des feuilles. Au total, 67 700 feuilles ont été récoltées sur les sites européens et 14 200 dans les bois français.

Chaque feuille a été observée visuellement recto-verso en distinguant sept guildes de défoliateurs (**Figure 5**). La surface foliaire consommée par les insectes brouteurs a d'abord été estimée. Ensuite, celle retirée par les chenilles squeletteuses a été évaluée sur la surface foliaire restante. Une note a été attribuée selon sept classes de niveau de surface manquante (**Tableau 3**). Les traces de larves mineuses, galligènes, enrouleuses, lieuses et insectes piqueurs-suçeurs ont été prises en compte en présence/absence sur les sites européens et dénombrés pour l'étude

française. Seule l'espèce piqueuse-suçeuse *Trioza remota* a été retenue sur les chênes puisque la présence des nymphes au dos des feuilles est facilement détectable par rapport aux autres espèces de cette guilde. Les espèces de galligènes ont pu également être identifiées. Cependant, le nombre exact d'individus a été sous-estimé pour cette guilde car seules les galles ont été comptées. En effet, certaines galles peuvent abriter plusieurs larves selon les espèces.



Figure 15 : Différentes techniques de récolte du feuillage : grimpe, tir au fusil ou échenilloir.

Tableau 3 : Définition et illustration des classes de notes d'intensité pour l'évaluation de la surface endommagée sur feuilles.

Note	Classes de pourcentages	Surface foliaire consommée
0	0	
1	1 - 5	
2	6 - 10	
3	11 - 25	
4	26 - 50	
5	51 - 75	
6	> 76	

V. Méthodes statistiques utilisées

La suite de ce manuscrit présente uniquement les résultats tirés des analyses de la défoliation du houppier en fonction des différents facteurs étudiés. Aucun traitement des données sur feuille n'est montré ici, mais donnera lieu à des publications ultérieures. Toutes les données acquises lors de ce travail de thèse sont stockées dans une base de données, prochainement accessible sur demande (à virginie.guyot@ensat.fr).

Pour chacun des trois travaux présentés dans la partie 3 de ce manuscrit, les données de défoliation ont été analysées à l'aide de modèles mixtes (fonction *lmer* du package *lme4*, Bates et al. 2014), implicant principalement des variables de diversité définies comme facteurs fixes et les identités des essences étudiées, des parcelles, des bois ou des pays visités en facteurs aléatoires (selon l'analyse réalisée). La méthode de sélection des meilleurs modèles en comparant les AIC (ou AICc pour les plus petits échantillons) a été appliquée (Burnham & Anderson 2002) en utilisant la fonction SelMod du package pgirmess (Giraudoux 2014). Les modèles dont le ΔAIC était < 2 ont été considérés comme les modèles ajustant le mieux les données. Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Core team 2014).

Lire la seconde partie de la thèse