



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 agricoles. Institut National Polytechnique de Toulouse - INPT, 2015. Français. NNT : 2015INPT0096 . tel-02796418v2

HAL Id: tel-02796418

<https://hal.inrae.fr/tel-02796418v2>

Submitted on 17 Oct 2023

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.



Université
de Toulouse

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 succincte 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 laboratoire 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 passionnant 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 FounDiv, 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 anecdotes 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 houpriers 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, Francesco, 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 houprier. 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, « gragnounou ! gragnounou !! ».

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

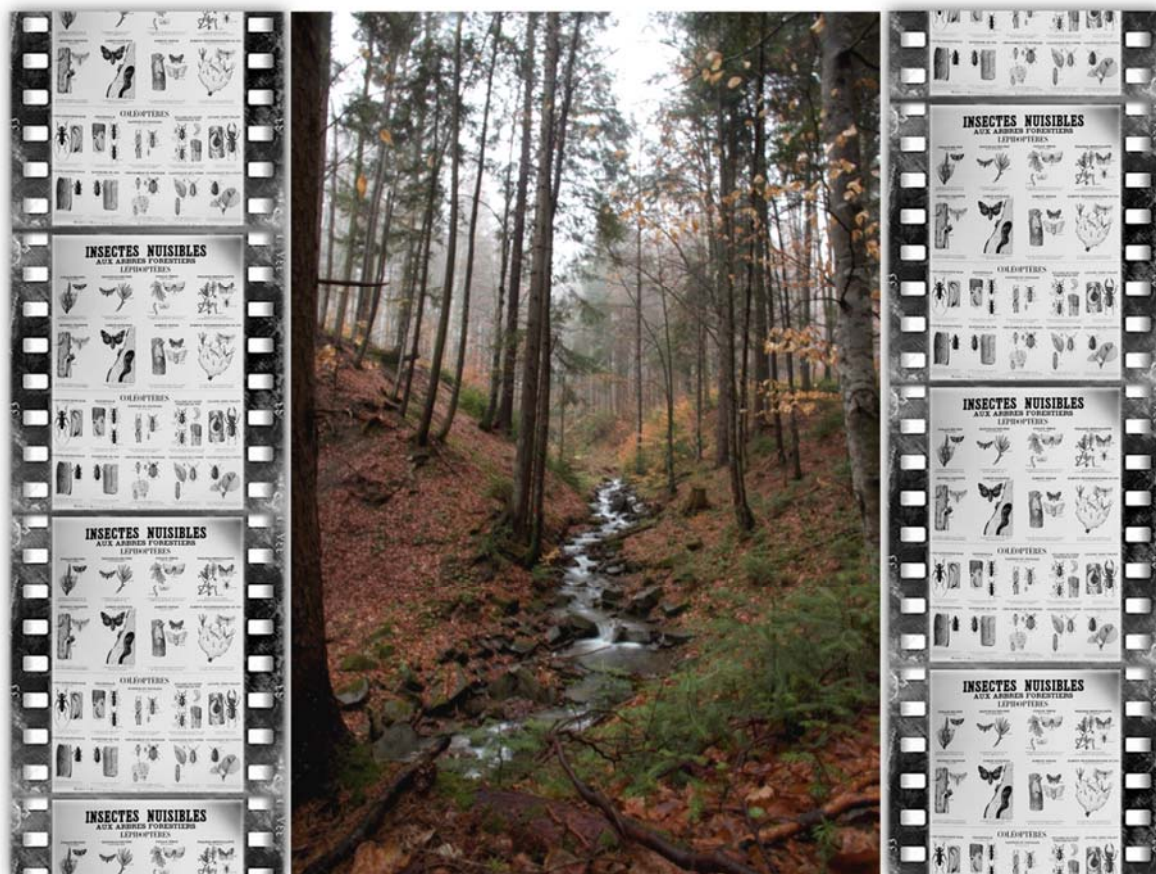
UMR 1202 – Biodiversité, Gènes et Ecosystèmes
Equipe Ecologie des Communautés
Site de Recherches Forêt Bois de Pierroton
69, route d'Arcachon
33612 CESTAS Cedex – France

SOMMAIRE

Partie 1 : Introduction générale	1
I. Diversité des arbres et rôle dans la productivité-stabilité-invasibilité de l'écosystème forestier	3
II. Service de régulation en forêt, présentation des principaux acteurs et scénarios potentiels	6
1. La forêt, importance de cet écosystème et préoccupations sanitaires	6
a. Importance sur le territoire et dans les services écosystémiques	6
b. Santé actuelle des forêts européennes	6
2. Grande diversité des insectes défoliateurs	10
a. Définition et méthodes d'échantillonnage en milieu forestier	10
b. Utilisations de la plante hôte par les insectes défoliateurs	10
3. Scénarios à prévoir sur le devenir des populations d'insectes dans le contexte des changements globaux	12
a. Evolution des facteurs abiotiques et impacts sur les populations d'insectes	12
b. Risques croissants vis-à-vis des espèces invasives	12
c. La forêt, écosystème préparé à ces changements ?	13
III. Mécanismes de résistance ou de susceptibilité par association, enjeux dans la dynamique de population des insectes défoliateurs	14
1. Mécanismes de résistance par association	15
2. Mécanismes de susceptibilité par association	17
3. Résistance ou susceptibilité par association dans la dynamique de colonisation des défoliateurs	18
IV. Question centrale de la thèse : résistance ou susceptibilité dans les forêts européennes ?	19
 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	24
2. Processus de sélection et description des parcelles d'étude	27
3. Publication dans Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics	29
III. Dispositif dans les petits bois des vallées et coteaux de Gascogne	43
1. Zone d'étude	44
2. Sélection des bois	45
3. Description des placettes	45
IV. Evaluation de la défoliation sur feuilles et houppier	47
1. Méthode d'évaluation de la défoliation globale sur houppier	48
2. Méthode d'évaluation de la défoliation sur feuille	51
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	67
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.....	120
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.....	168
 INDEX DES FIGURES	170
 INDEX DES TABLEAUX	171

Partie 1 : Introduction générale



pădure română © Ian Seiferling

I. Diversité des arbres et rôle dans la productivité-stabilité-invasibilité 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, Kely 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 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.

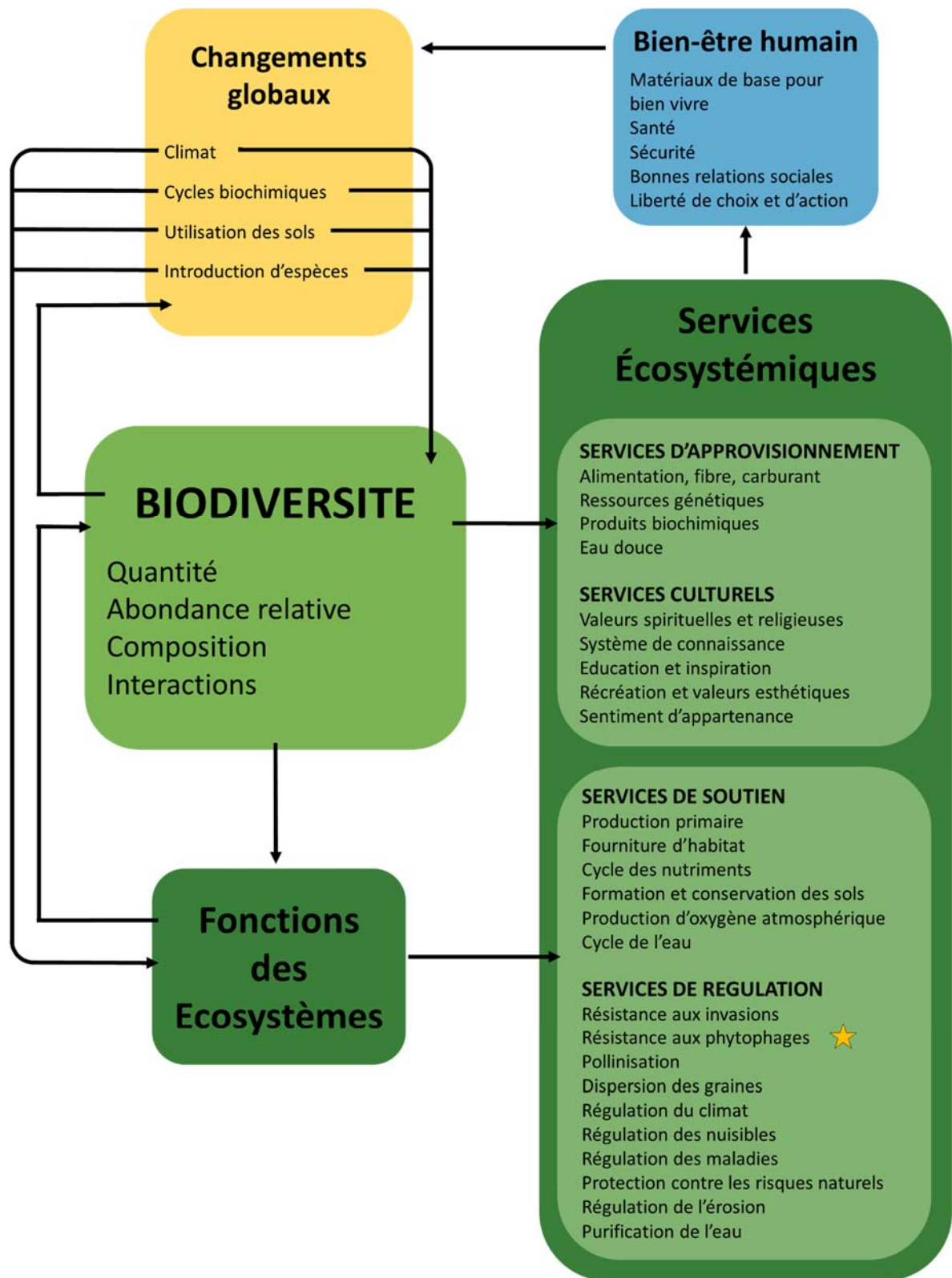


Figure 1 : Facteurs affectant la biodiversité, les fonctions et services des écosystèmes. La biodiversité est affectée par les changements globaux et impacte elle-même les processus des écosystèmes et le bien-être humain (d'après le [Millenium Ecosystem Assessment 2005](#)). L'étoile indique la position 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 biogéochimiques 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 défoliatrices, 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.

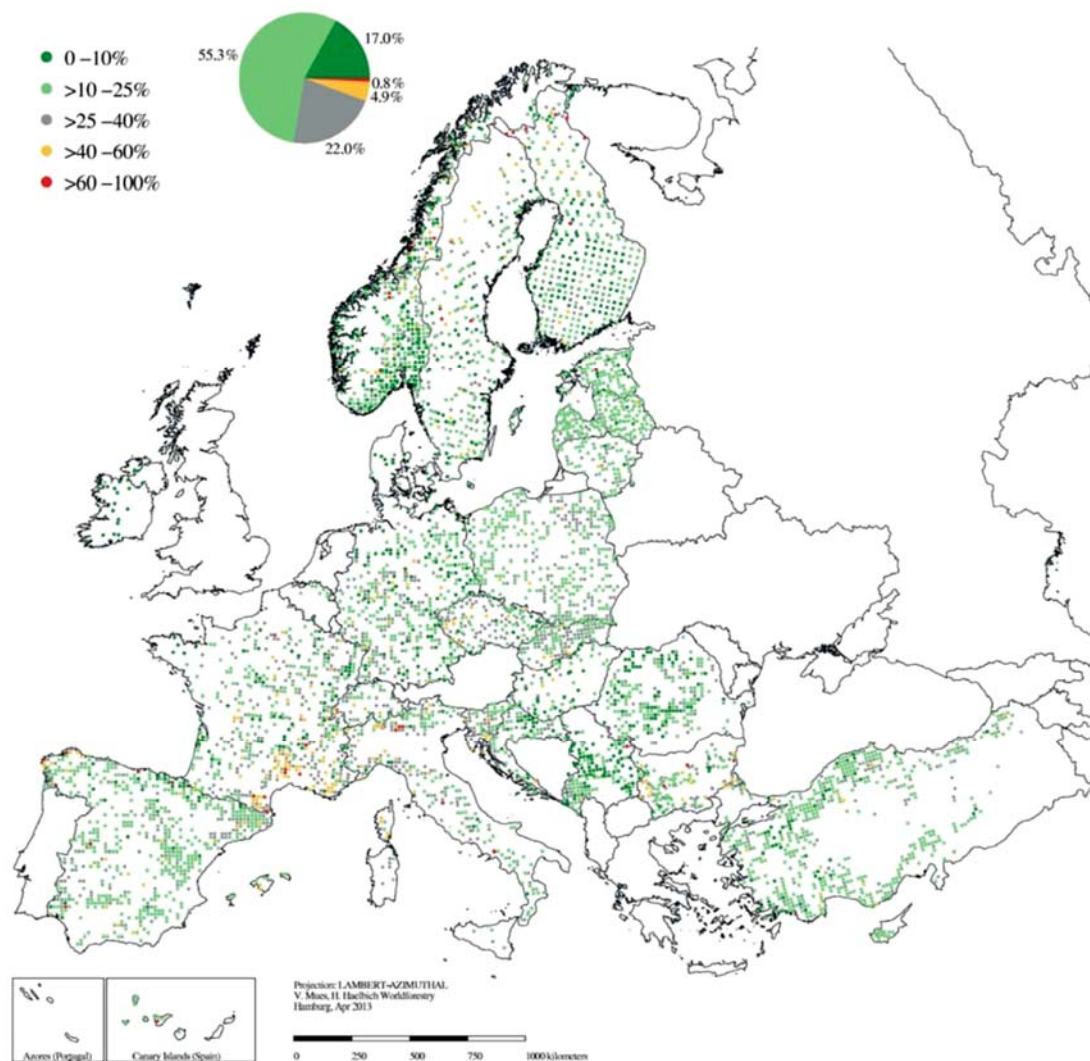


Figure 3 : Défoliation moyenne des arbres sur le territoire européen. Cinq classes de défoliation représentent l'évaluation de la condition du houppier réalisée sur toutes les essences du suivi sur maillage systématique de l'ICP Forests en 2012 (d'après le rapport exécutif de 2013 de l'ICP Forests, [Seidling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

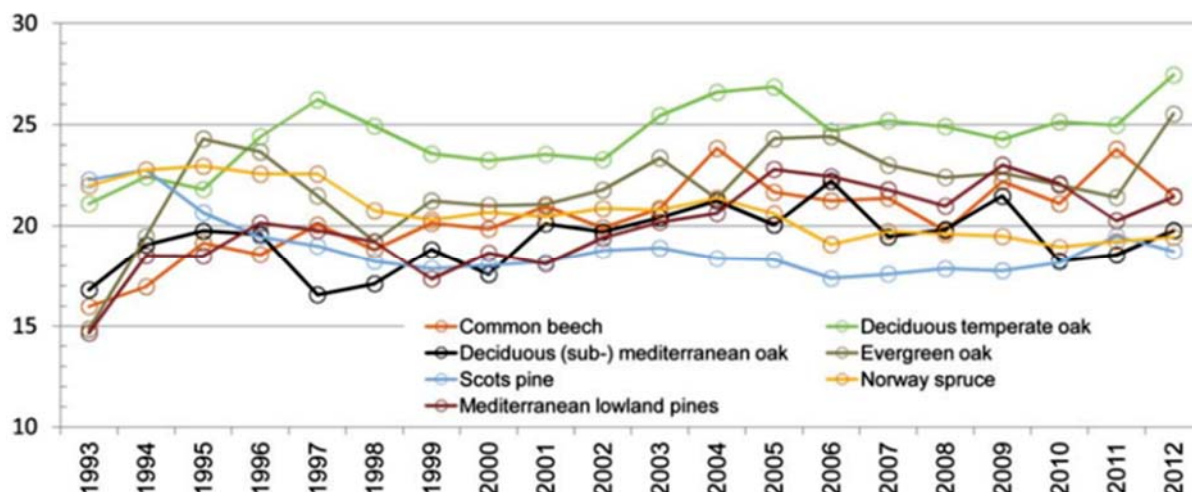


Figure 4 : Evolution de la défoliation des essences les plus communes en Europe enregistrée sur 20 ans. Le pourcentage moyen de sept guildes d'arbres est représenté (d'après le rapport exécutif de 2013 de l'ICP Forests, [Seidling et al. 2013](#))

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 créé 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 guildes) 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 : [Vehviläinen 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) fraîchement 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 guildes défoliatrice durant leur vie sous forme de larve et changent de guildes au stade adulte. Par exemple, l'orchestre du peuplier, *Isochnus populicola*, a une larve mineuse et un adulte brouteur ([Aslan et al. 1999](#)).

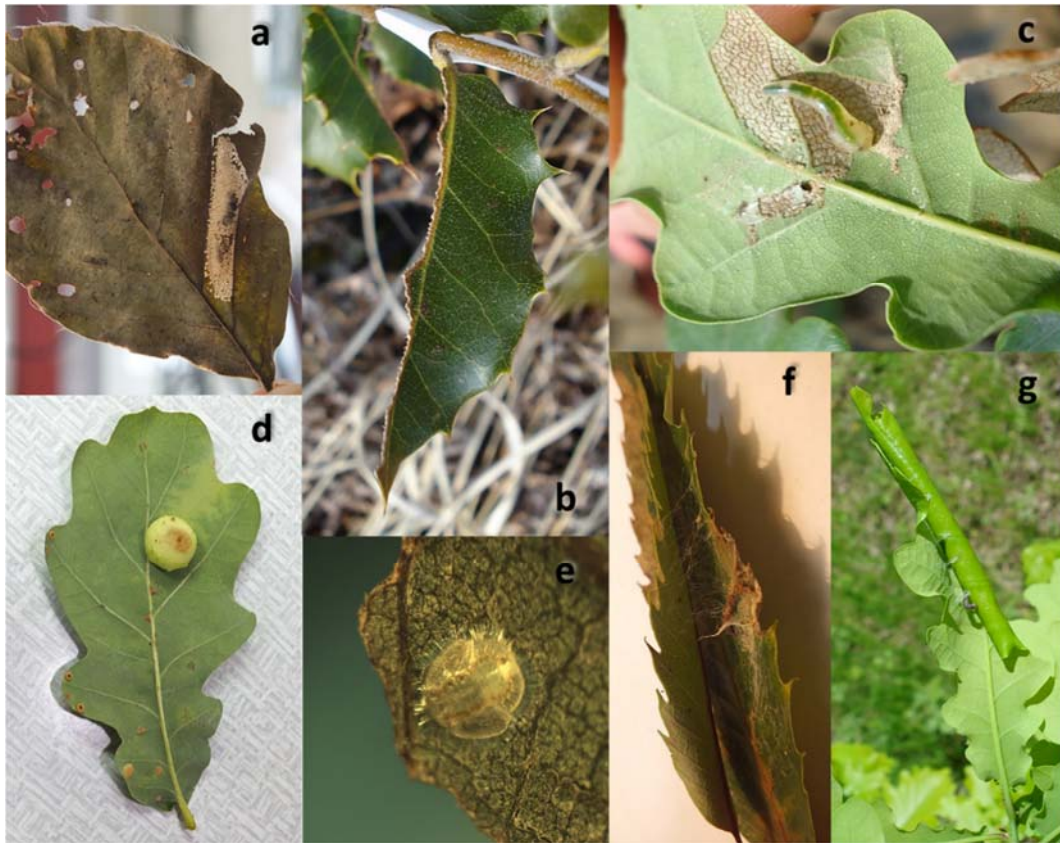


Figure 5 : Illustration de différentes guildes d'insectes défoliateurs. a : trace de larve de mineuse sur *Fagus sylvatica*, b : dégât de chenille brouteuse sur *Quercus ilex*, c : parenchyme consommé par larve de squeletteuse sur *Quercus robur*, d : multiples galls sur *Q. robur*, e : nymphe piqueur-suceuse 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 (Tschardtke & 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 plante-défoliateur apparaît 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 ectothermes, 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 entraîné 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.

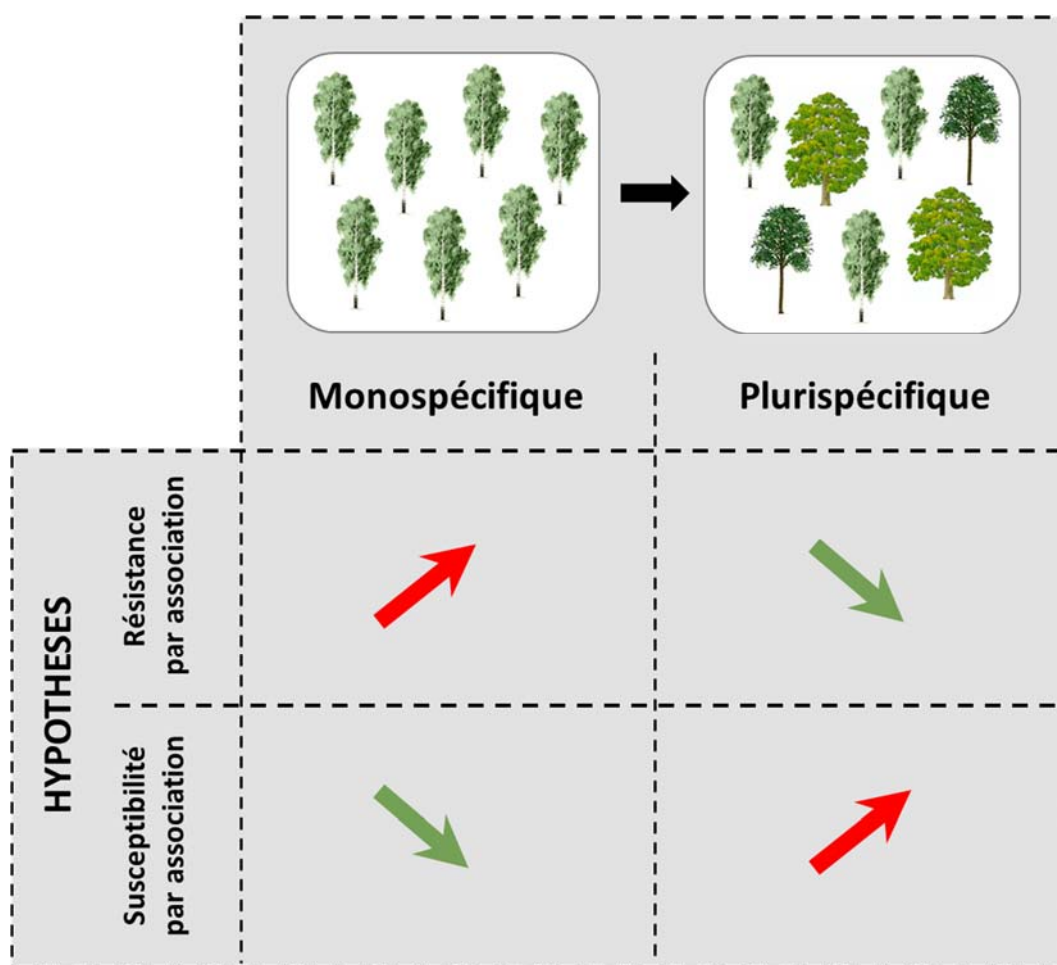


Figure 6 : Hypothèses de résistance et de susceptibilité par association. Un phénomène de résistance par association (RA) est observé lorsque les taux de défoliation enregistrés sur un hôte donné sont moindres lorsque celui-ci est présent en milieu plurispécifique comparé au monospécifique. La susceptibilité par association (SA) reflète un effet inverse de la diversité de la communauté végétale. Les flèches rouge représentent 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 lui-même 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 étayaient 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 chaîne trophique pourrait aboutir à favoriser la prédation intra-gilde. 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, Vehviläinen 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 guildes 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 ci-dessus. 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 peuvent 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 ($N_{\text{optimal}} = 4 \times 7 = 28$). 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 ($N_{\text{optimal}} = 3 \times 15 = 45$).

- 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 ($N_{\text{optimal}} = 2 \times 5 + 1 \times 10 + 1 \times 10 + 2 \times 5 + 2 \times 1 = 42$).

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

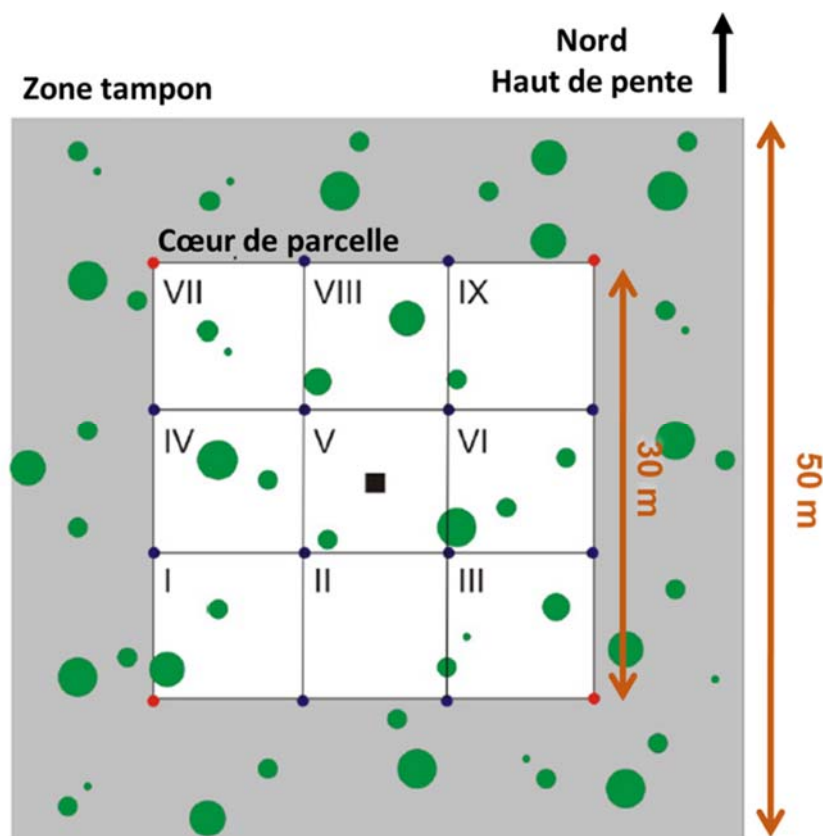


Figure 7 : Schéma d'une parcelle exploratoire (30x30m) découpée en 9 carrés de 10x10m numérotés de I à IX. Le centre de la parcelle est matérialisé par un carré noir. Les arbres sont représentés par des ronds verts, la zone grisée correspond à la zone tampon de 10m.

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 permutacionnelle (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 recevaient les mêmes coordonnées sur la parcelle.

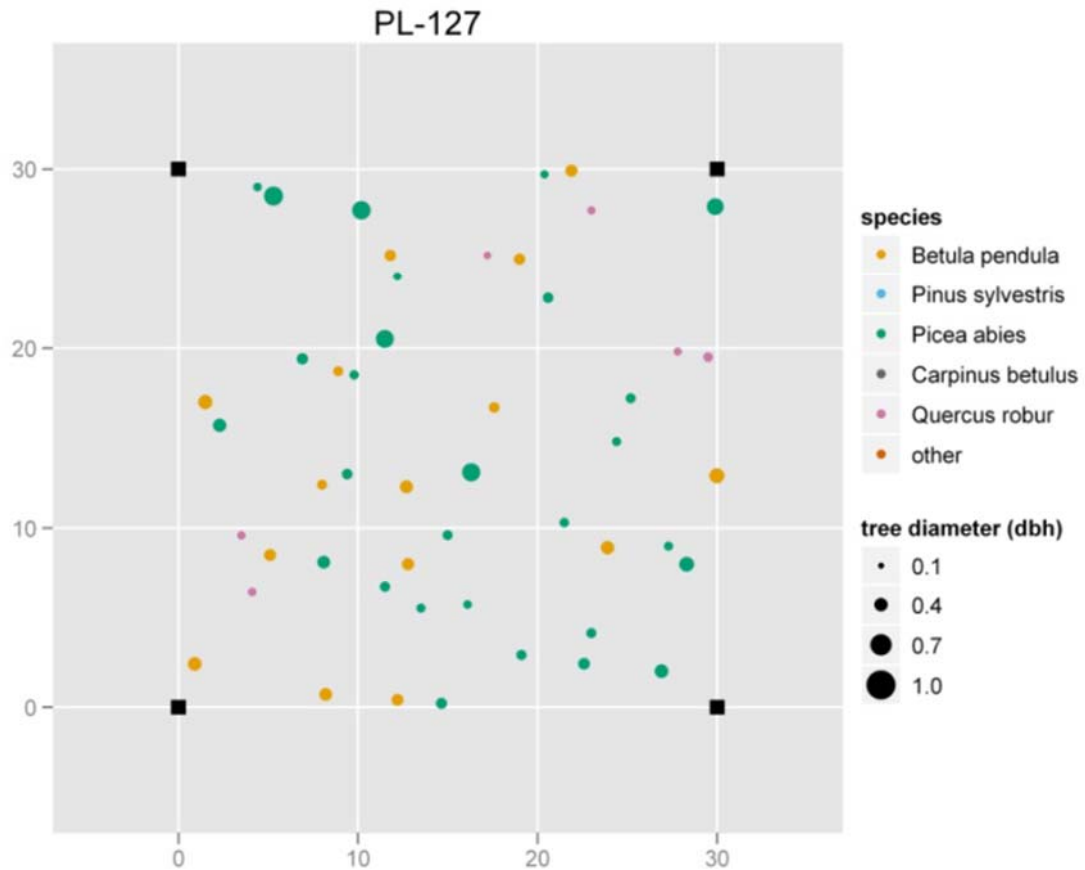


Figure 8 : Exemple de carte d'une parcelle, pour la parcelle n°127, en Pologne, avec un mélange de deux espèces (*Betula pendula* et *Picea abies*). Une couleur différente est donnée pour chaque espèce répertoriée. Le diamètre des points varie de manière proportionnelle au diamètre de chaque arbre (DBH).

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 Barbaro^l, 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 Castagneyrol^l,
Yohan Charbonnier^l, Ewa Chečko^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 Jactel^l, François-Xavier Joly^{aa}, Tommaso Jucker^s,
Simon Kolb^{cc}, Julia Koricheva^{dd}, Manfred J. Lexer^{ee}, Mario Liebergesell^b,
Harriet Milligan^{dd}, Sandra Müllerⁿ, Bart Muys^w, Diem Nguyen^o, Liviu Nichiforel^k,
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 Białołęka Geobotanical Station, Faculty of Biology, University of Warsaw, Poland

^h Museo de Ciencias Naturales, MNCN, CSIC, Spain

ⁱ 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

^l 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

^q Biodiversity & Climate Research Center and Goethe University, Frankfurt, Germany

^r 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

^x 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

* Corresponding author.

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

^{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^{gg} Department of Forest and Management of Environment and Natural Resources, Democritus University of Thrace, Greece^{hh} Department of Ecology, University of Alcalá, 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 et al., 2005a).

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 inventories.

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
<i>(a) Site description</i>						
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, nemoral coniferous, mixed broadleaved-coniferous	Beech	Mountainous beech	Thermophilous deciduous	Mediterranean mixed
Ownership	State, large private forest companies	State	State	State	State	State
MAT, MAP ^b	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, 500–600 m	Medium-steep slopes, 600–1000 m	Medium-steep slopes, 260–525 m	Flat-medium slopes, 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
<i>Stand developmental stage^d</i>						
(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
<i>(b) Platform design</i>						
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
<i>Species pool</i>						
<i>(1) Coniferous</i>						
<i>Abies alba</i>				x		
<i>Picea abies</i>	x	x	x	x		
<i>Pinus nigra</i>						x
<i>Pinus sylvestris</i>	x	x				x
<i>(2) Broadleaved</i>						
<i>Acer pseudoplatanus</i>			x	x		
<i>Betula pendula/pubescens</i>	x	x				
<i>Carpinus betulus</i>		x				
<i>Castanea sativa</i>					x	
<i>Fagus sylvatica</i>			x	x		
<i>Fraxinus excelsior</i>			x			
<i>Ostrya carpinifolia</i>					x	
<i>Quercus robur/petraea</i>		x	x		x	
<i>Quercus cerris</i>					x	
<i>Quercus faginea</i>						x
<i>Quercus ilex</i> (evergreen)					x	x

^aCategories of the European Environment Agency (EEA, 2007).^bMAT: mean annual temperature, MAP: mean annual precipitation.^cAltitude in metres above sea level.^dStand developmental stages according to Oliver and Larson (1996).

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

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 $\pm 20\%$ 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 three-species 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 understorey 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

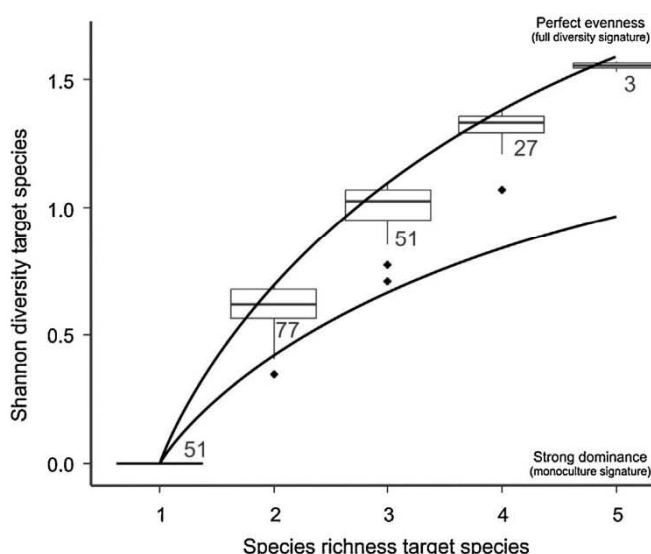


Fig. 2. Boxplots of the Shannon index of diversity for each of five species richness levels in the 209 selected plots. The number of plots in each species richness level is shown for each box. Here we used the total basal area of each species as a measure of abundance and omitted (low abundance) admixed 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 meta-analysis 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 multi-layered 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 m² core plot size (30 m × 30 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 m² plots (30 m × 30 m), subdivided into nine 100 m² subplots, were established in the selected sites using wooden poles (Fig. 5a). The position (±0.5 m) and diameter at breast height (dbh, ±0.5 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 below-ground 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

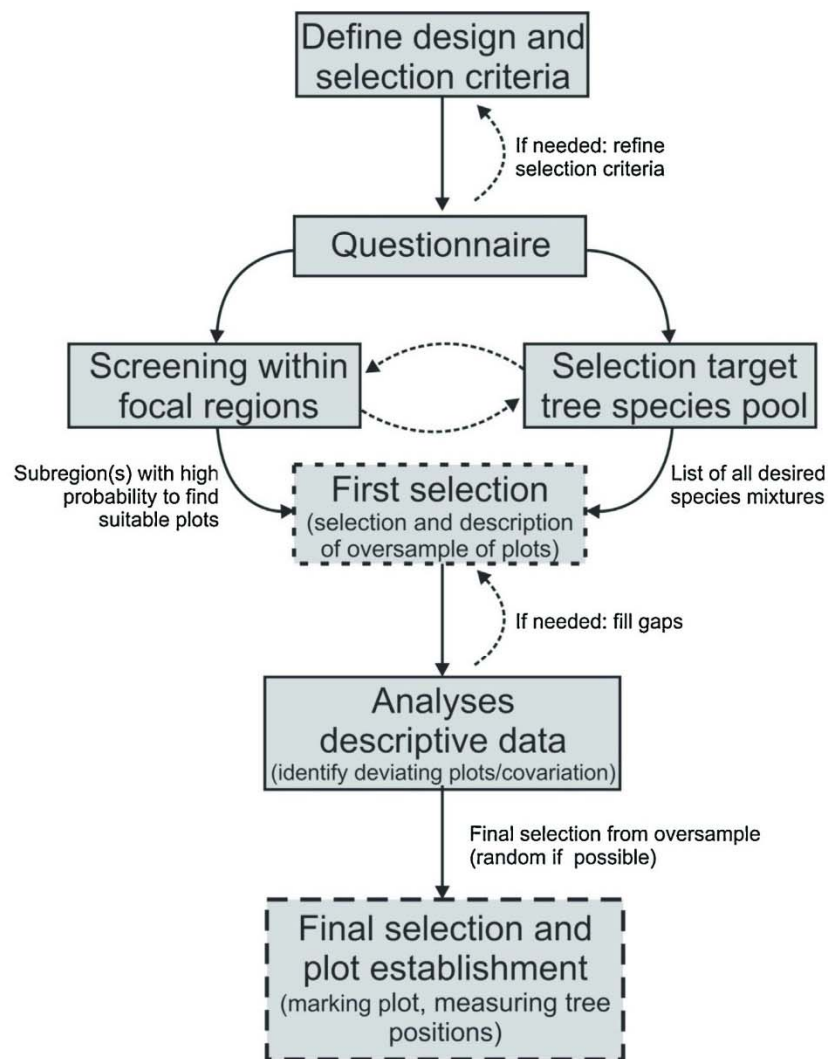


Fig. 3. Schematic overview of the plot selection procedure. Dashed lines show iterative steps and the two dashed boxes indicate plot characterization phases. After designing the research platform and defining the plot selection criteria, a questionnaire was sent to every local manager to verify potential 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.

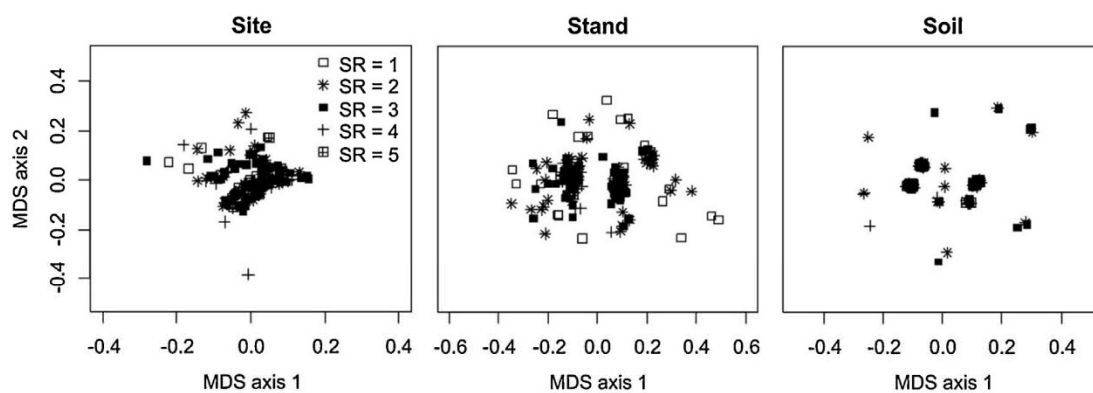


Fig. 4. Result of a non-metric multidimensional scaling ordination on soil, stand and site descriptors of 164 preselected sites in Białowieża (Poland) (descriptors in Appendix 2). We used Gower dissimilarities with the [Podani \(1999\)](#) extension to ordinal variables. Permutational analysis of variance (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).

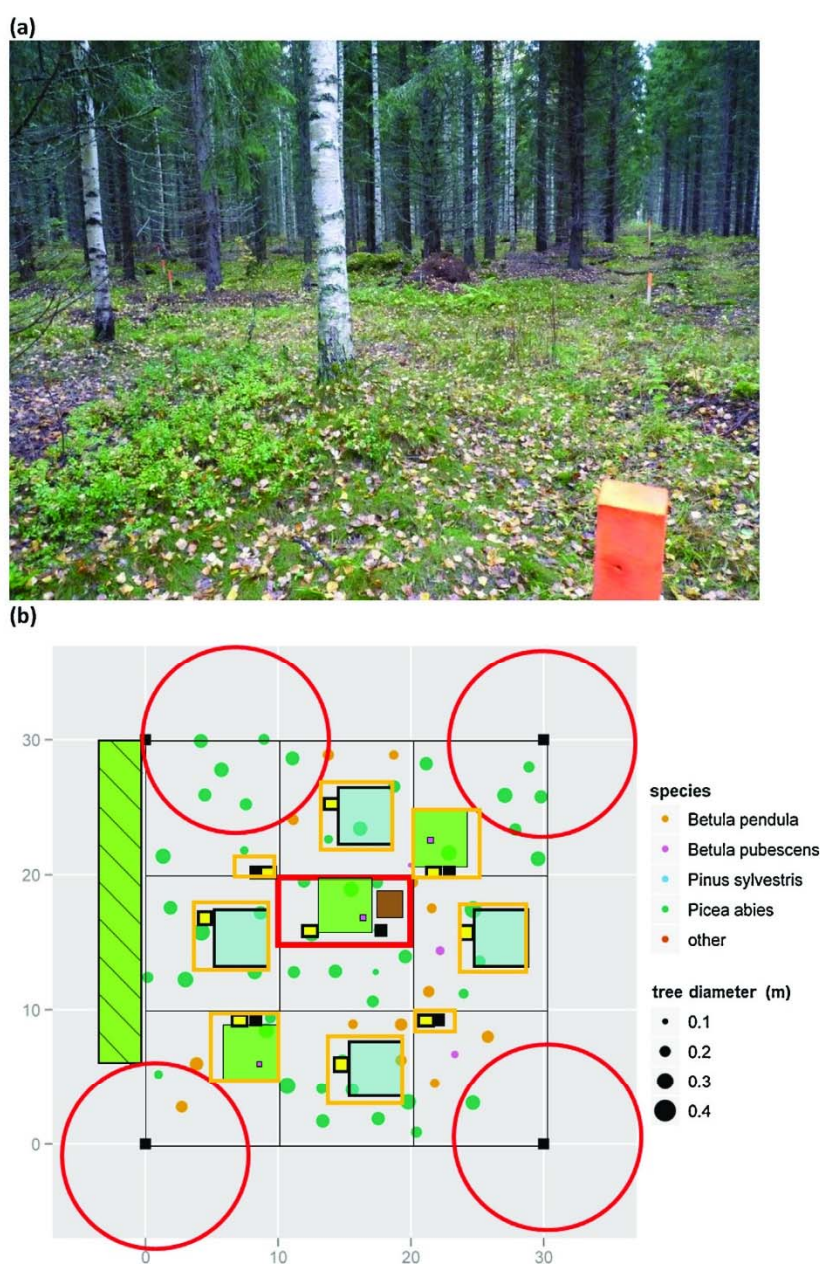


Fig. 5. (a) Photograph of an established plot in North Karelia, Finland (two-species mixture with *P. abies* and *B. pendula/pubescens*). The photo was taken from a corner post and shows a plot border and a plot diagonal; the wooden poles are at every 10 m (Photograph by Timo Domisch). (b) Example of a detailed plot scheme for this 30 m × 30 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 Vandekerckhove 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 functioning 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 driver 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., Bosdorf, 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 importance 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, J., 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, pp. 78–93.
- 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, e17434.
- Hillebrand, H., Bennett, D., Cadotte, M., 2008. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89, 1510–1520.
- Hillebrand, H., Matthiessen, B., 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress 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 species identities and interactions to ecosystem function. *Ecology* 90, 2032–2038.
- Kirwan, L., Lüscher, A., Sebastia, M.T., Finn, J.A., Collins, R.P., Porceddu, C., Helgadottir, A., Baadshaug, O.H., Brophy, C., Coran, C., Dalmanndóttir, 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., Kadz-iulienė, 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. Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 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. Reviewing 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 characters. *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., Nijis, 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., Luysaert, 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/j.1757-1707.2012.01169.x>.
- Solan, M., Godbold, J., Symstad, A., Flynn, D., Bunker, D., 2009. Biodiversity-ecosystem 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 relevant to conservation? *Ann. Rev. Ecol. 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., Vanhelle-mont, 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).

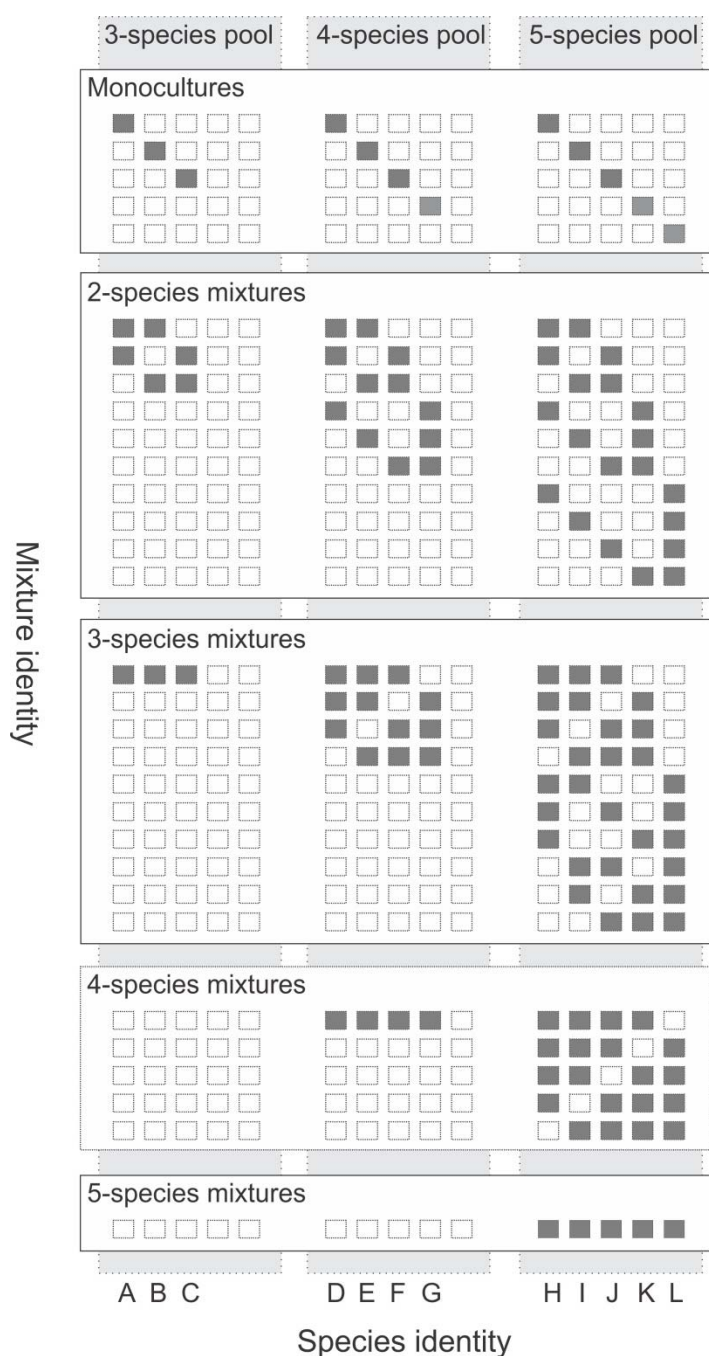
Orthogonality of species diversity: Orthogonality means the statistical independence of species diversity from other factors. Only orthogonal designs allow the effect of species diversity to be completely uncorrelated with that of other variables and covariates (e.g., species identity, environment, management) (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).



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

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**).

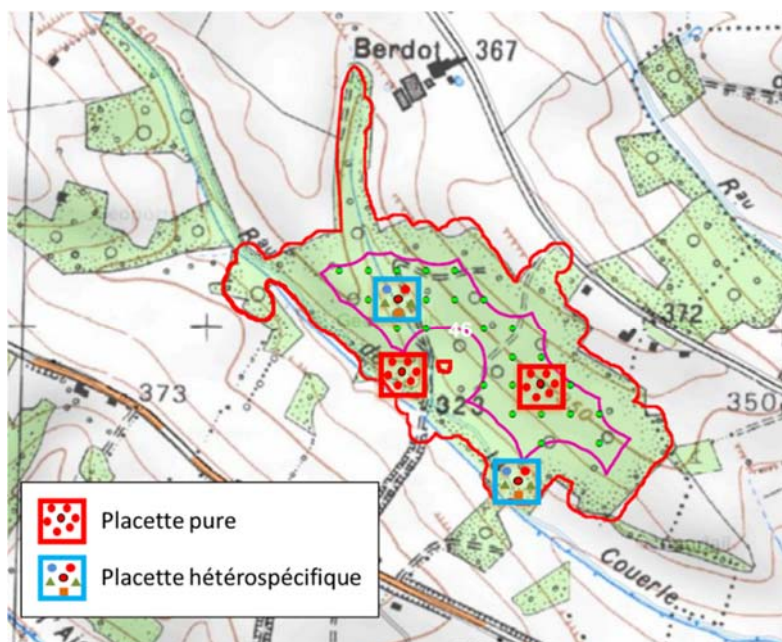


Figure 9 : Représentation d'un bois sur fond de carte IGN avec des placettes pures et hétérospécifiques situées en lisière et à l'intérieur du bois. La limite interne de la lisière est désignée en violet.

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](#)).

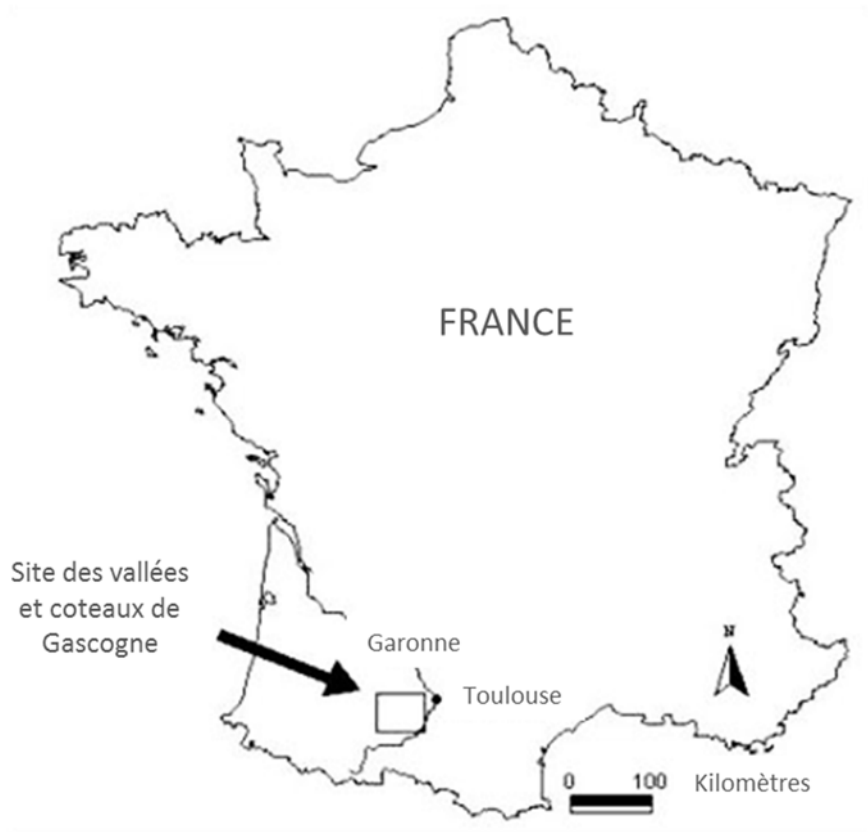


Figure 10 : Carte de localisation du site d'étude des vallées et coteaux de Gascogne (d'après [Alignier 2010](#)).

2. Sélection des bois

L'échantillon était constitué 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 c  p  e ne d  passaient pas deux brins et le plus gros des deux a   t   consid  r  . Pour la s  curit   des grimpeurs (  tape de r  colte des feuilles) et pour des raisons techniques, un   tat de sant   a bri  vement   t     valu   (d'apr  s la m  thode ARCHI d  velopp  e par Dr  nou et al. 2011) et le nombre de r  it  rations compt  es. 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/co-dominant, domin   ou sous-  tage) ont   t   attribu  s pour les arbres voisins. Dans le cas de c  p  es, le nombre de brins r  pondant    une distance maximale de 3m entre houppiers (par rapport au ch  ne focal) a   t   compt   et le diam  tre du plus gros brin a   t   mesur  .

Des informations plus g  n  rales sur les placettes ont   galement   t   relev  es, telles que les coordonn  es GPS, la position (lisi  re ou int  rieur), l'occupation du sol adjacent au bois, l'exposition, la situation de la placette par rapport au relief et la hauteur moyenne de la canop  e. Un total de 293 ch  nes focaux accompagn  s de 2964 arbres voisins ont   t   d  crits. Bien que toutes les donn  es r  colt  es ne soient pas directement utiles pour r  pondre    notre probl  matique pos  e, celles-ci alimentent une base de donn  es relative    ce dispositif exp  rimental. Ainsi, la p  rennit   du r  seau de placettes constitu   est assur  e et pourra   tre r  utilis   pour des   tudes futures. Les coordonn  es GPS des placettes et l'identit   de chacun des individus pris en compte sont publi  es sur le portail du GBIF (<http://www.gbif.org>) et accessible    l'ensemble de la communaut   scientifique (<http://doi.org/10.15468/nkxooz>).

L'  chantillon de ch  nes focaux a ensuite   t   r  duit afin de limiter les facteurs confondants entre les placettes et celles dont l'accessibilit     tait trop contraignante ont   t     limin  es. Le nombre de placettes a donc   t   r  ajust      partir du ressenti du terrain appuy   par une classification ascendante hi  rarchique.



Figure 11 : Vue a  rienne d'un bois avec les limites de la lisi  re, de la zone tampon et de l'int  rieur du bois. Une coupe claire a provoqu   un recul de la limite du milieu interne du bois.

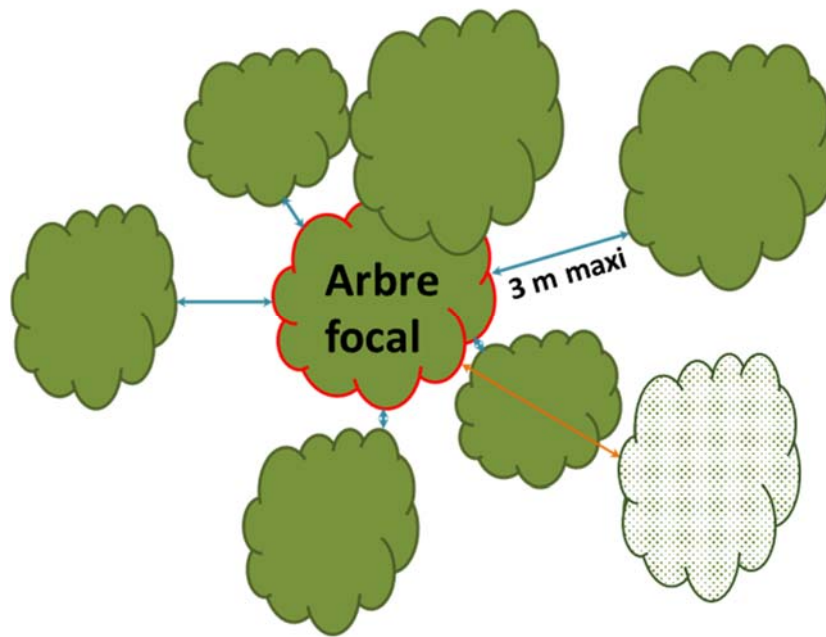


Figure 12 : Vue de dessus des houppiers de l'arbre focal entouré de ses voisins dont le houpier est situé à moins de 3m. L'individu représenté en clair est exclu du voisinage proche car trop loin du houpier focal.

IV. Evaluation de la défoliation sur feuilles et houpier

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 houpier. 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 houpier. 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 connaître 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 » (non-notable). 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 entraîné. 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.

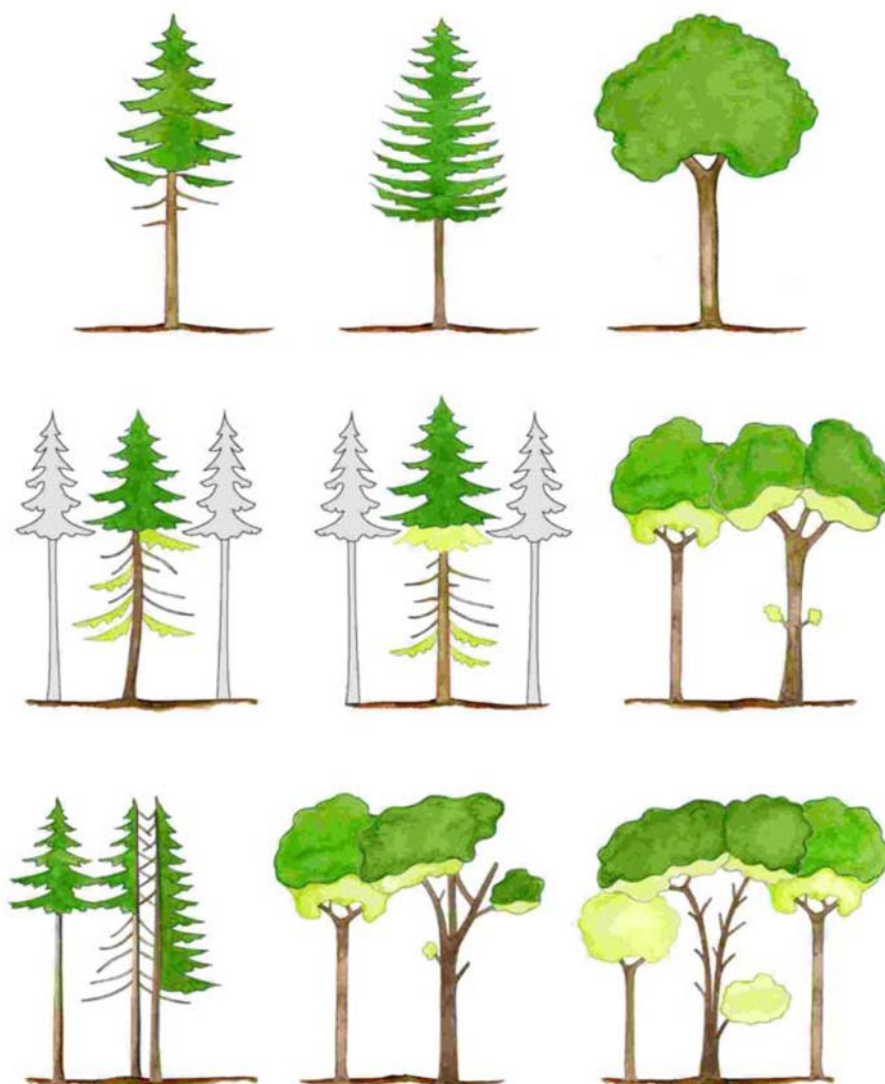


Figure 13 : Représentation des houppiers notables (en vert foncé) et non-notables (en vert clair) en fonction de la densité du peuplement (illustration de l'Office National des Forêts, tiré du [RSSDF 2011](#)).

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 :

$$\bullet B_L = P_{HL} \times P_{BL}$$

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.

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

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 P_{BO} la proportion de branches mortes évaluée sur la partie à l'ombre.

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

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

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

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

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

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

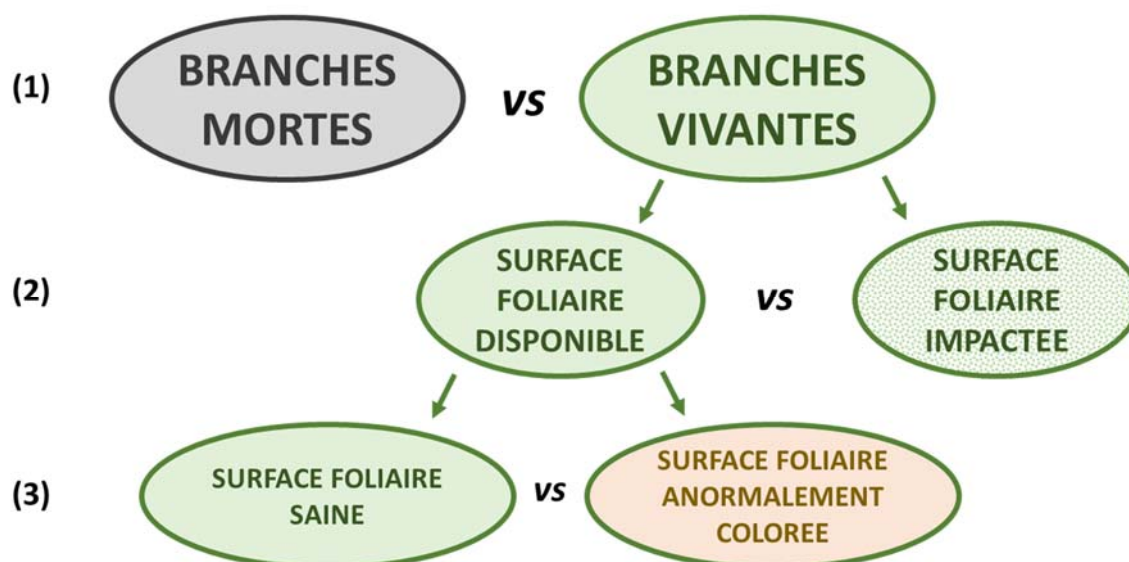


Figure 14 : Sous-ensembles du houppier pour l'évaluation des différents symptômes.

(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 guildes 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 l'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-suceurs ont été prises en compte en présence/absence sur les sites européens et dénombrés pour l'étude.

française. Seule l'espèce piqueuse-suceuse *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 guildes. Les espèces de galligènes ont pu également être identifiées. Cependant, le nombre exact d'individus a été sous-estimé pour cette guildes 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](#)), impliquant 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](#)).

Partie 3 : Patron de défoliation, les résultats



bosques españoles

I. Réponse globale des insectes défoliateurs à la diversité forestière

De nombreux travaux ont tenté de mettre en évidence le patron général de réponse des insectes défoliateurs à la diversité des arbres. Cependant, les différents dispositifs utilisés ont montré des réponses très contrastées, parfois neutres. Cette question n'a que très rarement été abordée sur un gradient de diversité forestière réalisé en milieu mature. En intégrant l'ensemble des dégâts foliaires observés sur le houppier, l'objectif de ce premier chapitre était donc de répondre à la question suivante : Quel est le patron général de réponse des insectes défoliateurs à la diversité des arbres dans les forêts matures d'Europe ?

Article soumis le 22 juin 2015 à Biology Letters

Résumé en français

Les dégâts causés par les insectes en forêts devraient augmenter avec le changement global. La diversité des arbres pourrait atténuer cet impact, mais une démonstration claire de la relation diversité-résistance fait défaut dans les forêts aménagées. Nous avons utilisé un réseau de 208 parcelles forestières échantillonnées le long de deux gradients orthogonaux, l'un basé sur la richesse spécifique des essences d'arbres et l'autre sur la latitude pour évaluer la défoliation totale sur des arbres matures en forêts d'Europe. Nous avons trouvé une relation positive entre la diversité forestière et la résistance aux insectes défoliateurs étant donné que globalement, la défoliation a diminué significativement avec le nombre d'espèces d'arbres dans les forêts matures échantillonnées. Ce patron de résistance par association était très constant pour la plupart des essences et des régions étudiées, indépendamment du climat. Ces résultats confirment le grand potentiel des forêts diversifiées à faire face à de futures perturbations biotiques dans un monde en plein bouleversement.

Mots-clefs

Biodiversité, Défoliation, Insecte, Résistance par association

Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe

Virginie Guyot^{1,4*}, Bastien Castagneyrol^{3,4}, Aude Vialatte^{1,2}, Marc Deconchat¹, Hervé Jactel^{3,4}

¹ INRA, DYNAFOR, UMR 1201, 31326 Castanet Tolosan, France

² Université de Toulouse, INPT-ENSAT, DYNAFOR, UMR 1201, 31326 Castanet Tolosan, France

³ Université de Bordeaux, BIOGECO, UMR 1202, 33405 Talence, France

⁴ INRA, BIOGECO, UMR1202, 33612 Cestas, France

* E-mail: virginie.guyot@ensat.fr

Abstract

Forest pest damage is expected to increase with global change. Tree diversity could mitigate this impact, but unambiguous demonstration of the diversity-resistance relationship is lacking in managed forests. We used a network of 208 forest plots sampled along two orthogonal gradients of increasing tree species richness and latitudes to assess total defoliation on mature trees in Europe. We found a positive relationship between forest diversity and resistance to insect herbivores as overall damage significantly decreased with the number of tree species in mature forests. This pattern of associational resistance was highly consistent across tree species and regions, irrespective of their climate. These findings confirm the greater potential of mixed forests to face future biotic disturbances in a changing world.

Keywords

Associational resistance, Biodiversity, Defoliation, Insect

Introduction

Biodiversity is widely acknowledged to support many forest ecosystem functions (Balvanera et al. 2006) and services (Gamfeldt et al. 2013). However they can be jeopardized by pest damage (Boyd et al. 2013), which are likely to increase under global change, including climate change (Jactel et al. 2012) and biological invasions (Kenis et al. 2009). Preventive pest management methods are therefore urgently needed to preserve the integrity and functioning of forests.

Interestingly biodiversity may also support a service of pest regulation. Quantitative reviews have shown that diverse forests are less prone to pest insects than tree monocultures (Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2014a) including to invasive species (Guyot et al. 2015), which suggests associational resistance (AR, Barbosa et al. 2009). However recent studies reported a lack of any tree diversity effect (Haase et al. 2015) or even the opposite, i.e. more damage in mixed forests (associational susceptibility AS, Schuldt et al. 2010). Still, these results mainly rely on studies that assessed damage on tree saplings in tree diversity experiments. We are therefore lacking an estimate of forest diversity effect on overall tree damage in mature stands. Moreover, insect herbivory changes along biogeographical gradients (Rodríguez-Castañeda 2013). Whether this affects the persistence of AR across a large range of latitudes and thus whether AR could stand under warmer climates, is still unknown.

We estimated crown defoliation in mature forest stands sampled along two orthogonal gradients of increasing tree species richness and latitudes in Europe (Baeten et al. 2013, part 2, chapter II.3). By controlling these two factors we could investigate the stationarity of associational resistance patterns across a large range of climatic conditions. More specifically we compared the effects of different forest diversity variables on total insect damage at both the stand and the tree species levels.

Material and methods

Insect damage was assessed in a network of 208 mature forests in six European regions of Mediterranean, temperate and boreal areas (Baeten et al. 2013, part 2, chapter II.3). In each region, forest plots were sampled under homogeneous abiotic and management conditions, along a gradient of tree diversity ranging from monocultures of the locally most common tree species (« focal species ») to mixtures of two, three, four or five species, depending on the regional species pool. Each plot was delimited by a 900m² square surrounded by a 10m buffer area to avoid edge effects. A total of 11 broadleaved and 4 conifer focal species were assessed (Table 4). Six individual trees per focal species were sampled at random among the dominant ones in pure stands, three in mixed stands.

Total insect damage in sampled trees was estimated using the crown condition survey protocol developed by ICP Forests (Eichhorn et al. 2010). We considered damage as leaf area reduction in tree crown, hereafter termed as defoliation. To assess defoliation, a comparison was made between the focal tree and a “reference tree”, i.e. a healthy tree with full foliage in its vicinity. The assessment was done with binoculars by the same observer (VG) for all trees, from at least two sides of the crown to account for all damage. Where different percentages of defoliation were attributed to a focal tree from different sides, the mean percentage was used (see Guyot et al. 2015 for details). Three regions were visited in summer 2012 and the other

three in summer 2013, starting from the south to follow leaf phenology, but all trees from a given region were sampled within the same three weeks.

The mean percent of defoliation per plot and per species was used as response variable (after *log* transformation). Linear mixed effect models were used to test for the effect of tree diversity on defoliation, using the *lmer* function in the *lme4* package in *R* (Bates et al. 2014). Four plot diversity variables were tested as fixed effects in separate models: tree species richness, a Shannon index of tree diversity, proportion of focal species and proportion of conifers, the latest three based on species-specific basal areas. In addition the mean annual temperature of the region was tested in interaction with diversity variables. Focal tree species identity and regions were used as random factors. The best models were selected using Akaike's information criterion (AIC) method.

Then effect of tree species richness on species-specific defoliation was modelled for each species in each region separately. Model parameter estimates (i.e. regression slopes) were then averaged across regions for a given tree species or across species for a given region, using weighted means (*eqn1* in Supplementary material).

In all four focal conifer species, mean defoliation was on average below 1%. They were therefore discarded from analyses, the study focusing on the eleven broadleaved species.

Table 4: List of focal tree species assessed for insect damage along gradients of tree species richness in six European regions.

Focal tree species	Number of sampled trees per species per region						Mean ($\pm$ SE) % defoliation per plot
	Col. Metal. (Italy)	Alto Tajo (Spain)	Hainich (Germany)	Bialowieza (Poland)	Râsca (Romania)	North Karelia (Finland)	
<i>Carpinus betulus</i>				82			14.1 ($\pm$ 1.6)
<i>Castanea sativa</i>	73						13.4 ($\pm$ 1.6)
<i>Quercus robur - petraea</i>	57		45	75			11.6 ($\pm$ 1.4)
<i>Quercus faginea</i>		77					9.2 ($\pm$ 1.0)
<i>Fagus sylvatica</i>			94		65		6.7 ($\pm$ 0.7)
<i>Fraxinus excelsior</i>			71				5.9 ($\pm$ 0.7)
<i>Acer pseudoplatanus</i>			53		43		5.3 ($\pm$ 0.4)
<i>Quercus cerris</i>	74						4.9 ($\pm$ 0.6)
<i>Betula pendula</i>				72		62	3.8 ($\pm$ 0.2)
<i>Quercus ilex</i>	74	51					2.3 ($\pm$ 0.3)
<i>Ostrya carpinifolia</i>	58						1.7 ($\pm$ 0.3)
<i>Picea abies</i>			34	75	53	61	0.9 ($\pm$ 0.2)
<i>Pinus nigra</i>		76					0.5 ($\pm$ 0.2)
<i>Abies alba</i>					52		0.5 ($\pm$ 0.2)
<i>Pinus sylvestris</i>		56		75		61	0.1 ($\pm$ 0.0)
Annual mean temperature ($^{\circ}$ C)	13.1	9.7	7.4	6.9	5.5	2.1	
Maximal tree species richness per plot	4	4	4	5	4	3	

Results

Amongst the 1669 sampled trees, crown defoliation varied from 0 to 62.5%. At the plot level the mean tree defoliation ranged from 2% to 14% in broadleaved species and was consistently below 1% in conifers.

At the plot level, model comparison based on *AIC* identified tree species richness as the single best variable fitting mean tree defoliation (**Table S1** in Supplementary material) which decreased with increasing number of tree species ($F = 16.01$, $P < 0.001$, **Figure 16**). Predicted mean tree defoliation in broadleaves varied from 9.6% in monocultures to 6.6% in mixtures of five species. Mean annual temperature of the region was never retained by model selection either alone or in interaction with forest diversity variables (**Table S1** in Supplementary material).

At the tree species level, associational resistance was the most common pattern (**Figure 17**). It was observed in all six regions and in eight out of eleven broadleaved species, although this effect was significant in only four species $\times$ country combinations.

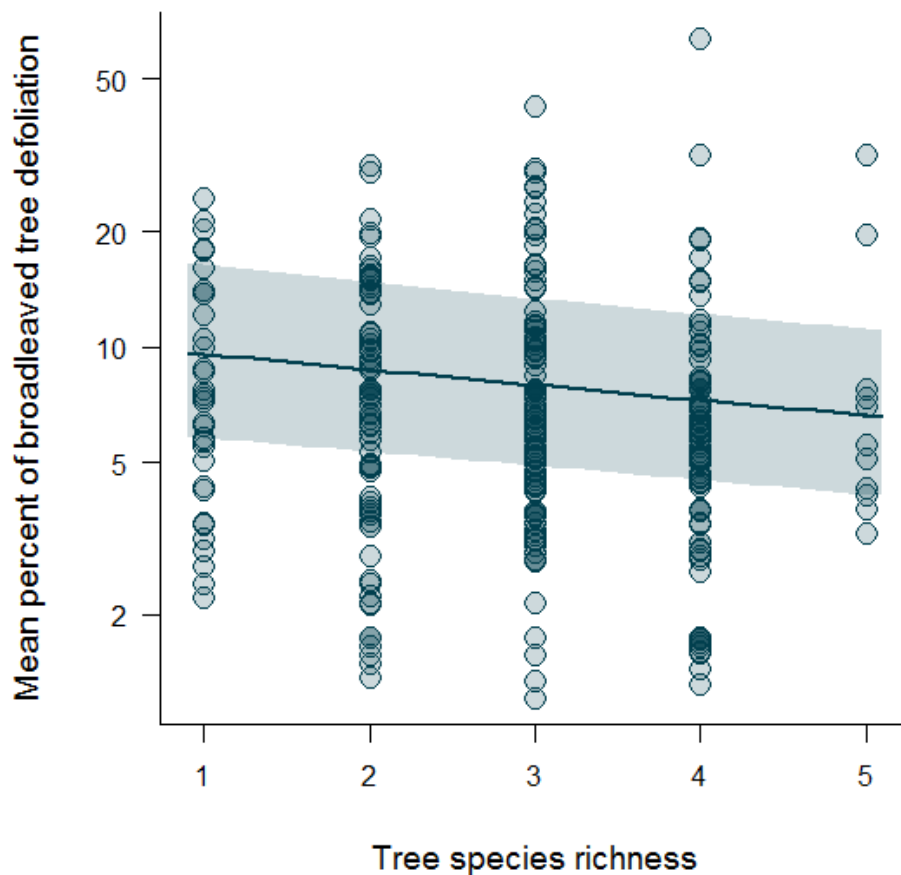


Figure 16: Relationship between mean percent of broadleaved tree defoliation per plot and tree species richness in mature European forests. The solid line and the shaded area show predictions from linear mixed model with corresponding confidence interval.

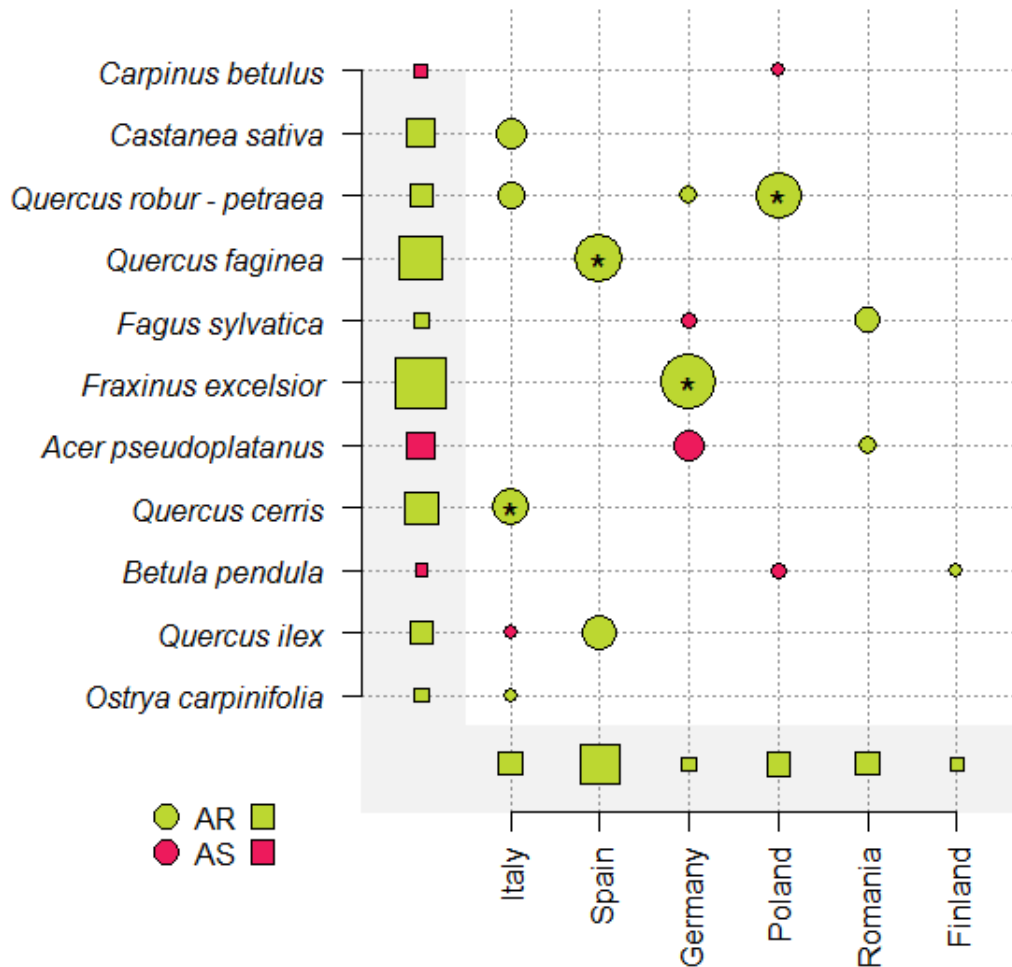


Figure 17: Species-specific and country-specific responses of defoliation to tree species richness. Symbol size is proportional to model parameter estimate (*i.e.* regression slope). Green dots indicate negative slopes (AR, associational resistance), red dots indicate positive slopes (AS, associational susceptibility). A star within a dot indicates a significant relationship. Within grey areas, squares represent weighted means across species and across countries. Countries were ordered from the warmest to the coldest.

Discussion

Based on a network of more than two hundred plots properly sampled along two explicit orthogonal gradients of tree species richness and latitudes (Baeten et al. 2013, part 2, chapter II.3) our study demonstrates a positive relationship between forest diversity and resistance to insect herbivores. This pattern was highly consistent across tree species and regions, irrespective of their climate. This is the first demonstration of large scale associational resistance in mature forests.

As for agricultural crops (Letourneau et al. 2011) previous meta-analyses reported reduced insect herbivory in more diverse forests (Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2014a) but they mainly focused on damage made by one particular pest insect on a given tree species grown as pure vs. mixed stands. They missed to address the effect of diversity on

total insect damage, which is more relevant to predict their impact on tree growth and ecosystem functioning. Here we found that overall resistance to herbivory was higher in mixed stands than in pure stands, regardless of the damaging agent. It is noteworthy that tree productivity followed the same pattern across the same plot network (Jucker et al. 2014).

The associational resistance paradigm was questioned by recent studies showing no (Barbosa et al. 2009) or opposite (Haase et al. 2015) pattern of diversity - resistance relationships. However, they were both conducted in small scale tree diversity experiments and not in managed forests. In addition, these studies dealt with young trees (less than 15 years) whereas we assessed damage on mature trees (more than 30 years). It was already noticed that the effects of tree species diversity on insect herbivory is more pronounced in older trees (Vehviläinen et al. 2007) which may be due to two, non exclusive, hypotheses: i) foliar defences against herbivores accumulate and change in composition with tree ontogeny (Barton & Koricheva 2010) while heterospecific neighbours can affect these leaf traits (Nickmans et al. 2015); ii) forests recruit an increasing number of specialist herbivores as they are ageing (Ulyshen 2011) while the magnitude of AR is known to be higher against mono- and oligophagous herbivores (Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2014a).

The study was not designed to allow investigating mechanisms of AR. However, tree species richness was retained as best explanatory variable of tree defoliation which is compatible with the two main ecological processes at work, bottom-up effects of plant-plant interactions and top-down effects involving natural enemies (Jactel & Brockerhoff 2007, Barbosa et al. 2009). Host tree concentration, frequency or apparency (Castagneyrol et al. 2013) are likely to be reduced in the presence of an increasing number of non host tree species (i.e. bottom-up processes). More diverse forests should provide parasitoids or predators with more abundant and diverse complementarity feed and nesting resources (i.e. top-down processes).

The main limitation of the study is that we could not assess insect herbivory under pest outbreak conditions (the rate of defoliation on broadleaves was on average close to 10%), neither we could include conifers that were virtually undamaged. It will be therefore of interest to further challenge the AR hypothesis in more stringent conditions, for example during conifer bark beetle outbreaks.

Acknowledgements

This research was funded by the 7th Framework Programme of the European Union (FP7/2007-2013) under grant agreement n°265171. We thank the FunDivEUROPE project, EFPA department of INRA, Aquitaine French region for funding VG PhD. We would like also thank all technicians and climbers for field help and Wilfried Heintz for personal database development.

Supplementary material

Method for averaging slopes using weighted means

$$b = \frac{\sum_{i=1}^k w_i b_i}{\sum_{i=1}^k w_i} \quad \text{eqn1}$$

with b_i the slope of the relationship between a given focal tree species in a given region and $w_i = 1/v_i$ with v_i the variance of the slope b_i (Becker & Wu 2007).

Table S1: Result of model comparison for testing the effect of four forest diversity and composition variables on mean defoliation in broadleaved species.

Model	<i>K</i>	AIC	Δ_i	<i>w_i</i>	Estimate	± SE
Tree species richness	5	492.99	0.00	0.83	-0.11	0.03
Shannon's diversity index	5	496.81	3.82	0.12	-0.24	0.07
Tree species richness + Temperature	6	499.76	6.77	0.03	-0.10	0.03
					0.01	0.04
Null	4	501.22	8.22	0.01	1.97	0.29
Shannon diversity index + Temperature	6	503.53	10.53	0.00	-0.23	0.08
					0.01	0.04
Temperature	5	507.71	14.71	0.00	0.02	0.04
Proportion of focal species	5	508.36	15.37	0.00	0.00	0.00
Tree species richness × Temperature	7	509.20	16.21	0.00	-0.00	0.01
Shannon diversity index × Temperature	7	510.99	17.99	0.00	-0.01	0.02
Proportion of conifers	5	511.72	18.73	0.00	-0.00	0.00
Proportion of focal species + Temperature	6	515.02	22.03	0.00	0.00	0.03
					0.01	0.04
Proportion of conifers + Temperature	6	518.22	25.23	0.00	-0.00	0.00
					0.02	0.04
Proportion of focal species × Temperature	7	531.38	38.39	0.00	0.00	0.00
Proportion of conifers × Temperature	7	533.25	40.26	0.00	-0.00	0.00

II. Patron global de résistance par association en lisière et à l'intérieur du bois

Un patron global de réponse des insectes défoliateurs à la diversité des arbres matures a été montré dans le chapitre précédent par le phénomène de résistance par association observé au sein de gros massifs forestiers. Toutefois, ce patron peut-il être généralisable quelle que soit la position de l'arbre hôte dans le bois, étant donné que les lisières forestières ont des conditions environnementales différentes de l'intérieur du bois pouvant influencer la relation plante-insecte ?

Article en préparation pour Journal of Applied Ecology

Résumé en français

De nombreuses études ont montré que la diversité des arbres favorise la résistance des forêts aux insectes défoliateurs. Cependant, il a été suggéré que ce phénomène est dépendant de l'échelle spatiale. En effet, la résistance par association (RA) serait plus prononcée sur des petites surfaces forestières. Mais, à cause de la covariation du ratio périmètre/surface l'importance de l'effet devrait masquer un effet de la lisière sur la RA. Nous avons sélectionné des placettes forestières d'après un plan d'étude établi sur deux facteurs et deux niveaux pour comparer la défoliation des houppiers de chênes focaux entourés par des arbres voisins conspécifiques ou hétérospécifiques, en lisière et à l'intérieur de petits bois fragmentés. Les résultats ont montré que les chênes focaux étaient en moyenne moins défoliés lorsqu'ils étaient placés dans un environnement local hétérospécifique et la RA avait tendance à être meilleure en lisière comparé à l'intérieur du bois. De plus, le pourcentage de houppier défolié s'est avérée significativement plus faible lorsque la richesse spécifique du voisinage était plus élevée. Nous avançons l'hypothèse que la réduction de la défoliation dans les zones diversifiées en lisière était due aux difficultés que pouvaient avoir les insectes pour localiser leur hôte et/ou à un contrôle plus efficace par les ennemis naturels. Les conséquences pratiques de ces résultats est que la gestion des insectes défoliateurs en forêt pourrait être améliorée par le maintien ou la plantation de haies protectrices composées d'un mélange d'essences.

Mots-clefs

Biodiversité, Chêne, Défoliation, Dommages, Insecte, Echelle spatiale

Associational resistance at forest edges

Virginie Guyot^{1,4*}, Hervé Jactel^{3,4}, Baptiste Imbaud¹, Bastien Castagneyrol^{3,4}, Marc Deconchat¹, Aude Vialatte^{1,2}

¹ INRA, DYNAFOR, UMR1201, 31326 Castanet Tolosan, France

² Université de Toulouse, INPT-ENSAT, DYNAFOR, UMR1201, 31326 Castanet Tolosan, France

³ INRA, UMR1202 BIOGECO, F-33610 Cestas, France

⁴ Université de Bordeaux, BIOGECO, UMR 1202, F-33615 Pessac, France

* E-mail: virginie.guyot@ensat.fr

Abstract

1. A growing number of studies supports the view that tree diversity improves forest resistance to insect herbivores. However, it has been suggested that this process is scale dependant, associational resistance (*AR*) being more pronounced in small plots. But due the perimeter/area covariation, the size effect may in fact dissimulate an edge effect on *AR*.
2. In this study we selected forest plots according to a complete factorial design with two factors and two levels to compare crown defoliation on focal oak trees surrounded by conspecific or heterospecific neighbours, at the edge or within forest patches.
3. Focal oak trees were on average less damaged among heterospecific neighbours and *AR* tended to be greater at forest edges than within forest patches. Furthermore, the percentage of crown defoliation significantly decreased with tree species richness increasing in neighbourhood.
4. We propose that reduced herbivory in more diverse forest edges was due to insect herbivores being less successful in host location and/or being better controlled by natural enemies.
5. The practical implications of these findings is that forest pest management could be improved by maintaining or planting mixed species hedgerows.

Key-words

Biodiversity, Insect, Damage, Oak, Defoliation, Spatial scale

Introduction

Within the general biodiversity - ecosystem functioning framework, a growing body of research has been addressing the effect of plant diversity on resistance to insect herbivores. Meta-analyses showed an overall decrease of insect damage in more diverse plant communities, both in agro (Letourneau et al. 2011) and forest ecosystems (Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2014a). Still, this general pattern masks a large variation in the magnitude but also in the direction of diversity - resistance relationships, from positive (i.e. associational resistance, AR; Barbosa et al. 2009), neutral (e.g. Haase et al. 2015) to negative effects (i.e. associational susceptibility, AS; Schuldt et al. 2010). Several reasons may account for this variability, including the host specificity of herbivores with AR more often observed against specialized insects (Castagneyrol et al. 2014a) and the age of communities since AR tends to be higher in older forests (Vehviläinen et al. 2006). However the spatial scale at which diversity effects are investigated recently emerged as another key explanation of variability in AR (Giffard et al. 2012). In their review of results from 24 experiments, Bommarco & Banks (2003) concluded that a negative effect of plant diversity on herbivores is generally observed in small plots whereas it is negligible in large plots. They discussed about the influence of the size of plant mixtures in their spatial dimension, arguing that specialized insects were more likely to move among small patches of vegetation (Kareiva 1983) and eventually select monocultures where host plants are more concentrated (Yamamura 2002). Surprisingly they missed to address the edge effect which is supposed to increase in smaller vegetation patches along with the ratio between perimeter and surface of a polygon.

The edge effect might exacerbate most ecological processes involved in AR. First, resistance can be driven by plant-plant interactions, where the presence of heterospecific neighbors reduces the probability of host plants being identified and located by herbivores (Barbosa et al. 2009). Here one may assume that patrolling insects are more likely to find monospecific spots of host plant along edges of vegetation patches, as they are more apparent (Floater & Zalucki 2000, Dulaurent et al. 2012), thus increasing the difference with location success in edges with a mix of host and non host plants. Second, natural enemies of herbivores are likely to be more abundant and effective in mixed forests that provide them with alternative habitats and resources (Riihimäki et al. 2005, Jactel et al. 2006). There, many studies have reported on higher animal biodiversity at forest edge compared to forest interior (e.g. Ries et al. 2004, Pryke & Samways 2011) which may translate in higher predation rate (Barbaro et al. 2012).

The question of AR at edges of forests is also of growing importance as many insect defoliators are known to more severely damage forest borders (e.g. Régolini et al. 2014) and because the ongoing fragmentation of forests (Fahrig 2003) results in increasing proportion of edges compared to forest interiors. The main objective of our study was therefore to compare the effect of tree species diversity on insect damage at forest edge vs. interior. The main hypothesis was a greater associational resistance for trees located at the edge of forest patches due to higher damage on pure neighbourhood as a result of increased host concentration and lower damage on mixed neighbourhood as a consequence of more effective control by natural enemies. To properly test this hypothesis we focused on a single tree species, i.e. oak, and used a complete factorial design by sampling pure and mixed neighbourhoods (hereafter call pure and mixed “plots”) along the edge and within the same forest patches of a rural landscape.

Material and methods

Study sites

The study was carried out in forest patches located in the valleys and hillsides of Gascony, a rural landscape of South-Western France. The climate is temperate with oceanic and Mediterranean influence and soils are mainly calcareous or acid molasses. Forest patches are dominated by oaks (*Q. petraea*, *Q. robur* and *Q. pubescens*) mixed with other native deciduous species (*C. betulus*, *P. avium*, *A. campestre*, *F. excelsior* and *S. torminalis*). The experiment was set up in two close municipalities (hereafter call “sites”), Saint-André and Saint-Lys, where forest cover was 18% and 9% respectively (**Table 5**).

Table 5: Characteristics of study sites with number of sampled forest patches, experimental plots and neighbouring trees.

Study sites		Saint-André	Saint-Lys	Total
GPS coordinates		43°16'11.6"N 0°50'50.3"E	43°30'40.0"N 1°11'30.0"E	
Forest cover		18.5 %	9.2 %	
Sampled forest patches		10	6	16
Sampled plots				
Pure	edge	13	2	15
	interior	11	6	17
Mixed	edge	22	13	35
	interior	24	15	39
Total		70	36	106
Neighbouring trees		730	376	1106

Setting of sampling plots in forest patches

The diversity factor (pure vs. mixed) was crossed with a position factor with two modalities, edge vs. interior, describing the position of plots within forest patches. The sampling design resulted in four modalities that were compared within the same 16 forest patches ranging from 16 to 46ha, with compact shape (**Table 5**). Some patches received more than four experimental plots, resulting in an unbalanced number of replicates per modality (**Table 5**) for a total of 106 sampled plots.

A sampling plot consisted of a focal oak tree surrounded by its closest neighbouring trees. Neighboring trees were either of the same oak species, i.e. pure plot, or of different deciduous trees species for most of them, i.e. mixed plots (in order of frequency: *C. betulus*, *P. avium*, *Q. pubescens*, *A. campestre*, *F. excelsior*, *Populus tremula*, *Robinia pseudoacacia*, *Castanea sativa*, *S. torminalis*, *Fagus sylvatica*, *Ulmus minor*, *Pseudotsuga menziesii*, *Tilia platyphyllos*, *Quercus rubra*, *Corylus avellana*, *Crataegus monogyna*, *Sorbus domestica*, *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Fraxinus angustifolia*, *Malus sylvestris* and *Pinus pinaster*). The tree species richness ranged from 3 to 7 species in mixed plots.

From April to October 2012, each site was visited to select plots of different diversity at the edge and within (interior) forest patches. Edge was defined as the 30m-width strip from

the border of the patch. This threshold distance was used to make sure that focal trees were under an edge effect (Harper et al. 2005, Alignier 2010). Interior was defined as the inner area of the patch, at least 60m far from the border (Figure 18). The selected forest patches had no large forest roads, clearings or recent cuttings in order to avoid internal edge effects.

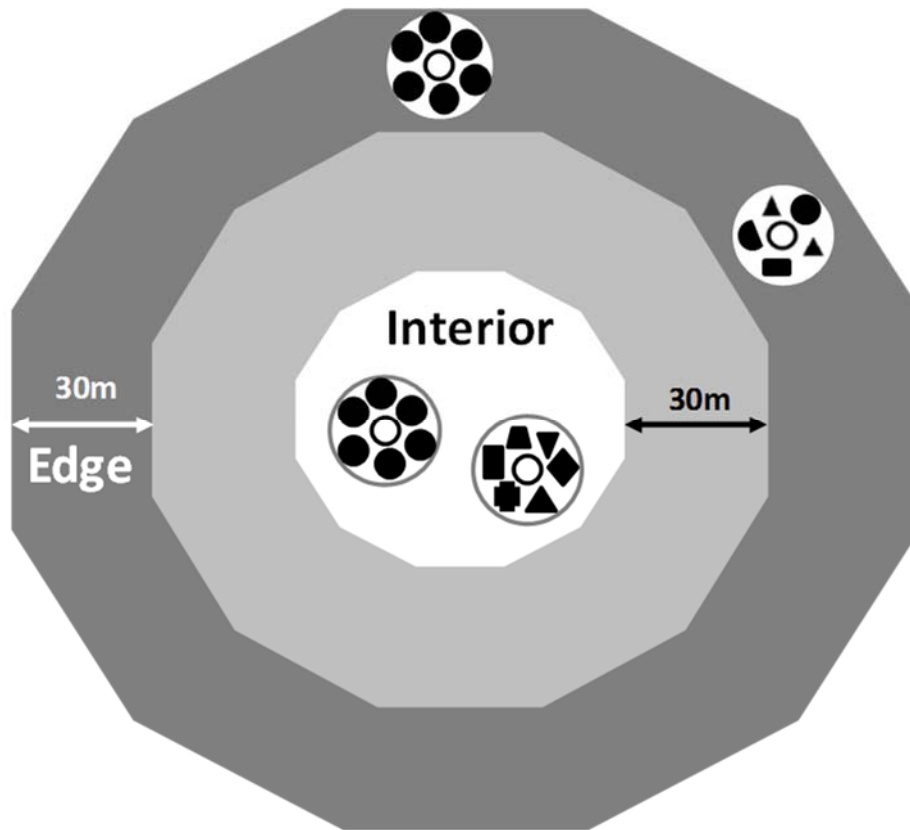


Figure 18: Illustration of the four modalities of the sampling design: pure plot at forest edge and interior, mixed plot at forest edge and interior. Focal oak trees are white dots, neighbouring oaks are black dots, neighbouring trees of different species are black forms. Edge is the dark grey area, the interior area is in white.

To be included in the survey, focal oak trees had to fulfill four criteria, i.e. to be (i) *Q. petraea* or *Q. robur* (we did not distinguish between them because they are close species that can hybridize and are therefore difficult to distinguish in the field; furthermore they were assumed to be functionally equivalent in the way they interact with insect herbivores), (ii) dominant or codominant in the canopy in order to standardize for the tree size, (iii) surrounded at 360° by other trees in order to get standardized (symmetrical) crown shapes, and (iv) at least 50m away from another sampled focal tree for sake of independency. A tree was considered a neighbor of a focal oak if (i) its crown was at a maximum of 3m far from the crown of the focal tree, (ii) its diameter at breast height (DBH) was above 10cm or its height was above 50% of the canopy height (in order to exclude too small individuals, including saplings).

The total sample of trees consisted in 106 focal oak trees (i.e. 106 experimental plots) and 1106 neighbouring trees (**Table 5**), i.e. each focal tree was surrounded by ca. 10 neighbouring trees.

Crown defoliation assessment

Crown defoliation, i.e. foliar loss, in focal trees was estimated by adapting the ICP Forests protocol (Eichhorn et al. 2010). To assess crown defoliation, a comparison was made between the focal tree and a “reference tree”, i.e. a healthy tree with full foliage in the same forest patch. In our protocol, tree crown was separated in two sections, one exposed to sunlight and the other in the shade, as foliar loss may be also due to competition for light or natural pruning in the shaded part, given that oak trees are heliophilous. The assessment was done with binoculars by the same trained person in order to avoid observer bias.

On each focal oak, the observer visually estimated the proportion of (1) crown volume exposed to sunlight (P_{CL}), (2) dead branches in the two sections of the crown (P_{DBL} for sun exposed and P_{DBS} for the shady section respectively) and (3) defoliation in the two sections of the living crown i.e. the crown excluding dead branches (P_{DL} for the sun exposed and P_{DS} for the shady section respectively). The following percentage classes were used for all proportion variables: 0%, >0-1%, >1-12.5%, >12.5-25%, >25-50%, >50-75% and >75%. Two sides of the crown were systematically assessed to account for total defoliation. The mean of damage class medians was used if a different score was attributed for different sides of the crown.

The total percent of defoliation was then estimated as (see Guyot et al. 2015 for details):

$$T_D = P_{ACL} \times P_{DL} + (1 - P_{ACL}) \times P_{DS} \quad \text{eqn 1}$$

where P_{ACL} represents the proportion of the living crown exposed to sunlight:

$$P_{ACL} = \frac{P_{CL} (1 - P_{DBL})}{P_{CL} (1 - P_{DBL}) + (1 - P_{CL}) (1 - P_{DBS})} \quad \text{eqn 2}$$

Herbivory assessment on collected leaves

To make sure that defoliation was mainly due to insect herbivory, all focal trees were climbed to collect leaf samples from September 9th to 26th, 2013 (with the agreement of forest owners). Two branches were cut at random, one at the top and another one in the middle of tree crown, to obtain a leaf sample on each section of the crown (i.e. sun exposed and shady). On each branch, 50 leaves were collected at random and frozen at -18°C until damage assessment. Damage by seven different feeding guilds was visually assessed by a single person (BI). For leaf chewers and skeletonizers, we scored damage using seven classes of damage (0%, >0-5%, >5-10%, >10-25%, >25-50%, >50-75, >75%). Chewing damage was assessed first. Then skeletonizing damage was assessed on the remaining intact leaf area. For miners, rollers, tiers, gall makers and sap-feeders, we counted the number of leaves with at least one individual damage (NLD). The mean percentage of leaf area removed (LAR) by chewers and skeletonizers and the percentage of leaves impacted by the other guilds were calculated for each tree sampled.

Statistical analyses

The total percentage of defoliation (T_D) was used as response variable. To test the suitability of crown assessment with insect damage evaluation, we made Pearson's correlation tests between T_D and each insect guild variable calculated with leaf sample collected in the same focal oak trees.

T_D was squared transformed to satisfy the assumptions of statistical tests. Linear mixed effects models were used to test for the effects of plot diversity, plot position and their interaction (as fixed factors) on T_D . Study site ($n= 2$) was also entered in the model as a fixed factor whereas forest patch ($n= 16$) was used as random factor to account for multiple plots within the same patch. In a second modelling step we replaced the categorical factor "plot diversity" (pure vs. mixed) by a continuous variable, tree species richness (ranging from 1 in pure plots to 7 in mixed plots). Models were built using *lmer* function in *lme4* package (Bates et al. 2014) in R (R Core team 2014). The variables responsible for variability in defoliation were tested within an information theory framework. We performed stepwise model selection using the Akaike Information Criterion corrected for small sample size ($AICc$), starting with the full model (including study site, diversity [as a factor or a continuous variable], position and diversity $\times$ position interaction). Models with lower $AICc$ values ($\Delta AICc < 2$) are considered better fit models (Burnham & Anderson 2002). Model comparison was done using the *selMod* function in the *pgirmess* package in R (Giraudoux 2014).

Then we also calculated the magnitudes of AR (and confidence interval CI at 95%), i.e. the relative reduction of defoliation in mixed plots compared to pure plots, at edge and within forest patch as:

$$M_{AR} = \frac{\sum_{i=1}^n E_i W_i}{\sum_{i=1}^n W_i} \quad \text{eqn 3}$$

where E_i represents the standardized effect of each i site calculated as:

$$E_i = \ln \left(\frac{\bar{X}_{T_{Di} \text{ mixed plots}}}{\bar{X}_{T_{Di} \text{ pure plots}}} \right) \quad \text{eqn 4}$$

with $\bar{X}_{T_{Di}}$ the total mean defoliation of each i site, on mixed and pure plots respectively,

and W_i the weight of each i site calculated as:

$$W_i = \frac{(S_{T_{Di} \text{ mixed plots}})^2}{N_{i \text{ mixed plots}} \times (\bar{X}_{T_{Di} \text{ mixed plots}})^2} + \frac{(S_{T_{Di} \text{ pure plots}})^2}{N_{i \text{ pure plots}} \times (\bar{X}_{T_{Di} \text{ pure plots}})^2} \quad \text{eqn 5}$$

with $S_{T_{Di}}$ the standard deviation of each i site, on mixed and pure plots respectively.

Results

All the sampled oak trees were damaged by insect herbivores. The mean crown defoliation of focal trees (T_D) ranged from 1% to 51% and was on average 15%. Leaf area removed by chewers ranged from 3% to 42% (mean = 13%) and number of leaves with at least one tier damage and one gall varied from 0 to 7 (mean = 1) and from 7 to 91 (mean = 31) respectively,

on the leaves collected in the same trees (see the means of other guilds on **Table S2**). The mean crown defoliation was positively and significantly correlated with each of these three herbivory variables measured on leaf sample (Pearson's $r_{chewer} = 0.39$, Pearson's $r_{tier} = 0.22$, Pearson's $r_{galler} = 0.20$) which was not the case for the other guilds (**Table S3**).

Total defoliation was significantly higher on focal oaks in pure plots than in mixed plots (**Figure 19**), suggesting associational resistance (AR). The diversity $\times$ position interaction had an $AICc$ weight ($w_{diversity \times position}$) of 0.27 which corresponds to the probability that the interaction is a component of the best model. However, parameter estimate was significantly different from zero only at $\alpha = 0.10$ (**Table 6**). The mean defoliation in mixed plots was significantly lower than in pure plots at forest edge whereas this difference was only marginally significant in forest interiors (**Figure 19**). The magnitude of AR, within the same site, was -44% (CI: -55%; -42%) at forest edge and -11% (CI: -17%; -9%) in forest interior.

Total defoliation of focal oaks significantly decreased with increasing number of tree species in experimental plots (**Figure 20**, **Table 7**) irrespective of the position of plots.

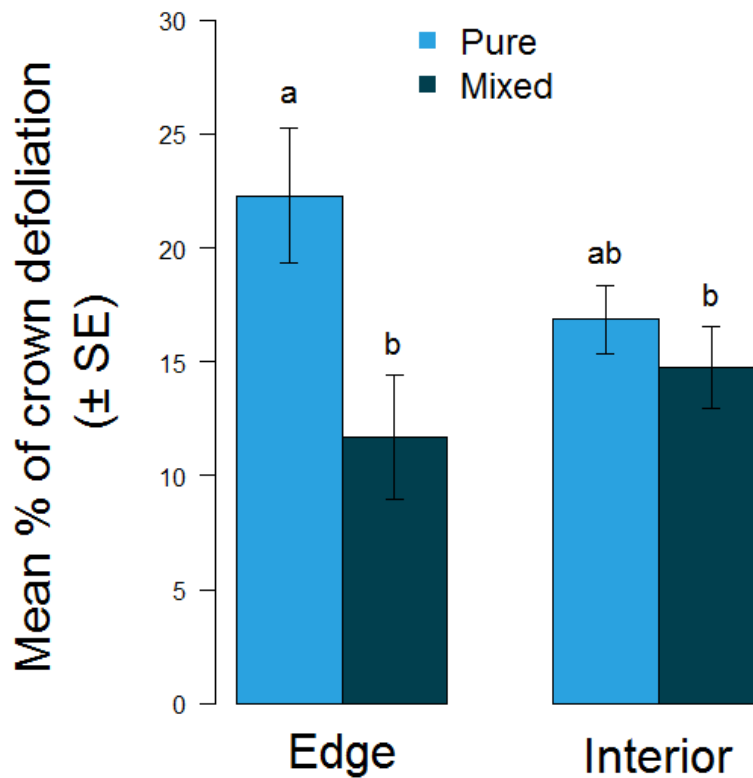


Figure 19: Effect of plot diversity (pure vs. mixed) and plot position (edge vs. interior) on focal oak tree crown defoliation. Mean percent of crown defoliation per oak tree (with standard errors) are shown. Different letters represent the significant differences of least squares means between modalities (according to the models with marginally significant interactions between plot position and diversity).

Table 6: Final selection of best linear mixed models testing the effect of plot diversity (pure vs. mixed) and plot position (edge vs. interior) on focal oak defoliation (T_D). Patch identity is given as random factor. K is the number of estimable parameters. Parameters estimates are given for fixed effects of models within a $\Delta i = 2$ units of the best model (i.e. the model with the lowest $AICc$). Bold characters refer to parameters for which estimate is significantly different from zero at $\alpha = 0.10$.

Model	K	$AICc$	Δ_i	w_i	Factors	Estimate	$\pm$ SE	P
<i>diversity + patch</i>	4	352.7	0.00	0.27	<i>diversity</i>	-0.57	0.26	0.030
<i>site + diversity + patch</i>	5	353.4	0.71	0.19	<i>site</i>	-0.45	0.36	0.225
					<i>diversity</i>	-0.57	0.26	0.030
<i>position $\times$ diversity + patch</i>	6	353.7	0.94	0.17	<i>position</i>	-0.6	0.41	0.601
					<i>diversity</i>	-1.06	0.36	0.021
					<i>position $\times$ diversity</i>	0.92	0.49	0.065
<i>site + position $\times$ diversity + patch</i>	7	354.6	1.92	0.10	<i>site</i>	-0.41	0.35	0.256
					<i>position</i>	-0.55	0.41	0.662
					<i>diversity</i>	-1.04	0.37	0.022
					<i>position $\times$ diversity</i>	0.89	0.49	0.074
<i>position + diversity + patch</i>	5	354.9	2.13	0.09				
<i>site $\times$ diversity + patch</i>	6	355.4	2.65	0.07				
<i>site + position + diversity + patch</i>	6	355.6	2.84	0.06				
<i>site $\times$ diversity + position + patch</i>	7	357.5	4.77	0.02				
<i>site $\times$ position + diversity + patch</i>	7	357.8	5.04	0.02				
<i>site $\times$ diversity $\times$ position + patch</i>	10	361.8	9.04	0.00				
<i>null + patch</i>	3	412.6	59.83	0.00				
<i>site + patch</i>	4	412.9	60.13	0.00				
<i>position + patch</i>	4	414.6	61.90	0.00				
<i>site + position + patch</i>	5	415.0	62.26	0.00				
<i>site $\times$ position + patch</i>	6	416.4	63.69	0.00				

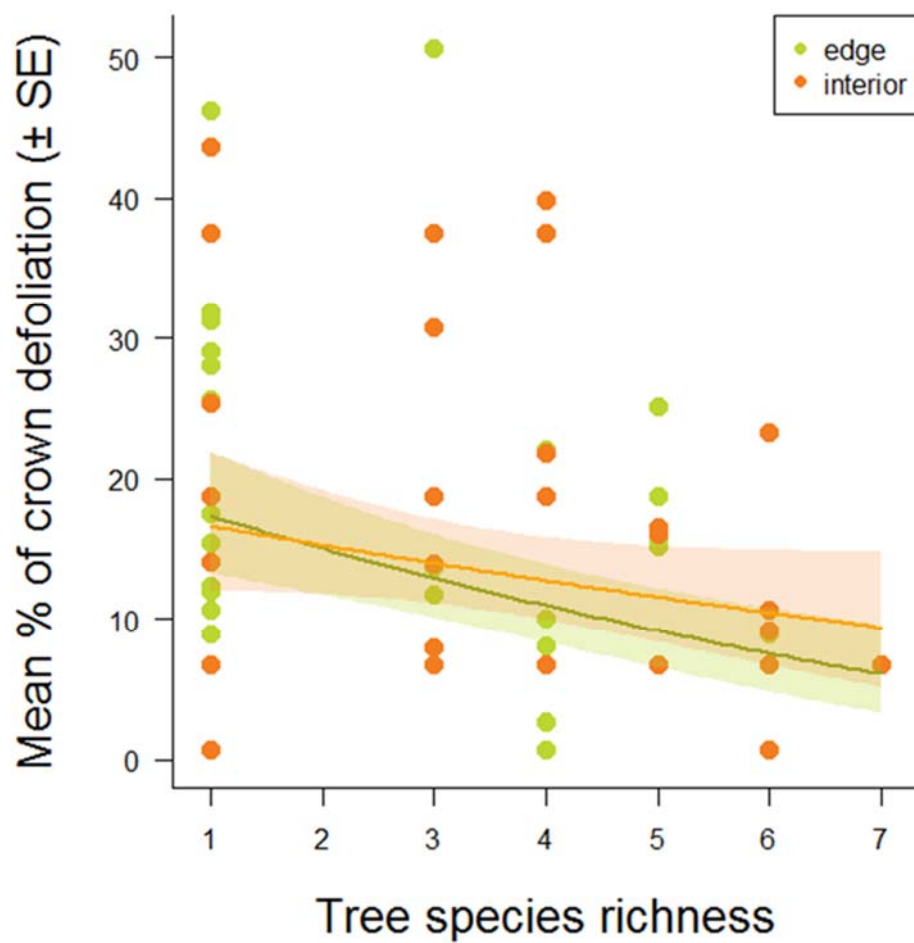


Figure 20: Effect of plot diversity (tree species richness) and plot position (edge vs. interior) on focal oak tree crown defoliation. Dots represent mean percentage of crown defoliation per focal oak tree. The solid lines and shaded areas represent predictions from the models and corresponding confidence intervals.

Table 7: Final selection of best linear mixed effects models testing the effect of plot diversity (tree species richness) and plot position (edge vs. interior) on focal oak defoliation (T_D). Patch identity is given as random factor. K is the number of estimable parameters. Parameters estimates are given for fixed effects of models within a $\Delta i = 2$ units of the best model (i.e. the model with the lowest $AICc$). Bold characters refer to parameters for which estimate is significantly different from zero at $\alpha = 0.10$.

Model	K	$AICc$	Δ_i	w_i	Factors	Estimate	$\pm$ SE	P
<i>tree richness + patch</i>	4	350.64	0.00	0.27	<i>tree richness</i>	-0.18	0.07	0.008
<i>site + tree richness + patch</i>	5	351.30	0.66	0.19	<i>tree richness</i> <i>site</i>	-0.18 -0.43	0.07 0.34	0.008 0.219
position + tree richness + patch	5	352.69	2.04	0.11				
site + position + tree richness + patch	6	353.33	2.69	0.08				
site $\times$ tree richness + patch	6	353.55	2.90	0.07				
position $\times$ tree richness + patch	6	353.66	3.02	0.07				
site + position $\times$ tree richness + patch	7	354.57	3.93	0.04				
null + patch	3	355.21	4.56	0.03				
site $\times$ position + tree richness + patch	7	355.56	4.92	0.03				
site $\times$ tree richness + position + patch	7	355.60	4.96	0.02				
site + patch	4	355.84	5.20	0.02				
position + patch	4	357.27	6.63	0.01				
site + position + patch	5	357.91	7.26	0.01				
site $\times$ position + patch	6	359.88	9.24	0.00				
site $\times$ position $\times$ tree richness + patch	10	361.20	10.56	0.00				

Discussion

These findings provide new evidence that the presence of heterospecific neighbors can result in lower insect herbivory on focal tree, thus supporting the associational resistance (AR) hypothesis (Barbosa et al. 2009). Our findings confirm that AR also applies to mature forests as recently shown in a large scale survey across Europe (Guyot et al. *submitted*). In this study total crown defoliation was also assessed on *Q. robur* and *Q. petraea* in Poland, Germany and Italy and, in all three countries, insect damage on oak trees decreased with increasing tree species richness, just as we observed in southwestern France (Figure 20).

Until recently the main support to AR in forest ecosystems was provided by meta-analyses of published studies focusing on comparison between damage made by one single insect species on a given tree species grown in pure vs. mixed stands (Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2014a). These results were questioned by several works conducted in tree diversity experiments where idiosyncratic (Vehviläinen et al. 2007), neutral (Haase et al. 2015) or even opposite patterns (i.e. associational susceptibility, AS; Schuldt et al. 2010, Plath et al. 2012) were found. Such discrepancies could originate in the focus on particular insect species or feeding guilds, which can have distinct and even opposite responses to tree diversity (Vehviläinen et al. 2007) whereas we were interested in overall defoliation on focal trees (consistent with insect damage assessed on leaves). However the main difference with our study

is that we focused on mature oak forests (trees older than thirty years) while manipulative experiments are still limited to young trees (< 15 years). Yet, our results are consistent with previous findings suggesting that AR is more likely to occur in older stands (Vehviläinen et al. 2007). This might be due to ontogenic changes in leaf traits (e.g. secondary metabolites, chemical composition) involved in plant - herbivores trophic interactions (Barton & Koricheva 2010) that are moreover affected by the presence of heterospecific neighbors (Nickmans et al. 2015). It could be also the result of long term processes of insect recruitment by ageing forests where the proportion of specialist herbivores increases with time (Ulyshen 2011) while the magnitude of AR is known to be higher against specialized herbivores than against generalist insects (Castagneyrol et al. 2014a).

Another contribution of this study, and of the sibling study made at the European scale (Guyot et al. *submitted*), is that we could demonstrate the increased magnitude of associational resistance along tree species richness gradients. It is not only that mixed forests are more resistant than pure forests (**Figure 19**, Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2014a) but that mixed forests with higher specific diversity are less prone to herbivory than less diverse forests (e.g. two species mixtures). As for the general biodiversity and ecosystem functioning relationship, e.g. more diverse plant communities being more productive, one might suggest two non-exclusive explanations for this quantitative effect of tree species richness on AR. First, consistently with the complementary effect (Loreau & Hector 2001), the association of many different tree species may result in the provision of complementary food or habitat resources to the natural enemies that can control insect herbivores (Riihimäki et al. 2005, Vehviläinen et al. 2008, Giffard et al. 2011). Second, according to the sampling effect (Loreau & Hector 2001), the probability of incorporating a species with particular traits important for driving AR is supposed to increase with the number of tree species in mixed forests. For example non host plant can release the so called non host volatiles which might disrupt host recognition by specialized insect herbivores, as shown with birch trees preventing the attack of neighboring pine trees by the pine processionary moth (Jactel et al. 2011). Still the range of variation in tree species that was investigated in our studies was rather short (up to seven species). It would be interesting to assess forest resistance along longer gradients of tree diversity as it might level out or even decrease beyond a certain threshold of accumulated number of tree species, as observed in mega diverse forests (Schuldt et al. 2012), probably due to increased recruitment of generalist herbivores.

However the main originality of this work is to demonstrate for the first time that the diversity - resistance relationship potentially varies within forest stands. We found some support for an interactive effect of plot diversity and plot position on total defoliation of oak trees, with higher magnitude of AR at the edge of forest patches than in forest interiors (**Figure 19**). The idea that AR is a spatially explicit process was already proposed by Bommarco and Banks (2003). However they mainly raised the question of spatial size, i.e. area, highlighting that AR is more often observed in small than in large patch of plant mixtures. They suggested that this pattern resulted from an interaction between dispersal and host selection processes, herbivores being able to move more quickly from diverse vegetation patches to pure ones where host concentration is higher, following the assumptions of the optimal foraging theory (Pyke 1984). However patrolling insects are likely to get information about presence of suitable hosts from a distance, using visual or olfactory cues (Hambäck et al. 2010) i.e. from outside of vegetation patches. The quantity and quality of potential host plants at the edge of patches may be then of greater importance than previously thought. Englund and Hambäck (2007) showed that insect

immigration rate within vegetation patches was dependent on patch detectability which in turned increased with patch diameter. As a consequence one might expect that high concentration of host plant at patch edge would be more steadily chosen and colonized by herbivores whereas mixtures of host and non-host plants at the periphery of vegetation patches would be more often avoided. In our study we found the first type of response, with slightly higher damage in pure plot at forest edges than in pure plots in forest interiors whereas no differences were detected between inner or external mixed plots. This is also consistent with the observation of higher damage by insect defoliators on forest edges (e.g. [Régolini et al. 2014](#)) which could be due to higher random “interception” of ovipositing females insects entering a forest patch or to an active selection of host trees that more apparent ([Floater & Zalucki 2000](#), [Dulaurent et al. 2012](#), [Castagneyrol et al. 2013](#)) at the border of forest stands.

Another possible mechanism for higher AR at forest edge is a more effective biological control of herbivores by their natural enemies. Previous studies have shown that biodiversity tends to decrease from habitat edge to interior ([Ries et al. 2004](#)) notably because of complementarity in food and nesting resources provided by the two adjacent habitats. Larger insect abundance and diversity have been found at forest edges compared to forest interiors ([Barbosa et al. 2005](#), [Wermelinger et al. 2007](#), [Samalens et al. 2007](#), [Pryke & Samways 2011](#), [van Halder et al. 2011](#), [Vodka & Cizek 2013](#)). [Barbaro et al. \(2012, 2014\)](#) also demonstrated that bird functional diversity is higher at forest edges which translate in enhanced insectivory. By contrast foraging by arthropod predators or insectivorous birds may be hindered by high tree density or structural complexity occurring in forest patch interiors ([Sanders et al. 2008](#), [Giffard et al. 2011](#)).

These findings may have important implications for pest insect management in forests. If we consider that i) insect damage are overall higher at forest edges, ii) the length of forest edges is increasing in response to fragmentation due to natural (e.g. gaps created by storms) or anthropogenic (e.g. construction of roads) drivers, and iii) associational resistance is greater at forest edges, the immediate consequence is to concentrate pest control efforts at the border of forest patches, notably through maintenance or improvement of tree diversity. One straightforward strategy would be to preserve or plant mixed species hedgerows as they combine several advantages. They proved to prevent insect damage ([Dulaurent et al. 2012](#)) and host more insectivorous bird species ([Castagneyrol et al. 2014b](#)), they may have an esthetic values while masking the view of pure stands or clear cuts, they are easy to manage (e.g. almost no need for thinning) and do not interfere with the management of adjacent forest stands, they can host a wide range of fauna and flora and, if sufficiently connected, may constitute green infrastructures contributing to biodiversity conservation at the landscape scale.

Acknowledgements

The research leading to these results received funding from the European Union Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) under grant agreement n°265171. The PhD of VG was funded by INRA and the Aquitaine Region. We would like to thank the technicians from INRA Toulouse for field assistance (particularly Laurent Burnel for the crown defoliation assessment) and the climbers for collecting oak leaves (Guillaume Gauthier from Libertree association and the team from INRA Avignon). We also thank Wilfried Heintz for database development and Michel Goulard for help with statistical analyses.

Supplementary material

Table S2: Mean values for crown defoliation and insect guilds assessment. Mean (with standard errors) are given for percentage of crown defoliation on 106 focal oak trees (*Quercus robur* or *Quercus petraea*), percentage of leaf area removed by chewers and skeletonisers, and number of leaves with at least one damage made by other guilds on leaves collected in the same focal oak trees.

Plot type	Edge		Interior		TOTAL
	pure	mixed	pure	mixed	
Crown defoliation (%)	22.29 ± 2.97	11.67 ± 1.52	16.85 ± 2.73	14.74 ± 1.77	15.13 ± 1.06
LAR Chewers (%)	13.66 ± 2.02	12.20 ± 1.18	14.36 ± 1.87	13.83 ± 1.30	13.35 ± 0.74
LAR Skeletonisers (%)	1.23 ± 0.12	1.20 ± 0.04	1.29 ± 0.10	1.29 ± 0.06	1.25 ± 0.03
NLD Miners	17.33 ± 2.14	23.14 ± 1.52	18.41 ± 2.03	24.69 ± 1.67	22.13 ± 0.94
NLD Tiers	1.60 ± 0.31	1.57 ± 0.26	1.06 ± 0.25	1.59 ± 0.25	1.50 ± 0.14
NLD Rollers	0.53 ± 0.17	0.40 ± 0.12	0.47 ± 0.15	0.41 ± 0.11	0.43 ± 0.06
NLD Gallers	36.20 ± 6.16	35.86 ± 3.29	26.29 ± 3.94	36.69 ± 2.99	34.68 ± 1.89
NLD Sap-feeders (<i>Trioza remota</i>)	18.73 ± 3.81	16.03 ± 1.82	13.71 ± 1.95	16.92 ± 1.63	16.37 ± 1.05

LAR = Leaf Area Removed

NLD = Number of leaves with at least one individual damage (NLD)

Table S3: Pearson correlation coefficients between percentage of crown defoliation (visually assessed) and each guild variable: mean percentage of leaf area removed by chewers and skeletonisers and mean number of leaves with at least one damage made by other guilds, on leaves collected in the same focal oak trees (*Quercus robur* or *Quercus petraea*).

Insect guilds assessed on leaves	Pearson's <i>r</i>	<i>P</i>
LAR Chewers (%)	0.39	< 0.001
LAR Skeletonisers (%)	0.14	0.150
NLD Miners	-0.07	0.455
NLD Tiers	0.22	0.026
NLD Rollers	0.11	0.257
NLD Gallers	0.19	0.044
NLD Sap-feeders (<i>Trioza remota</i>)	-0.09	0.334

LAR = Leaf Area Removed

NLD = Number of leaves with at least one individual damage (NLD)

III. Résistance par association à un insecte invasif

En observant un phénomène de résistance par association sur différentes essences de feuillus, dans des configurations paysagères distinctes et quelle que soit la position de l'hôte dans le bois, la démonstration d'un patron global de réponse des insectes à la diversité des arbres a été renforcée. Bien que les forêts européennes ne soient actuellement pas en danger vis-à-vis des attaques d'insectes, dans le contexte actuel des changements globaux, il est nécessaire d'anticiper les futurs cas d'invasions par des espèces exotiques de défoliateurs qui sont souvent difficilement contrôlables dans leur nouvel environnement. Alors, est-il envisageable de contribuer au contrôle biologique de ces espèces problématiques en diversifiant les parcelles forestières ?

Article accepté le 16 juin 2015 avec révision mineure dans PLoS ONE

Résumé en français

L'impact des insectes défoliateurs invasifs pourrait être plus faible dans les communautés végétales diversifiées, dû aux mécanismes de résistance par association. Selon l'hypothèse de concentration de la ressource, la quantité et l'accessibilité des plantes hôtes est réduite dans les communautés de plantes diversifiées, limitant ainsi l'exploitation de la ressource par les consommateurs. De plus, l'hypothèse des ennemis naturels suppose que ces assemblages plus riches fournissent aux prédateurs et parasitoïdes des ressources complémentaires et des habitats favorables à leur maintien dans le milieu, engageant un meilleur contrôle biologique des insectes défoliateurs. Nous avons testé ces deux hypothèses en comparant les dégâts foliaires causés par le cynips du châtaignier (*D. kuriphilus*), espèce invasive originaire d'Asie, sur des arbres (*C. sativa*) présents sur des parcelles forestières italiennes pures ou mélangées à d'autres essences. Nous avons estimé les taux de défoliation de 70 individus répartis sur 15 parcelles forestières établies dans la même région selon un gradient de richesse spécifique en arbre, allant de la culture pure de châtaigniers jusqu'à un mélange de cinq essences de feuillus, châtaignier compris. Les taux de défoliation étaient significativement plus faibles dans les parcelles les plus riches en essences. Les dégâts sur les houppiers des châtaigniers échantillonnés étaient atténués lorsque les arbres avoisinants étaient plus hauts et le mélange diversifié. Ces résultats suggèrent qu'une méthode de lutte biologique par conservation basée sur le mélange d'essences pourrait aider à réduire l'impact du cynips du châtaignier.

Tree diversity limits the impact of an invasive forest pest

Virginie Guyot^{1,4*}, Bastien Castagneyrol^{3,4}, Aude Vialatte^{1,2}, Marc Deconchat¹, Federico Selvi⁵, Filippo Bussotti⁵, Hervé Jactel^{3,4}

¹ INRA, DYNAFOR, UMR 1201, 31326 Castanet Tolosan, France

² Université de Toulouse, INPT-ENSAT, DYNAFOR, UMR 1201, 31326 Castanet Tolosan, France

³ University Bordeaux, BIOGECO, UMR1202, Talence, France

⁴ INRA, BIOGECO, UMR1202, Cestas, France

⁵ Università di Firenze, Dipartimento di Scienze delle Produzioni Agroalimentari e dell'Ambiente (DISPAA), Laboratori di Botanica, P.le delle Cascine 28, 50144, Florence, Italy

* E-mail: virginie.guyot@ensat.fr

Abstract

The impact of invasive herbivore species may be lower in more diverse plant communities due to mechanisms of associational resistance. According to the “resource concentration hypothesis” the amount and accessibility of host plants is reduced in diverse plant communities, thus limiting the exploitation of resources by consumers. In addition, the “natural enemy hypothesis” suggests that richer plant assemblages provide natural enemies with more complementary resources and habitats, thus promoting top down regulation of herbivores. We tested these two hypotheses by comparing crown damage by the invasive Asian chestnut gall wasp (*D. kuriphilus*) on chestnut trees (*C. sativa*) in pure and mixed stands in Italy. We estimated the defoliation on 70 chestnut trees in 15 mature stands sampled in the same region along a gradient of tree species richness ranging from one species (chestnut monocultures) to four species (mixtures of chestnut and three broadleaved species). Chestnut defoliation was significantly lower in stands with higher tree diversity. Damage on individual chestnut trees decreased with increasing height of neighboring, heterospecific trees. These results suggest that conservation biological control method based on tree species mixtures might help to reduce the impact of the Asian chestnut gall.

Introduction

Biological invasions have been responsible for more than 74% of known species extinctions (Clavero & García-Berthou 2005, Asner et al. 2008), being one of the major causes of biodiversity loss. For example, two temperate forest tree species came close to extinction in the 20th century due to exotic pathogens: the American chestnut (*Castanea dentata*) due to chestnut blight introduced from Asia, and the European elms following the introduction of elm disease from North America. Currently, the emerald ash borer (*Agrilus planipennis*), which was introduced from Asia, is threatening the survival of the *Fraxinus* genus in the US (Liebhold et al. 2013). The paradox is that biodiversity is itself considered a main driver of resistance to invasion. Since the seminal work of Elton (Elton 1958), it is commonly assumed that ecosystem invasibility, i.e. susceptibility to invasion by non-resident species (Davies et al. 2005), decreases with increasing species diversity (Kennedy et al. 2002, Tilman 2004, Richardson et al. 2007). For example, based on 120 case studies, Cardinale et al. (2012) showed that generally, resistance to plant invasion significantly increases with species richness in plant communities. However, most studies of diversity-invasibility relationships were undertaken in grasslands and dealt with plant invasions, and little is known about invasibility by insect herbivores (Wilsey & Polley 2002), even less in forest ecosystems (Rigot et al. 2014).

An increasing body of evidence supports the “associational resistance hypothesis” (Barbosa et al. 2009), which states that more diverse plant associations are less prone to insect damage (Iverson et al. 2014), including in forests (Jactel & Brockerhoff 2007, Vehviläinen et al. 2007, Castagneyrol et al. 2014a). Interestingly, the main mechanisms that have been suggested to explain resistance to invasion mirror those underlying associational resistance.

First, according to the “resource availability hypothesis”, ecosystems with higher amount of resources would be more prone to invasion by new species of consumers (Davis et al. 2000). Likewise the density of host plants (i.e. the number of individuals) or their relative frequency among neighboring non-host plants are key determinants of herbivory (Hambäck et al. 2014, Underwood et al. 2014) in particular by specialist herbivores (Castagneyrol et al. 2014a). For such herbivores, the “resource concentration hypothesis” (Root 1973) posits that species-rich plant communities make host plants harder to locate and to reach by their herbivores by diluting them among non-host plants (Tahvanainen & Root 1972, Jactel et al. 2005, Castagneyrol et al. 2014a). Because the higher the number of non-host plants mixed with host plants, the more diluted the resource, associational resistance would therefore be expected to increase with increasing plant diversity.

The second mechanism that may be responsible for the invasion success of exotic plants is known as “the enemy release hypothesis”. It states that once introduced in a new area, exotic plants may escape the top-down control by their specialist natural enemies (primary consumers) (Keane & Crawley 2002, Mitchell & Power 2003, DeWalt et al. 2004). Within the associational resistance framework, the “natural enemies hypothesis” predicts a greater top-down control of herbivores in species-rich plant communities by secondary consumers. It may counter the effects of enemy release, suggesting that richer plant assemblages offer a greater array of complementary food and habitat resources that benefit predators and parasitoids (Root 1973, Russell 1989). Because abundance and species richness of natural enemies usually increase with plant diversity (Scherber et al. 2010, Castagneyrol & Jactel 2012), richer plant

communities may be less invisable by exotic herbivores due to better biological control (Shea & Chesson 2002).

There are thus strong reasons to assume that richer plant communities should be less invisable by exotic plants or insect herbivores, not only because of the reduction of resource availability, but also because of more efficient top-down control. Conversely, the “environmental heterogeneity hypothesis” suggests that invasibility by alien plants increases with ecosystem diversity due to higher habitat or resources diversity allowing better coexistence between native and exotic species, if the latter are able to exploit local resources (Davies et al. 2005). In the same way “the associational susceptibility hypothesis” (White & Whitham 2000) has been proposed to account for higher herbivore damage in more diverse plant communities as a result of the possibility for some insects, mainly polyphagous, to shift from one host plant onto the other and hence benefit from a large array of feeding resources (Pearse & Hipp 2014).

Mechanisms underlying the relationship between plant diversity and resistance to native herbivores may then also impart resistance to non-native herbivores (Jactel et al. 2006). However, because introduced species did not evolve in interaction with local host plants and natural enemies, they may not respond in the same way to local biotic interactions driven by producer diversity (Thompson 1999). Addressing this question is important to predict the risk of the establishment and development of alien insects in relation with plant diversity in the invaded area.

In the present study, we looked for associational resistance to the Asian chestnut gall wasp, *D. kuriphilus* (Hymenoptera Cynipidae). We monitored the degree of damage caused by this invasive pest to the European chestnut tree (*C. sativa*) in pure and mixed stands. *Dryocosmus kuriphilus* is a univoltine monophagous herbivore that is a native of China and feeds on species of the *Castanea* genus. It was introduced in Japan in the 1940s (Moriya et al. 2003), and subsequently in South Korea and the United States in the 1970s. Its first occurrence in Europe was reported in 2002, in North West Italy (Quacchia et al. 2008). Since then it has spread to neighboring countries (France, Croatia, Slovenia, Switzerland, Austria, Czech Republic, Germany, Hungary and the Netherlands (EPPO 2013)). After adult emergence in early summer, female wasps lay eggs in buds. First instar larvae overwinter within buds. The following spring, when buds start to develop, growth of second instar larvae induces galls on buds, leaves and shoots (Moriya et al. 2003, EPPO 2005). Gall forming causes the reduction of leaf area, resulting in a decline of photosynthetic capacity (Maltoni et al. 2012). Severe gall infestations can then affect tree growth and even cause tree mortality (Moriya et al. 2003, EPPO 2005). Nut yield can be reduced by up to 80% (Battisiti et al. 2014). It has been also suggested that attacks by *D. kuriphilus* may enhance dieback caused by ink disease (*Phytophthora cinnamomi*) or chestnut blight fungus (*Cryphonectria parasitica*) (Quacchia et al. 2008, Prospero & Forster 2011). Classical biological control of populations of the Asian chestnut gall wasp using *Torymus sinensis*, a parasitoid species from the native range of *D. kuriphilus*, has been tried in Italy with equivocal success (Quacchia et al. 2008). But recently, observations made both in North America (Cooper & Rieske 2011) and Italy (Aebi et al. 2007, Santi & Maini 2011, Panzavolta et al. 2013, Quacchia et al. 2013) indicate that native parasitoids, in particular those of oak-galling cynipids, can shift onto the invasive chestnut gall wasp (Acs et al. 2007).

Here, we focused on the recent expansion of *D. kuriphilus* in Italian forests. By measuring chestnut tree infestation along a gradient of tree diversity from pure stands of *C. sativa* to mixtures in natural mature forests (Baeten et al. 2013, part 2, chapter II.3), we tested the following predictions:

- (1) Gall damage by *D. kuriphilus* decreases with the diversity of tree species associated with *C. sativa*;
- (2) the level of gall wasp damage is lower where chestnut trees are more diluted among non-conspecific neighbors (“the resource concentration hypothesis”);
- (3) chestnut infestation by *D. kuriphilus* is reduced in the presence of other *Fagaceae* species hosting cynipid galls and associated generalist parasitoids (“the natural enemies hypothesis”). Recently several studies revealed that reduced plant apparency was an overlooked driver of associational resistance (Castagneyrol et al. 2013, Castagneyrol et al. 2014a) as focal trees hidden amongst heterospecific trees are less likely to be found by insect herbivores. We therefore propose a fourth prediction, i.e. that
- (4) the presence of taller non-conspecific neighboring trees reduces the amount of gall wasp damage on smaller chestnut trees (“the plant apparency hypothesis”).

Materials and Methods

Site description

The present study emerged from a global survey of tree diversity effect on insect herbivory in European mature forests (FunDivEUROPE project, www.fundiveurope.eu). It was carried out in southern Tuscany (provinces of Siena, Italy) where the Asian chestnut gall wasp was established since 2008 (Maltoni et al. 2012), offering the opportunity to test the associational resistance hypothesis with an invasive forest insect.

Fifteen 30m×30m comparative plots were selected in deciduous mature forests (Alto-Merse N43°10'11.58" E11°12'7.98" and Belagaio N43°4'46.92" E11°13'30.6" forests) along a gradient of tree species diversity (see Baeten et al. 2013 for details, part 2, chapter II.3). Within the FunDivEUROPE project framework, site managers had beforehand obtained permission by private or communal owners to conduct the study on each plot. No endangered or protected species were collected or destructed during the field campaign. All plots contained *C. sativa* trees, alone (i.e. monocultures) or associated with one to four of the following broadleaved species: *Ostrya carpinifolia*, *Quercus cerris*, *Quercus ilex* and/or *Q. petraea*. Chestnut trees in our study area belong to the same local provenance. Current chestnut forest stands originate in the reverse conversion to coppice of old chestnut orchards (following chestnut blight attacks in the last century) that were originally obtained by grafting local wild chestnut trees. The location within the plot, tree species identity, stem diameter at breast height (*DBH*), crown diameter and the height of all the trees were measured in each plot. **Table 8** summarizes the characteristics of the sampled plots and trees along the gradient of tree species richness.

Table 8 : Characteristics of chestnut plots and trees sampled along the gradient of tree species richness.

Tree species richness (no. of plots)	Number of sampled <i>Castanea sativa</i> trees		Mean characteristics of sampled <i>Castanea sativa</i> trees			Number of plots with another tree species			
	Crown assessment	Leaf assessment	Height (m)	Basal area (m ²)	Crown area (m ²)	<i>Quercus cerris</i>	<i>Quercus ilex</i>	<i>Quercus petraea</i>	<i>Ostrya carpinifolia</i>
1 (2)	19	12	15.21 ±3.35	0.03 ±0.03	14.05 ± 8.74	0	0	0	0
2 (3)	14	9	14.51 ±3.14	0.03 ±0.03	16.57 ± 10.06	1	1	0	1
3 (5)	18	15	14.57 ±2.89	0.02 ±0.02	12.72 ± 7.72	3	3	3	1
4 (5)	19	15	15.92 ±3.51	0.04 ±0.05	22.13 ± 17.25	4	5	3	3

Assessment of damage caused by D. kuriphilus

From June 12 to June 27, 2012, the crowns of a total of 70 chestnut trees (hereafter referred to as focal trees) were assessed. Before the field campaign, 51 focal chestnut trees were randomly preselected from plot maps. Three focal chestnut trees were chosen in each mixed plot among the six trees with the largest *DBH* and six individual chestnut trees among the 12 largest ones in pure stands.

Our protocol for crown condition survey was derived from the ICP Forests manual (Eichhorn et al. 2010), adapted to better account for total insect damage. One of the main differences was that insect damage was assessed on the whole crown, instead of the “assessable crown” only. Damage was thus assessed separately in the parts of the crown exposed to sunlight and in the shade, as foliar loss may be also due to competition for light or natural pruning in the shaded part, given that *C. sativa* is heliophilous. We considered damage as leaf area reduction due to *D. kuriphilus* galls, hereafter termed as defoliation. To assess defoliation, a comparison was made between the focal tree and a “reference tree”, i.e. a healthy tree with full foliage, according to the ICP Forests manual. We recorded the respective proportion of the crown exposed to sunlight (P_{CL}), the proportion of dead branches in the parts of the crown exposed to sunlight (P_{DBL}), and those in the shade (P_{DBS}), and the proportion of defoliation in the living crown (i.e. the crown excluding the dead branches) in the part exposed to sunlight (P_{DL}), and in the shade (P_{DS}) respectively. The number of branches was counted in order to better estimate the proportion of dead branches in each part of the crown. The following percentage classes were used for all proportion variables: 0%, 0.5-1%, 1.5-12%, 12.5-25%, 25.5-50%, 50.5-75% and > 75%. The assessment was done from at least two sides of the crown to account for all damage. Where a different score was attributed to a focal tree from different sides, the mean of damage class median was used.

The total proportion of dead branches in the part of the crown exposed to sunlight was then calculated as:

$$T_{DBL} = P_{CL} \times P_{DBL} \quad \text{eqn 1}$$

The total percent of defoliation was estimated as:

$$T_D = P_{ACL} \times P_{DL} + (1 - P_{ACL}) \times P_{DS} \quad \text{eqn 2}$$

where P_{ACL} represents the proportion of the living crown exposed to sunlight:

$$P_{ACL} = \frac{P_{CL}(1 - P_{DBL})}{P_{CL}(1 - P_{DBL}) + (1 - P_{CL})(1 - P_{DBS})} \quad \text{eqn 3}$$

The total proportion of damaged crown was then calculated as:

$$T_{DC} = P_{DL} \times P_{CL}(1 - P_{DBL}) + P_{DS}(1 - P_{CL})(1 - P_{DBS}) + T_{DBL} \quad \text{eqn 4}$$

Figure S1 gives a schematic representation of tree crown, illustrating the different variables used to quantify Asian gall wasp damage (see Supplementary material).

In addition, herbivory by *D. kuriphilus* was assessed on leaves, to confirm that crown damage was due to cynipid galls. Two branches per sampled chestnut tree were cut by tree climbers, one at the top and the other in the middle of the crown, in the part exposed to sunlight. Nineteen trees that had been randomly preselected could not be climbed for safety reasons. The closest climbable tree was then chosen and crown damage was re-assessed on these additional trees. Thirty leaves were collected at random on each cut branch and frozen at -18°C until assessment. Attacks by *D. kuriphilus* were estimated using the percentage of leaves with at least one gall. Damage was then aggregated at the tree level by calculating the percentage of leaves impacted by at least one gall of *D. kuriphilus*.

Estimation of the abundance of native galls on oak trees present in mixed stands

As a Cynipidae, *D. kuriphilus* may share natural enemies with other native cynipid gall makers (Aebi et al. 2006, 2007, Santi & Maini 2011, Panzavolta et al. 2013, Quacchia et al. 2013). Thus, in addition to estimating the abundance of galls made by *D. kuriphilus* on chestnut trees, leaf collection was used to estimate the abundance of cynipid galls on *Quercus* spp. in mixed plots. We used the same method as for chestnuts for tree selection and leaf collection. We counted the number of leaves with at least one gall made by Cynipidae gall makers on 24 *Q. cerris* trees (1440 leaves), 27 *Q. ilex* (1640 leaves) and 17 *Q. petraea* (1060 leaves). Then we aggregated damage at the tree level by calculating the percentage of leaves with at least one gall. As we did not rear parasitoids, we were not able to directly estimate the percentage of parasitized galls. We therefore used the percentage of oak leaves with a cynipid gall as a proxy of parasitoids potential abundance in tree mixtures.

Tree diversity and apparency variables

Explanatory variables were defined at both the plot and the neighborhood levels.

At the plot level, we used the tree species richness, Shannon's index of tree diversity, and the proportion of *C. sativa*, the latter two being based on relative stem basal area. Taxonomic diversity was also used to quantify the taxonomic distance between different tree species in the plot. The index was calculated as the average length of the path (i.e. average distance) connecting two individual tree species, traced through a Linnaean classification of the full set of species in the tree sample (Clarke & Warwick 1998), using the *taxondive* function in the *vegan* package (version 2.0-10) in R (Oksanen et al. 2013).

For the neighborhood level, we considered neighbors all trees whose crown was within a 3m radius of that of the focal tree. Coppice clumps were considered a single tree. The list of 506 neighboring trees was extracted with ArcMap and ArcToolbox software, ArcGis for Desktop version 10 ArcInfo advanced (ESRI 2012), using tree position and crown area

projection from plot maps. Based on this list, we calculated the same explanatory variables as at the plot level. In addition, to account for structural heterogeneity due to differences in tree height among focal and neighboring trees, we calculated an index of chestnut tree apparency (ΔH) based on [Castagneyrol et al. \(2013\)](#):

$$\Delta H = (1/N) \times \sum_i (H_{focal} - H_{neighbor\ i}) \quad \text{eqn 5}$$

where H_{focal} and $H_{neighbor\ i}$ are the height of the focal tree and of the i^{th} neighboring tree out of N . Focal trees that were on average taller and shorter than their neighbors had positive and negative tree apparency ΔH , respectively.

Overall, 70 focal chestnut trees were included in analyses at the plot level. Only 31 of these trees were used at the neighborhood level because the other sampled chestnut trees were located at the margin of sampled plots and no information was available on their neighbors growing outside the plot.

Statistical analyses

The total percent of defoliation (T_D , referred as total defoliation) was strongly correlated to the total proportion of damaged crown (T_{DC} , referred as total damaged crown) (correlation T_D - T_{DC} : $n = 70$, Pearson's $r = 0.81$, $P < 0.001$). Because branch mortality may be due to other factors than attacks by *D. kuriphilus*, total defoliation was preferred to total damaged crown as a response variable. Total defoliation was positively and significantly correlated with the mean percentage of leaves with at least one gall ($n = 49$, Pearson's $r = 0.47$, $P < 0.001$). However the later damage measurement was only assessed on two branches per tree and thus considered less accurate than total defoliation, which was therefore used as herbivory response variable in all analyses.

Before performing any formal analyses, data structure was explored following recommendations by [Zuur et al. \(2010\)](#). Cleveland dot plots of total defoliation identified potential outliers, which were further checked by simulating 1,000 random samples from normal distribution with sample size, mean and standard deviation taken from raw data ([Zuur et al. 2010](#)). Data points falling outside the 95% confidence interval derived from these simulations were considered as true outliers, and four trees were then discarded from analyses at the plot level, and one tree at the neighborhood level. However analyses were redone after reincorporating outliers to check for consistency in pattern of responses.

Analyses at the plot and the neighborhood levels were carried out separately, but using the same modelling approach. Trees were used as statistical units. We used linear mixed effects models (*lmer* function in the *lme4* package (version 1.1-7) in R ([Bates et al. 2014](#))), with the plot as random factor to account for pseudo-replication of trees within plots. A *log* transformation was applied to total defoliation to satisfy the assumptions of statistical tests.

The five explanatory variables at the plot level (i.e. tree species richness, Shannon's diversity index, the proportion of *C. sativa*, the index of taxonomic diversity, and the percentage of oak leaves with galls of Cynipidae) were strongly correlated (all pairwise correlations with Pearson's $r > 0.42$), preventing the use of multiple regressions ([Graham 2003](#), [Ray-Mukherjee et al. 2014](#)). Univariate models were then preferred and compared in an information theory approach. We first built a set of five univariate models, *plus* the null model (i.e. intercept only). The set of best fitting models was selected based on Akaike's information criterion, corrected for small sample sizes (AIC_c ([Burnham & Anderson 2002](#))) using the *selMod* function in the *pgirmess* package (version 1.5.9) in R ([Giraudoux 2014](#)). Among the best fitting models, the

minimum adequate model (*MAM*), i.e. most parsimonious model, was that with the lowest number of estimable parameters (*K*) within 2 *AICc* units of the model with the lowest *AICc*. Differences in *AICc* scores (Δ_i) > 2 are usually interpreted as indicating strong support for the *MAM* compared to poorer models (Burnham & Anderson 2002). Estimates of model parameters are reported for the *MAM*.

The same approach was used at the neighborhood level including the same five explanatory variables used at plot level. Because tree apparency was not correlated with tree richness or taxonomic diversity at this level (respectively Pearson's $r = -0.30$, $P = 0.09$ and Pearson's $r = -0.06$, $P = 0.72$), it was possible to add multivariate models to the analysis. We considered the null model, five univariate models with explanatory variables at plot level (see above), univariate models with explanatory variables at the neighborhood level (i.e. tree species richness, Shannon's diversity index, the proportion of *C. sativa*, taxonomic diversity and tree apparency), and four multivariate models including tree apparency ΔH , tree species richness or taxonomic diversity, and their interaction. Then we compared these 15 models using the same method as at the plot level. All statistical analyses were performed with *R* free software (R Core Team 2014).

All data used for statistical analyses are reported in **Table S4** and *R* syntax of each model is detailed in **Table S5** (see Supplementary material).

Results

Observations showed that 100% of the chestnut trees that we sampled were attacked by *D. kuriphilus*. Total defoliation caused by this invasive pest was on average $12.7 \pm 8.1\%$, ranging from 0.8% to 31.1%.

At the plot level, model comparison based on *AICc* identified tree species richness and Shannon's diversity index as the variables best fitting defoliation (**Table 9**). Gall damage was lower with higher tree species richness ($t = -3.91$, $P = 0.009$, **Figure 21**) and Shannon's diversity index ($t = -3.46$, $P = 0.026$).

Table 9 : Results of model selection for the analyses of total defoliation by *Dryocosmus kuriphilus* on chestnut trees in forests with increasing tree species diversity.

LEVEL	MODEL	K	AICc	Δ_i	w_i	Estimate	$\pm$ SE
Plot (n= 66)	Richness	4	140.38	0.00	0.47	-0.26	0.07
	Shannon's diversity index	4	140.52	0.14	0.44	-0.59	0.17
	Null	3	144.61	4.23	0.06	2.36	0.11
	Oak galls	4	145.66	5.28	0.03	-0.30	0.16
	Taxonomic diversity	4	151.38	11.00	0.00	-0.02	0.01
	Proportion of <i>C. sativa</i>	4	152.76	12.38	0.00	0.01	0.00
Neighbors (n= 30)	<i>Tree apparency</i>	4	71.78	0.00	0.44	0.15	0.04
	<i>Shannon's diversity index</i>	4	73.52	1.74	0.18	-0.70	0.30
	Richness	4	74.39	2.61	0.12	-0.33	0.12
	Null	3	74.84	3.06	0.10	2.40	0.18
	<i>Shannon's diversity index</i>	4	74.96	3.18	0.09	-0.65	0.38
	Oak galls	4	77.21	5.43	0.03	-0.28	0.27
	Richness + Tree apparency	5	77.50	5.72	0.03	-0.01 0.15	0.10 0.04
	Richness	4	79.61	7.83	0.01	-0.05	0.13
	Taxonomic diversity + Tree apparency	5	82.21	10.43	0.00	0.00 0.15	0.01 0.04
	Taxonomic diversity	4	83.00	11.23	0.00	-0.02	0.02
	Proportion of <i>C. sativa</i>	4	83.39	11.61	0.00	0.01	0.00
	Taxonomic diversity	4	84.31	12.53	0.00	0.01	0.01
	Proportion of <i>C. sativa</i>	4	84.70	12.92	0.00	0.01	0.01
	Richness $\times$ Tree apparency	6	84.85	13.07	0.00	0.02	0.04
	Taxonomic diversity $\times$ Tree apparency	6	95.02	23.24	0.00	0.00	0.00

All models include plot identity as random factor. Univariate and multivariate models are shown, including their number of estimable parameters (K) and their Akaike weights (w_i). Models within 2 AICc units (Δ_i) of the model with the lowest AICc are in *italics*. Estimated parameter values and standard deviations are indicated for these models with $\Delta_i < 2$. Variables in bold are at the plot level and normal typeface variables are at the neighborhood level.

Null = Null model; *Richness* = tree species richness; *Shannon's diversity index* = Shannon index of tree diversity; *C. sativa proportion* = proportion of *Castanea sativa*; *Taxonomic diversity* = Taxonomic diversity index; *Oak galls* = Mean percentage of oak leaves with presence of Cynipid galls; *Tree apparency* = Tree apparency index.

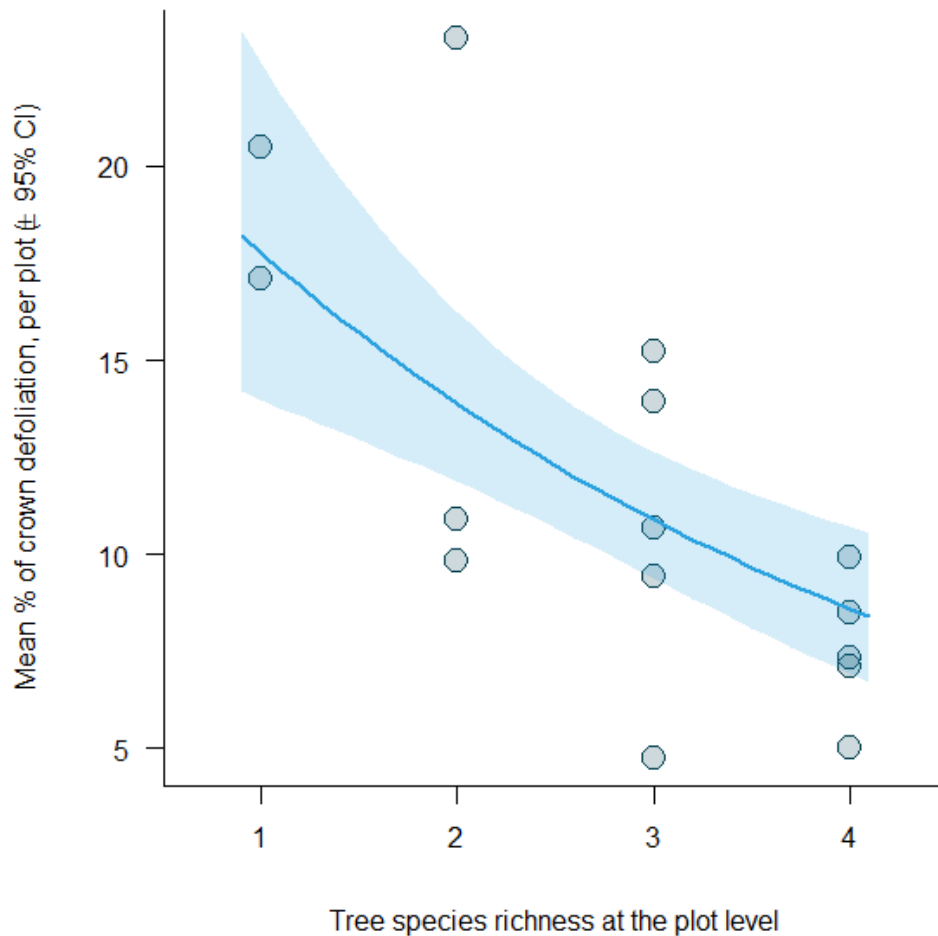


Figure 21: Relationship between total defoliation by *Dryocosmus kuriphilus* and tree species richness at the plot level. Dots represent the mean percentage of total defoliation per plot. The solid line and the shaded area represent predictions from linear mixed models and corresponding confidence interval.

At the neighborhood level, none of the multivariate models was retained as best model. Focal chestnut tree apparency at the neighborhood level and Shannon's diversity index at the plot level were identified as best predictors of total defoliation (). Damage by *D. kuriphilus* was significantly higher on trees with higher apparency: chestnut trees that were taller than their neighbors were subject to twice as much damage as shorter trees on average ($t = 3.95$, $P < 0.001$, **Figure 22**). Total defoliation was lower with higher Shannon's diversity index at the plot level, but with a marginal trend toward significance ($t = -2.36$, $P = 0.062$). While tree apparency and Shannon's diversity index at plot level were correlated (Pearson's $r = -0.52$, $P = 0.002$), they may have had complementary effects on total defoliation caused by *D. kuriphilus*. To test their individual and shared contribution to gall damage, the two variables were included in the same model, fitting tree apparency before, and then after Shannon's diversity index. Applying sequential decomposition of variance allowed us to test the significance of a second predictor, once the variance explained by the first one was accounted for (Ray-Mukherjee et al. 2014). Tree apparency had a significant effect whether it was fitted before ($n = 30$, model parameter estimate ($\pm$ SE) = 0.12 ± 0.04 , $P < 0.001$) or after ($n = 30$, 0.12 ± 0.04 , $P = 0.005$) the Shannon's

diversity index. This indicates that, despite the correlation between the two predictors, tree apparency did make an individual contribution to variance in crown damage. By contrast, Shannon's diversity index had no significant effect when fitted after tree apparency. The observed effect of tree diversity was therefore mainly due to its correlation with tree apparency.

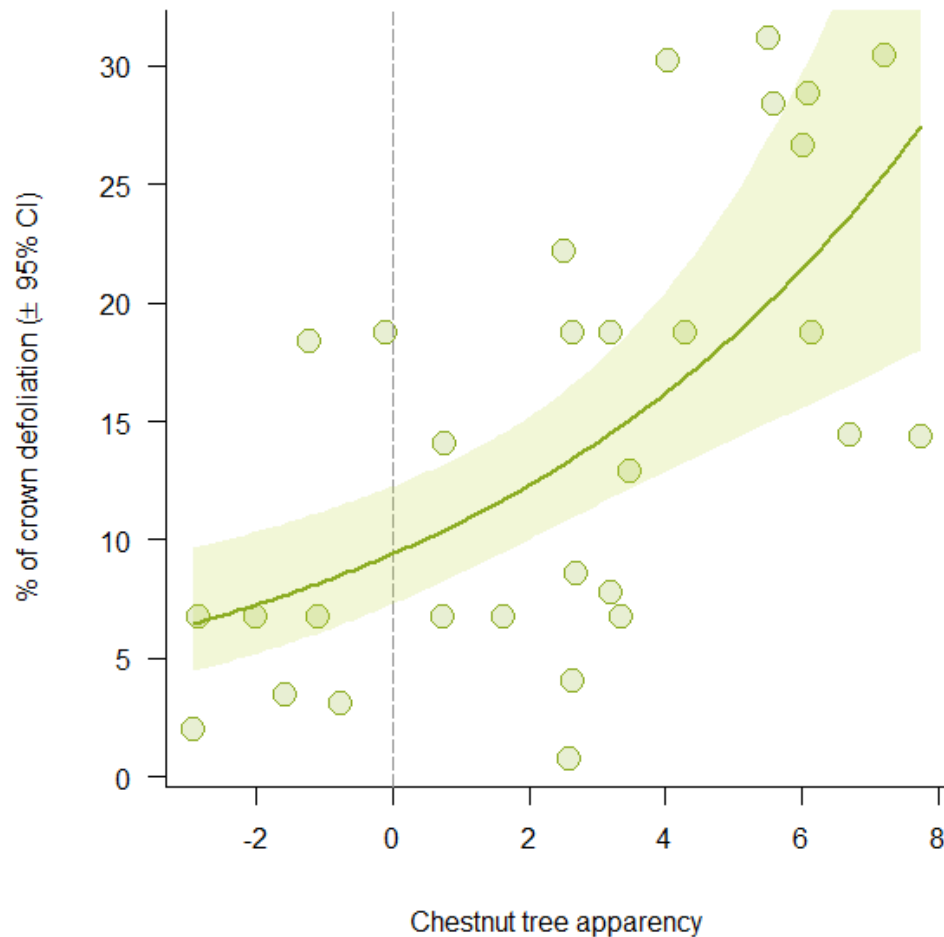


Figure 22: Relationship between total defoliation by *Dryocosmus kuriphilus* and chestnut tree apparency at the neighborhood level. Dots represent the percentage of total tree defoliation. The solid line and shaded area represent predictions by linear mixed models and corresponding confidence intervals. Dots on the left hand side and right hand side represent chestnut trees that were on average shorter and taller than their neighbors, respectively.

Observed patterns were robust to the inclusion of outliers as the effects of tree species richness, Shannon's diversity index and tree apparency were qualitatively the same if outliers were retained in analyses (see **Table S6** in Supplementary material). For analyses at the plot level, tree species richness and Shannon diversity index were still retained in the best models and estimates had exactly the same values (**Figure S2** in Supplementary material). Model rank order was slightly different for analyses at the neighborhood level. Model selection still identified Shannon's diversity index at the plot level as an important predictor of total defoliation, but univariate model with tree apparency as the sole predictor had a $\Delta_i > 2$. However this discrepancy was due to only one outlier, i.e. one individual tree in a pure chestnut stand

which was obviously out of the range of variation in gall damage (**Figure S3** in Supplementary material).

Although several explanatory variables were not retained by model comparisons, total defoliation was correlated to some of them. At the plot level, total defoliation was lower with higher percent of oak leaves with Cynipidae galls ($n = 66$, Pearson's $r = -0.32$, $P = 0.009$), with greater taxonomic diversity ($n = 66$, Pearson's $r = -0.38$, $P = 0.002$) and with higher proportion of *C. sativa* ($n = 66$, Pearson's $r = 0.40$, $P = 0.001$). At the neighborhood level, total defoliation was lower with higher Shannon's diversity index ($n = 30$, Pearson's $r = -0.45$, $P = 0.012$), and lower proportion of *C. sativa* ($n = 30$, Pearson's $r = 0.44$, $P = 0.015$). All these results consistently suggested that chestnut trees experienced more damage by *D. kuriphilus* where grown as pure stands than mixed with other tree species.

Discussion

Damage caused to chestnut trees by *D. kuriphilus* was lower with higher tree species richness or diversity in forest stands. These results demonstrate that tree diversity may contribute to reduce forest invasibility by alien pests, thus confirming associational resistance to the invasive gall wasp. Similar associational resistance to an invasive forest insect was reported for the pine bast scale *Matsucoccus feytaudi* at the landscape scale, with a reduction of the spread rate (Rigot et al. 2014) or in stands with only two different tree species (Jactel et al. 2006). Both invasive forest insects are monophagous, feeding only on tree species in a single genus (*Castanea* and *Pinus* respectively), which is consistent with many studies showing that associational resistance is more likely to occur with specialist herbivores than with generalists (Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2013, Castagneyrol et al. 2014a).

The “host concentration hypothesis” has been proposed to account for associational resistance to insect herbivores. We tested this hypothesis with *D. kuriphilus* by using the proportion of host trees (*C. sativa*) in sampled stands as a predictive variable of gall damage. However this explanatory variable was never retained among the best models, whatever the spatial level (plot or neighborhood), suggesting that the dilution of chestnut trees amongst heterospecific trees in mixed forests was not the main driver of associational resistance to this invasive species.

Another mechanism of associational resistance recently gained more attention, the so-called “plant apparency hypothesis” (Castagneyrol et al. 2013). Host apparency has been defined as the probability of a plant being found by herbivores (Feeny 1970, Endara & Coley 2011). In mixed forests, the presence of non-host trees can reduce host tree apparency by interfering with the cues that insects use to identify and locate their host. For example, it has been shown that host trees can be hidden by taller heterospecific neighbors, thus decreasing the probability of being visually located by forest insects (Floater & Zalucki 2000, Dulaurent et al. 2012, Castagneyrol et al. 2013). Overall, in our study, chestnut trees that were smaller than their neighbors were less damaged by the invasive gall wasp. However further surveys are needed to confirm that the ability of *D. kuriphilus* to locate a host is driven by visual cues. In many phytophagous insects, host recognition is mediated by olfactory cues (Wood 1982, Zhang et al. 1999, Tasin et al. 2006) and a mix of host and non-host plant odors may disturb olfactory-guided host choice by specialist herbivores (Borden et al. 1997, Byers et al. 1998, Huber &

Borden 2001), as suggested by the “semiochemical diversity hypothesis” (Zhang & Schlyter 2004, Jactel et al. 2011). Because volatile organic compounds released by host trees and recognized by insect herbivores are likely to diffuse over long distance, disruption of chemical cues by non-host trees could operate at a larger scale than that of visual cues. It is striking that *D. kuriphilus* can disperse over long distance and is still capable of finding isolated patches of chestnut trees in invaded landscapes. This could in part explain why the best explanatory model of gall wasp damage at the neighborhood level retained Shannon’s diversity index calculated at the plot level. It is also interesting to note that both tree apparency at the neighborhood level and tree diversity at the plot level significantly reduced the amount of gall damage, suggesting that two complementary associational resistance processes may operate at two nested spatial levels. As demonstrated for other insect herbivores (Aluja & Prokopy 1993), *D. kuriphilus* might use olfactory information to identify suitable habitats (i.e. the presence of *Castanea* trees) while using visual cues to locate and colonize a suitable individual host tree.

The enemy release hypothesis (Colautti et al. 2004) predicts that exotic species are successful invaders in the new range because specialist natural enemies were left behind in their native range (Maron & Vilá 2001). However the lack of native enemies might be compensated for by the presence of generalist enemies able to shift onto the new host in the area of introduction (Cooper & Rieske 2007, 2011). Yet several authors reported that predators and parasitoids are more abundant and more diverse in species rich plant communities (Andow 1991, Scherber et al. 2010, Castagneyrol & Jactel 2012), thus increasing the chance that these communities contain species able to prey on new alien hosts. This was the case with the maritime pine bast scale *M. feytaudi* in its invaded range (Corsica). There, a native predatory bug, *Elatophilus nigricornis*, which was only present in mixed stands of maritime pine and black pine, was able to shift onto the invasive pest and control its populations (Jactel et al. 2006). Here, we investigated a similar process by estimating the abundance of cynipid galls on oak trees mixed with chestnut trees. Several studies have already shown that parasitoids native to Italy and emerging from galls on oaks were able to parasitize *D. kuriphilus* (Aebi et al. 2006, 2007, Panzavolta et al. 2013, Quacchia et al. 2013). In our study, gall damage by *D. kuriphilus* was negatively correlated with gall abundance on *Quercus* trees suggesting a potential involvement of native parasitoids emerging from oak galls in chestnut gall wasp control. Currently, the parasitoid *T. sinensis*, originating from Japan, is used as classical biological control agent against *D. kuriphilus* in Europe. But risks associated with the use of this exotic parasitoid need further investigations to limit negative effects on environment such as hybridization with native parasitoids or spillover onto native gall insects (Gibbs et al. 2011). Promoting native parasitoids through the mixture of chestnuts and oaks (i.e. conservation biological control) could be then a better way to prevent damage caused by the Asian chestnut gall wasp. However, in our study, the abundance of Cynipidae galls on oaks was not retained by model selection suggesting that either natural enemies were not effective biological control agents or that the measure used as a proxy (percentage of oak leaves with galls) misestimated their abundance. There is therefore a need for better sampling both chestnut and oak cynipid galls in order to more accurately estimate their level of parasitism and also identify the parasitoids species really involved in horizontal transfers in mixed stands.

The magnitude of associational resistance to specialist herbivores has been shown to increase with dissimilarity among host and non-host trees, for which phylogenetic distance is commonly used as a proxy (Castagneyrol et al. 2014a, Schuldt et al. 2014). In our study, accounting for the identity of tree species associated with chestnut in mixed forests did not

provide much additional explanation for the degree of damage caused by the gall wasp, since taxonomic diversity was not retained in model selection. However, the taxonomic diversity index was calculated with only broadleaved species and the three *Quercus* species were at the same taxonomic distance from *C. sativa* or *O. carpinifolia*. The variation in taxonomic diversity was therefore probably too low to allow the detection of a phylogenetic signal in the diversity-invasibility relationship. It would be more interesting to test this effect after incorporating mixtures of chestnut and conifers (such as *P. pinaster*, present in Tuscany) or other broadleaved species more phylogenetically distant from *C. sativa* in the tree diversity gradient.

Recently [Liebhold et al. \(2013\)](#) demonstrated that the rate of establishment of invasive pest insects in the US was positively correlated with tree species richness, explaining that it increased the probability of finding a suitable host species. This does not contradict our finding concerning the lower invasibility of mixed forests. It is simply a further example of the “invasion paradox” ([Fridley et al. 2007](#)), which accounts for both negative and positive relationships between native biodiversity and invasions of exotic species. The resolution of this paradox depends on taking the spatial scale into account, as positive associations between native and exotic species richness are observed at large spatial scales (i.e. landscape to continent), and negative associations at fine scales (community scale). We therefore suggest that (i) the successful establishment of an invasive forest pest in a new country may increase with higher γ diversity ([Whittaker et al. 2001](#)) of trees, as it would increase the probability of finding a suitable new host species, whereas (ii) the rate of development and spread of invasive pest populations may be reduced by a higher α diversity ([Whittaker et al. 2001](#)) of trees, due to complementary associational resistance mechanisms such as lower host tree availability, accessibility, and higher top-down control by native natural enemies.

Conclusions

By linking biodiversity and ecosystem functioning concepts with the invasion biology framework, we demonstrated that, at the stand level, tree diversity has the potential to reduce the impact of invasive forest pests. Our results also suggest that more than species richness *per se*, the compositional and structural characteristics of mixed forests are critical to the provision of invasive pest regulation. However, further research is needed to disentangle the ecological mechanisms underlying the diversity-invasibility relationship, e.g. host accessibility or quality vs top-down regulation by natural enemies.

Acknowledgements

We thank the FunDivEUROPE project, Martina Pollastrini, technicians, and climbers for field help and coordination in Italy. We also thank Sylvie Ladet for data extraction on SIG, Wilfried Heintz for personal database development, and the reviewers for their helpful comments and suggestions.

Supplementary material

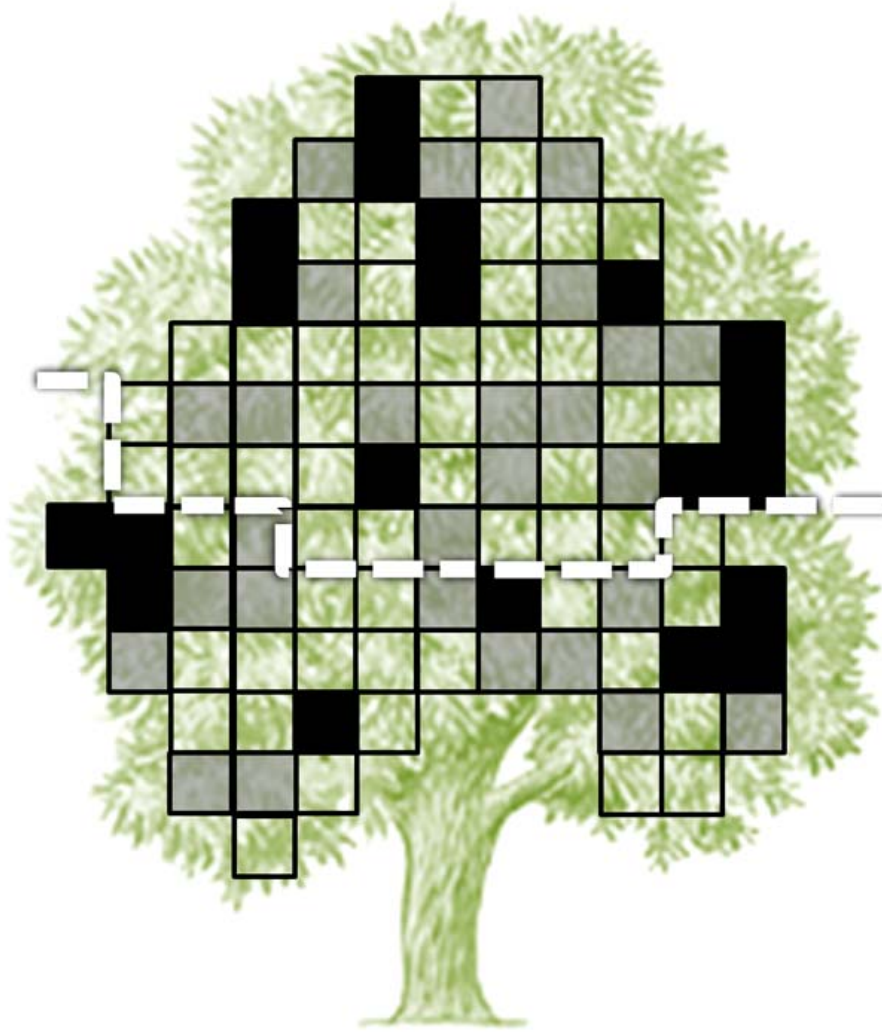


Figure S1 : Schematic representation of a *Castanea sativa* crown damaged by *Dryocosmus kuriphilus* galls. The crown size is arbitrary set equal to 100 cells. Each crown part (in sunlight and in shade, distinguished by the white line) contains dead branches (black cells), defoliated areas (grey cells) and areas with intact leaves (empty cells).

Damage assessment did not include dead branches in the shady part of tree crown. Total percent of defoliation (here, $T_D = 28/80 = 0.35$) and total proportion of damaged crown ($T_{DC} = 40/100 = 0.40$) were calculated based on the following variables:

T_{DBL} : total proportion of dead branches in the part of the crown exposed to sunlight

P_{CL} : proportion of the crown part exposed to sunlight ($= 60/100$, i.e. all cells above the white line)

P_{DBL} : proportion of dead branches in the crown part exposed to sunlight ($= 12/60$, i.e. all dark cells above the white line)

P_{DBS} : proportion of dead branches in the crown part in shade ($= 8/40$, i.e. all dark cells below the white line)

P_{ACL} : proportion of the living crown exposed to sunlight ($= 48/80$, i.e. all empty and grey cells above the white line)

P_{DL} : proportion of defoliation in the crown part exposed to sunlight ($= 16/48$, i.e. all grey squares above the white line)

P_{DS} : proportion of defoliation in crown part in shade ($= 12/32$, i.e. all grey squares below the white line)

And equations are:

$$T_{DBL} = P_{CL} \times P_{DBL} = \frac{60}{100} \times \frac{12}{60} = \frac{12}{100} = 0.12 \quad \text{eqn 1}$$

$$T_D = P_{ACL} \times P_{DL} + (1 - P_{ACL}) \times P_{DS} = \frac{48}{80} \times \frac{16}{48} + \left(1 - \frac{48}{80}\right) \times \frac{12}{32} = \frac{28}{80} = 0.35 \quad \text{eqn 2}$$

$$P_{ACL} = \frac{P_{CL} (1 - P_{DBL})}{P_{CL} (1 - P_{DBL}) + (1 - P_{CL}) (1 - P_{DBS})} = \frac{\frac{60}{100} \left(1 - \frac{12}{60}\right)}{\frac{60}{100} \left(1 - \frac{12}{60}\right) + \left(1 - \frac{60}{100}\right) \left(1 - \frac{8}{40}\right)} = \frac{48}{80} = 0.60 \quad \text{eqn 3}$$

$$\begin{aligned} T_{DC} &= P_{DL} \times P_{CL} (1 - P_{DBL}) + P_{DS} (1 - P_{CL}) (1 - P_{DBS}) + T_{DBL} \\ &= \frac{16}{48} \times \frac{60}{100} \left(1 - \frac{12}{60}\right) + \frac{12}{32} \left(1 - \frac{60}{100}\right) \left(1 - \frac{8}{40}\right) + \frac{12}{100} = \frac{40}{100} = 0.40 \quad \text{eqn 4} \end{aligned}$$

Table S4 : Damage caused by *Dryocosmus kuriphilus* assessed on 70 *Castanea sativa* and explanatory variables calculated at plot and neighborhood levels.

T_D = Total percent of defoliation

T_{DC} = Total proportion of damaged crown

T_{DBL} = Total proportion of dead branches in the part of the crown exposed to sunlight

D. kuriphilus and oak galls are percents of assessed leaves with at least one gall

Shannon diversity and proportion of *C. sativa* are based on relative stem basal area

Taxonomic diversity was calculated using the *taxondive* function in the *vegan* package in *R* ([Oksanen et al. 2013](#))

Tree apparency was based on [Castagneyrol et al. \(2013\)](#)

Ids		Damage assessed on <i>Castanea sativa</i>					Explanatory variables at plot level					Explanatory variables at neighborhood level				
Tree	Plot	<i>TD</i>	<i>TDC</i>	<i>TDBL</i>	<i>Dryocosmus kuriphilus</i> galls	Tree species richness	Proportion of <i>C. sativa</i>	Shannon's diversity	Taxonomic diversity	Oak galls	Tree species richness	Proportion of <i>C. sativa</i>	Shannon's diversity	Taxonomic diversity	Tree apparency	
1	1	6.8	29.8	25.0	25.0	1	100.0	0.0	0.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	NA	
2	1	47.9	65.3	43.8	NA	1	100.0	0.0	0.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	NA	
3	1	28.4	59.2	43.8	NA	1	100.0	0.0	0.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	5.6	
4	1	30.4	55.7	37.5	56.7	1	100.0	0.0	0.0	0.0	2	93.8	0.2	17.8	7.2	
5	1	28.8	42.7	22.5	65.0	1	100.0	0.0	0.0	0.0	2	91.4	0.3	32.3	6.1	
6	1	14.3	20.2	7.5	48.3	1	100.0	0.0	0.0	0.0	2	90.3	0.3	35.4	7.7	
7	1	18.8	47.8	37.5	NA	1	100.0	0.0	0.0	0.0	2	86.0	0.4	36.5	3.2	
8	1	18.8	23.8	7.5	NA	1	100.0	0.0	0.0	0.0	2	93.6	0.2	30.6	4.3	
9	1	17.7	27.0	12.5	NA	1	100.0	0.0	0.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	NA	
10	2	16.3	12.6	0.5	NA	1	99.5	0.0	1.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	NA	
11	2	14.4	9.3	0.3	NA	1	99.5	0.0	1.0	0.0	2	99.2	0.0	8.4	6.7	
12	2	26.6	25.0	0.5	55.0	1	99.5	0.0	1.0	0.0	2	99.2	0.0	10.7	6.0	
13	2	18.8	16.5	0.2	41.8	1	99.5	0.0	1.0	0.0	2	98.2	0.1	21.1	6.1	
14	2	0.8	0.6	0.1	25.0	1	99.5	0.0	1.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	2.6	
15	2	31.1	34.2	11.3	25.0	1	99.5	0.0	1.0	0.0	2	99.1	0.1	10.0	5.5	
16	2	6.8	8.3	2.0	39.0	1	99.5	0.0	1.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	-1.1	
17	2	18.8	13.2	0.2	NA	1	99.5	0.0	1.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	-0.1	
18	2	18.8	18.4	0.4	43.3	1	99.5	0.0	1.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	2.6	
19	2	18.8	13.2	0.2	NA	1	99.5	0.0	1.0	0.0	3	96.8	0.2	14.6	NA	
20	3	18.8	18.2	0.3	NA	2	32.1	0.8	19.6	1.7	3	32.2	0.7	31.5	NA	
21	3	14.1	12.1	2.0	NA	2	32.1	0.8	19.6	1.7	2	34.2	0.6	11.8	0.8	
22	3	6.0	5.1	0.1	25.0	2	32.1	0.8	19.6	1.7	2	21.9	0.5	22.2	NA	
23	3	2.0	2.0	0.2	42.4	2	32.1	0.8	19.6	1.7	2	66.1	0.6	8.6	-2.9	
24	3	8.2	6.9	0.1	37.3	2	32.1	0.8	19.6	1.7	NA	NA	NA	NA	NA	
25	4	20.1	33.2	18.8	43.3	2	55.4	0.7	16.5	0.0	2	98.1	0.1	11.1	NA	
26	4	8.1	13.3	6.3	NA	2	55.4	0.7	16.5	0.0	2	52.7	0.7	12.9	NA	
27	4	8.7	14.2	7.5	36.7	2	55.4	0.7	16.5	0.0	2	43.4	0.7	12.7	NA	
28	4	36.7	38.4	6.3	NA	2	55.4	0.7	16.5	0.0	2	48.6	0.7	10.9	NA	
29	4	6.8	6.6	0.2	25.0	2	55.4	0.7	16.5	0.0	NA	NA	NA	NA	NA	
30	5	17.5	6.4	1.4	51.7	2	30.0	0.9	30.5	0.0	3	90.9	0.4	46.9	NA	
31	5	30.2	23.7	2.0	43.3	2	30.0	0.9	30.5	0.0	4	73.0	0.8	40.8	4.0	
32	5	22.2	19.3	2.7	53.3	2	30.0	0.9	30.5	0.0	4	38.0	0.9	32.1	2.5	
33	5	40.5	24.8	3.4	NA	2	30.0	0.9	30.5	0.0	5	60.0	1.1	45.2	-2.9	

Ids		Damage assessed on <i>Castanea sativa</i>					Explanatory variables at plot level					Explanatory variables at neighborhood level				
Tree	Plot	<i>TD</i>	<i>TDC</i>	<i>TDBL</i>	<i>Dryocosmus kuriphilus</i> galls	Tree species richness	Proportion of <i>C. sativa</i>	Shannon's diversity	Taxonomic diversity	Oak galls	Tree species richness	Proportion of <i>C. sativa</i>	Shannon's diversity	Taxonomic diversity	Tree apparency	
34	6	11.0	13.1	5.6	66.7	3	20.6	1.0	23.8	0.0	3	15.1	1.0	25.9	NA	
35	6	8.9	11.8	3.8	NA	3	20.6	1.0	23.8	0.0	3	15.1	1.0	25.9	NA	
36	6	28.1	29.6	3.4	58.3	3	20.6	1.0	23.8	0.0	5	62.2	0.9	41.0	NA	
37	6	12.9	15.6	7.5	53.3	3	20.6	1.0	23.8	0.0	4	39.6	0.8	44.6	3.5	
38	7	18.8	17.7	0.1	25.0	3	46.2	1.1	16.7	1.1	4	23.1	1.2	50.8	NA	
39	7	10.7	11.1	2.0	45.0	3	46.2	1.1	16.7	1.1	2	67.2	0.6	8.6	NA	
40	7	2.6	2.7	0.2	33.3	3	46.2	1.1	16.7	1.1	1	100.0	0.0	0.0	NA	
41	8	3.5	3.5	0.4	26.7	3	19.6	0.9	12.1	0.0	3	28.0	0.9	9.7	-1.6	
42	8	4.1	3.9	0.3	38.3	3	19.6	0.9	12.1	0.0	2	88.3	0.4	16.0	2.6	
43	8	6.8	6.1	0.2	38.3	3	19.6	0.9	12.1	0.0	3	49.3	1.0	26.3	0.7	
44	9	6.8	9.1	3.8	NA	3	24.2	1.1	22.8	0.6	3	24.7	1.0	23.0	1.6	
45	9	6.8	5.5	0.0	53.3	3	24.2	1.1	22.8	0.6	3	26.4	1.1	22.0	-2.8	
46	9	17.6	16.1	1.9	56.7	3	24.2	1.1	22.8	0.6	2	56.7	0.7	15.5	NA	
47	9	6.8	9.1	3.8	46.7	3	24.2	1.1	22.8	0.6	NA	NA	NA	NA	NA	
48	10	6.8	16.4	12.5	NA	3	14.6	0.9	18.0	1.4	4	16.7	1.0	40.6	-2.0	
49	10	18.4	31.7	17.5	28.3	3	14.6	0.9	18.0	1.4	3	28.3	0.8	45.8	-1.2	
50	10	12.0	13.0	2.7	36.7	3	14.6	0.9	18.0	1.4	3	45.8	0.9	48.6	NA	
51	10	18.8	18.6	3.8	26.7	3	14.6	0.9	18.0	1.4	NA	NA	NA	NA	NA	
52	11	8.5	5.7	0.1	26.7	4	50.6	1.2	32.1	0.0	5	81.9	0.6	33.6	2.7	
53	11	6.8	6.9	3.8	23.3	4	50.6	1.2	32.1	0.0	3	51.8	0.8	36.6	NA	
54	11	6.8	8.2	3.8	18.3	4	50.6	1.2	32.1	0.0	3	90.8	0.4	28.3	NA	
55	12	6.8	10.0	4.1	33.3	4	37.2	1.3	27.8	0.6	4	94.5	0.3	55.0	NA	
56	12	22.6	14.3	2.0	63.3	4	37.2	1.3	27.8	0.6	4	95.1	0.3	53.8	NA	
57	12	6.8	7.6	1.4	NA	4	37.2	1.3	27.8	0.6	4	82.3	0.6	51.6	NA	
58	12	6.8	9.8	3.8	NA	4	37.2	1.3	27.8	0.6	5	39.8	1.4	37.6	NA	
59	12	6.8	7.9	5.6	21.7	4	37.2	1.3	27.8	0.6	6	70.5	0.9	51.9	NA	
60	13	0.8	12.9	12.5	0.0	4	12.7	1.2	24.9	1.3	2	21.2	0.5	20.7	NA	
61	13	7.8	9.4	1.9	40.0	4	12.7	1.2	24.9	1.3	4	21.5	1.0	43.3	3.2	
62	13	6.5	11.9	6.3	40.0	4	12.7	1.2	24.9	1.3	6	27.7	1.4	47.1	NA	
63	14	6.8	6.9	2.0	55.0	4	46.8	1.3	32.6	1.4	2	66.9	0.6	23.7	3.4	
64	14	6.8	4.9	0.2	43.3	4	46.8	1.3	32.6	1.4	3	77.3	0.7	9.9	NA	
65	14	6.8	6.2	0.5	43.3	4	46.8	1.3	32.6	1.4	2	79.8	0.5	6.5	NA	
66	14	14.6	12.7	0.0	NA	4	46.8	1.3	32.6	1.4	3	67.5	0.9	25.8	NA	
67	14	0.8	0.7	0.0	NA	4	46.8	1.3	32.6	1.4	4	63.9	1.0	35.1	NA	
68	15	37.5	36.1	3.4	48.3	4	40.3	1.3	24.7	0.0	4	24.6	1.2	46.9	NA	
69	15	14.0	13.9	0.0	50.0	4	40.3	1.3	24.7	0.0	5	34.5	0.9	51.0	NA	
70	15	3.1	2.8	1.4	31.7	4	40.3	1.3	24.7	0.0	6	36.7	1.5	44.9	-0.8	

Table S5 : R syntax for each mixed model used in the model comparison method based on Akaike's information criterion (Burnham & Anderson 2002).

Level	Response variables	Fixed factors	Random factor
Plot (n= 70)	CROWN.PLOT ~	RICHNESS.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.PLOT ~	SHANNON.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.PLOT ~	DIST.TAXO.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.PLOT ~	PROP.FOCAL.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.PLOT ~	PC.CYNIPS	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.PLOT ~	1	+ (1 ID.PLOT)
Neighbors (n= 31)	CROWN.NEIGHB ~	RICHNESS.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	SHANNON.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	DIST.TAXO.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	PROP.FOCAL.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	PC.CYNIPS	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	RICHNESS.NEIGHB * APPARENCY	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	RICHNESS.NEIGHB + APPARENCY	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	RICHNESS.NEIGHB	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	APPARENCY	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	SHANNON.NEIGHB	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	DIST.TAXO.NEIGHB * APPARENCY	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	DIST.TAXO.NEIGHB + APPARENCY	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	DIST.TAXO.NEIGHB	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	PROP.FOCAL.NEIGHB	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	1	+ (1 ID.PLOT)

CROWN = total percent of defoliation (T_D) assessed on crown; *RICHNESS* = tree species richness; *SHANNON* = Shannon index of tree diversity; *PROP.FOCAL* = proportion of *Castanea sativa*; *DIST.TAXO* = Taxonomic diversity index; *PC.CYNIPS* = Mean percentage of oak leaves with presence of cynipid galls; *APPARENCY* = Tree apparency index. Variables with identical names calculated at the plot or neighborhood levels were distinguished by *PLOT* or *NEIGHB* labels. *ID.PLOT* = plot identity.

Table S6 : Results of model selection for the analyses of total defoliation by *Dryocosmus kuriphilus* on chestnut trees in forests with increasing tree species diversity using complete data set (i.e. with outliers).

LEVEL	MODEL	K	AICc	Δ_i	w_i	Estimate	$\pm$ SE
Plot (n= 70)	<i>Richness</i>	4	157.93	0.00	0.42	-0.27	0.08
	<i>Shannon's diversity index</i>	4	158.32	0.39	0.34	-0.59	0.22
	Oak galls	4	160.25	2.32	0.13		
	Null	3	160.75	2.82	0.10		
	Taxonomic diversity	4	168.22	10.30	0.00		
	Proportion of <i>C. sativa</i>	4	169.05	11.12	0.00		
Neighbors (n= 31)	<i>Shannon's diversity index</i>	4	77.03	0.00	0.28	-0.69	0.36
	<i>Richness</i>	4	77.51	0.48	0.22	-0.33	0.14
	Null	3	77.58	0.54	0.21	2.42	0.19
	<i>Shannon's diversity index</i>	4	78.72	1.68	0.12	-0.50	0.42
	Oak galls	4	79.77	2.74	0.07		
	Tree apparency	4	79.89	2.87	0.02		
	Richness	4	82.41	5.38	0.01		
	Richness + Tree apparency	5	84.99	7.96	0.00		
	Taxonomic diversity	4	86.09	9.06	0.00		
	Taxonomic diversity	4	86.63	9.60	0.00		
	Proportion of <i>C. sativa</i>	4	86.88	9.85	0.00		
	Proportion of <i>C. sativa</i>	4	87.63	10.60	0.00		
	Taxonomic diversity + Tree apparency	5	89.34	12.31	0.00		
	Richness $\times$ Tree apparency	6	91.99	14.96	0.00		
	Taxonomic diversity $\times$ Tree apparency	6	100.24	23.21	0.00		

All models include plot identity as random factor. Univariate and multivariate models are shown, including their number of estimable parameters (K) and their Akaike's weights (w_i). Models within 2 AICc units (Δ_i) of the model with the lowest AICc are in *italics*. Estimated parameter values and standard deviations are indicated for these models with $\Delta_i < 2$. Variables in bold are at the plot level and normal typeface variables are at the neighborhood level.

Null = Null model; *Richness* = tree species richness; *Shannon's diversity index* = Shannon index of tree diversity; *C. sativa proportion* = proportion of *Castanea sativa*; *Taxonomic diversity* = Taxonomic diversity index; *Oak galls* = Mean percentage of oak leaves with presence of Cynipid galls; *Tree apparency* = Tree apparency index.

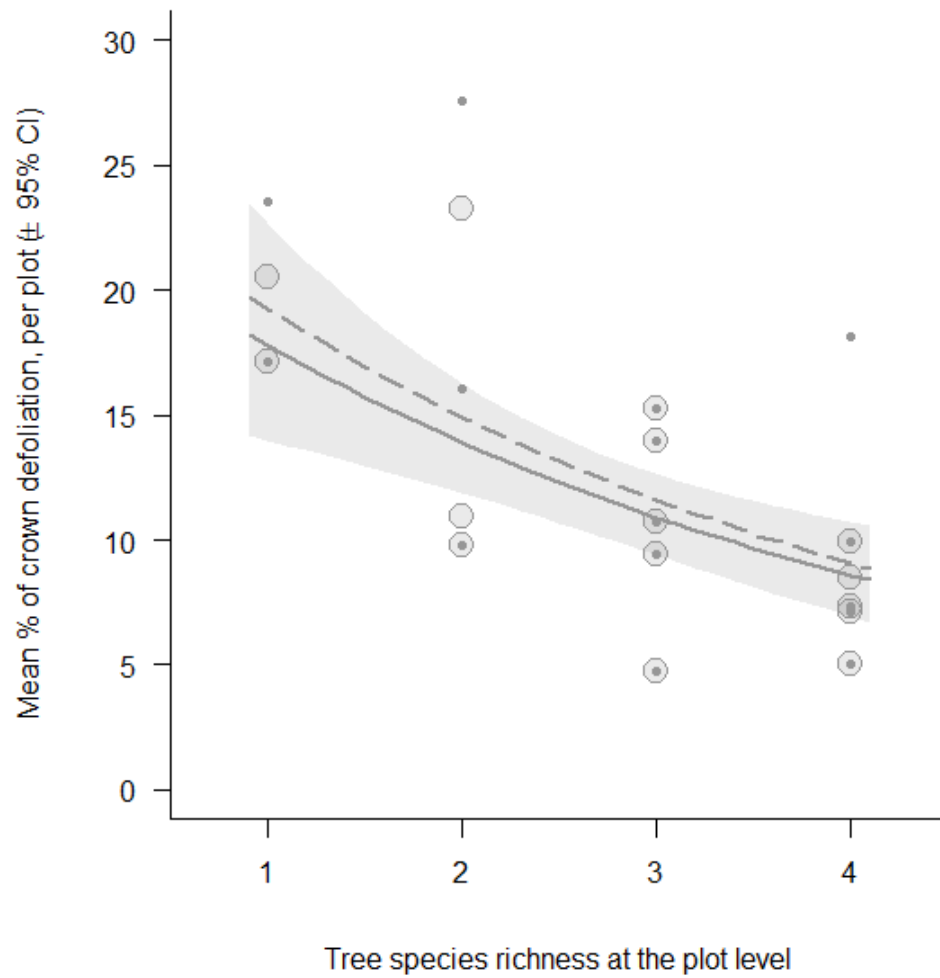


Figure S2: Relationship between total defoliation by *Dryocosmus kuriphilus* and tree species richness at the plot level using complete data set (i.e. with outliers). Dots represent the mean percentage of total defoliation per plot. The solid line and the shaded area represent predictions from linear mixed models and corresponding confidence interval.

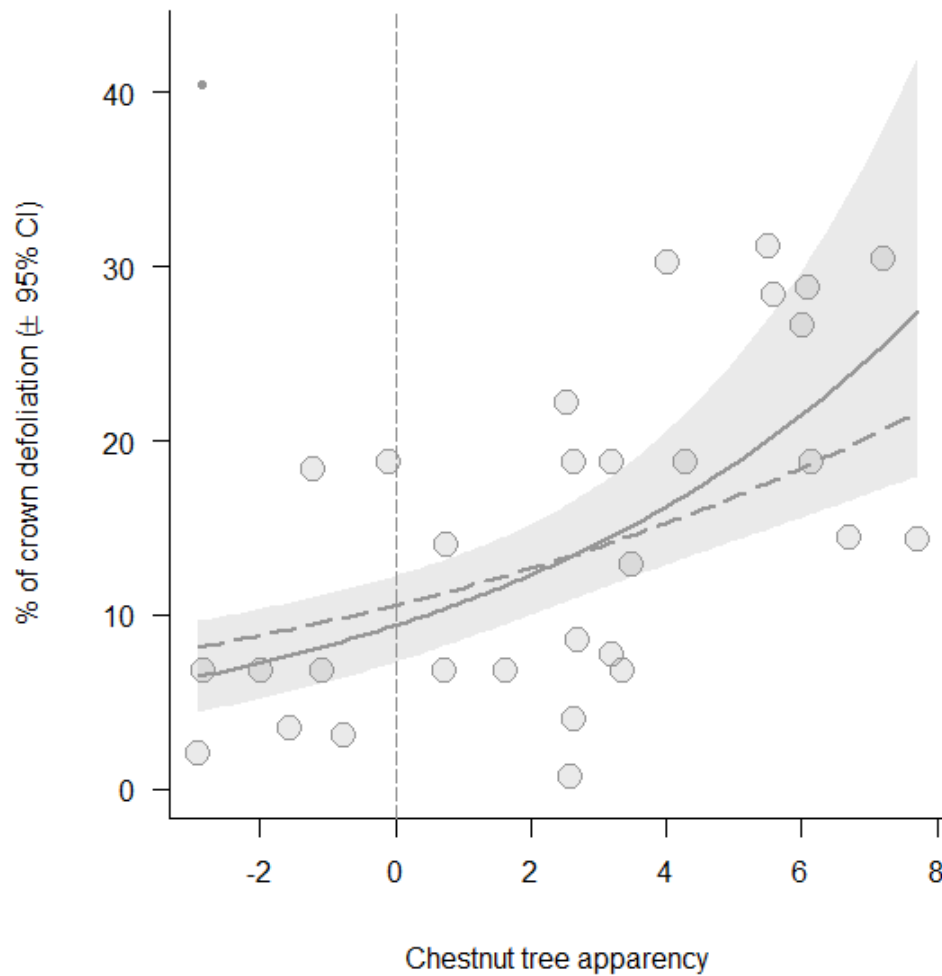


Figure S3: Relationship between total defoliation by *Dryocosmus kuriphilus* and chestnut tree apparency at the neighborhood level using complete data set (i.e. with outliers). Dots represent the percentage of total tree defoliation. The solid line and shaded area represent predictions by linear mixed models and corresponding confidence intervals. Dots on the left hand side and right hand side represent chestnut trees that were on average shorter and taller than their neighbors, respectively.

Partie 4 : Discussion générale



polski las © Ian Seiferling

Dans le cadre de la problématique du service de régulation, ce travail de thèse a permis d'étudier le rôle de la diversité des arbres matures dans le potentiel de contrôle des insectes défoliateurs en forêt. Les études précédentes ont plus souvent montré un phénomène de résistance (Tahvanainen & Root 1972) que de susceptibilité par association (White & Whitham 2000) dans les communautés végétales diversifiées. A l'aide de deux dispositifs exploratoires, l'un créé à l'échelle européenne et l'autre réalisé plus localement sur des petits bois fragmentés du Sud-Ouest de la France, nous avons décrit la réponse globale des insectes défoliateurs à la diversité forestière. Ces travaux ont montré une **tendance générale à la résistance par association des arbres en mélange en milieu mature, même si des patrons de susceptibilité par association sont localement observés (Figure 23)**. Dans le contexte des petits bois fragmentés, nous avons également regardé si la position de l'arbre hôte dans le bois (lisière vs intérieur) avait un effet sur les insectes défoliateurs, en interaction avec la diversité des arbres. Le patron général de résistance par association a été confirmé, quelle que soit la position de l'hôte dans le bois. En lisière, la résistance était d'autant plus accentuée que l'on passait de placettes monospécifiques à hétérospécifiques, comparé à ce qui était observé au milieu du bois. Ces résultats basés sur un vaste échantillonnage permettent de confirmer les études expérimentales précédentes et d'apporter des connaissances utiles pour l'amélioration des programmes de gestion forestière et de santé des forêts.

La discussion générale se découpe en deux parties. Dans la première, on abordera l'analyse de l'effet de résistance par association (RA) dans le contexte des réseaux trophiques. En s'inspirant des acquis de la biologie des invasions, on développera l'influence de la diversité des plantes au cours de trois étapes de la dynamique de colonisation des insectes défoliateurs : localisation de l'hôte, exploitation de la ressource et expansion. On verra que les mécanismes impliqués dépendent des relations entre les plantes de la communauté étudiée, leur cortège d'insectes défoliateurs et les ennemis naturels associés.

Les mécanismes de résistance peuvent également être appréhendés différemment selon l'échelle spatiale considérée (Thies et al. 2003). Bien que ce travail de thèse n'ait pas été porté sur cette question, les méthodes d'étude utilisées nous ont sensibilisés à cette problématique. Dans la seconde partie, nous présenterons principalement trois échelles, celle de l'arbre et de son voisinage direct, celle de la parcelle et enfin du paysage. Nous aborderons d'autres mécanismes écologiques pouvant influencer la relation arbre-insecte et donnerons quelques pistes de gestion pour participer à la durabilité des peuplements.

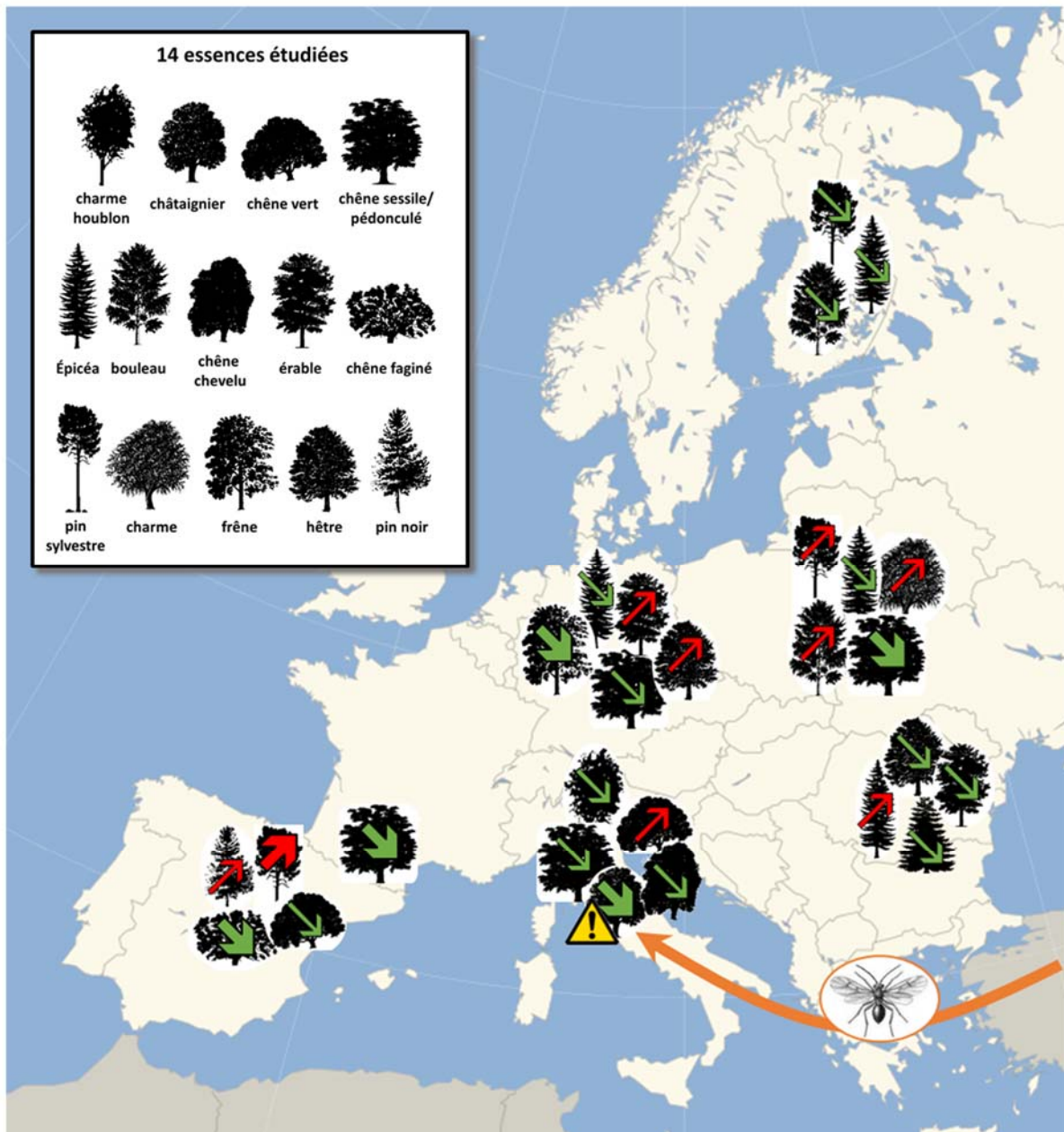


Figure 23 : Effet de la diversité forestière sur les taux de défoliation de houppier d'arbres répartis selon un gradient climatique sur le territoire européen. En vert est représenté un phénomène de résistance par association (RA), en rouge une susceptibilité (SA). Les flèches en gras montrent les relations significatives. Le cas particulier du cynips du châtaignier (*Dryocosmus kuriphilus*), espèce invasive originaire d'Asie, est illustré.

I. Mécanismes de RA dans le réseau trophique

Dans une communauté végétale, la diversité des plantes aurait des effets sur la productivité de l'écosystème, sa stabilité et son invasibilité. Les fondements théoriques ont davantage été développés en se focalisant sur les producteurs primaires. Les auteurs soulignent toutefois l'importance d'inclure d'autres niveaux trophiques pour tenir compte de la réelle complexité des écosystèmes (Tilman 1999, Loreau et al. 2001). Les nombreux travaux sur la relation plante hôte-insecte défoliateur sont alors un premier pas vers la description de cette complexité.

La régulation des défoliateurs se fait plus ou moins directement via les plantes, impliquant des relations avec les autres organismes présents dans l'écosystème (**Figure 24**). On suppose alors que les mécanismes de résistance interviennent directement dans la relation plante-insectes au moment (1) de la phase de recherche par l'insecte pour localiser son hôte. Une fois que l'insecte est arrivé sur son hôte, (2) la phase d'exploitation est l'instant où ce dernier décide de rester pour utiliser la ressource ou de partir chercher une plante plus favorable à son développement ou à sa reproduction. Enfin, tout au long de sa vie l'insecte est exposé aux prédateurs et parasitoïdes présents dans l'environnement. (3) L'expansion démographique de la population à laquelle il appartient va alors dépendre des capacités de contrôle biologique des ennemis naturels inféodés à la communauté végétale.

1. Relations plantes-insectes défoliateurs

Nos résultats sur le dispositif européen FundivEUROPE s'inscrivent dans la majorité des travaux témoignant que le phénomène de résistance par association aux insectes défoliateurs est le plus commun dans les communautés végétales (Jactel & Brockerhoff 2007, Vehviläinen et al. 2006, Letourneau et al. 2011, Castagneyrol et al. 2014a). Plusieurs mécanismes de régulation ont été évoqués dans la littérature. L'effet de dilution de la ressource dans une situation de mélange (Root 1973) permet de diminuer la probabilité que l'insecte trouve son hôte (Andow 1991). Des rôles de barrières physique et/ou chimique peuvent être joués par les plantes non-hôtes en masquant les signaux olfactifs ou visuels qu'utilisent les insectes pour détecter leur hôte ou l'organe cible (Prokopy & Owens 1983, Zhang et al. 1999, Huber & Borden 2001). L'utilisation de signaux olfactifs ou visuels dépendrait de l'espèce de défoliateurs et notamment de son régime alimentaire. Les insectes monophages ou oligophages seraient davantage orientés par des signaux visuels que les insectes polyphages (Prokopy & Owens 1978). En conséquence, les mécanismes de résistance au sein d'un mélange d'espèces végétales seraient d'autant plus liés aux insectes monophages ou oligophages qu'aux polyphages (Jactel & Brockerhoff 2007). Si la tendance globale est à la résistance par association, on peut alors supposer que la communauté d'insectes présente dans le houppier d'un arbre est davantage constituée d'espèces spécialistes des essences en question.

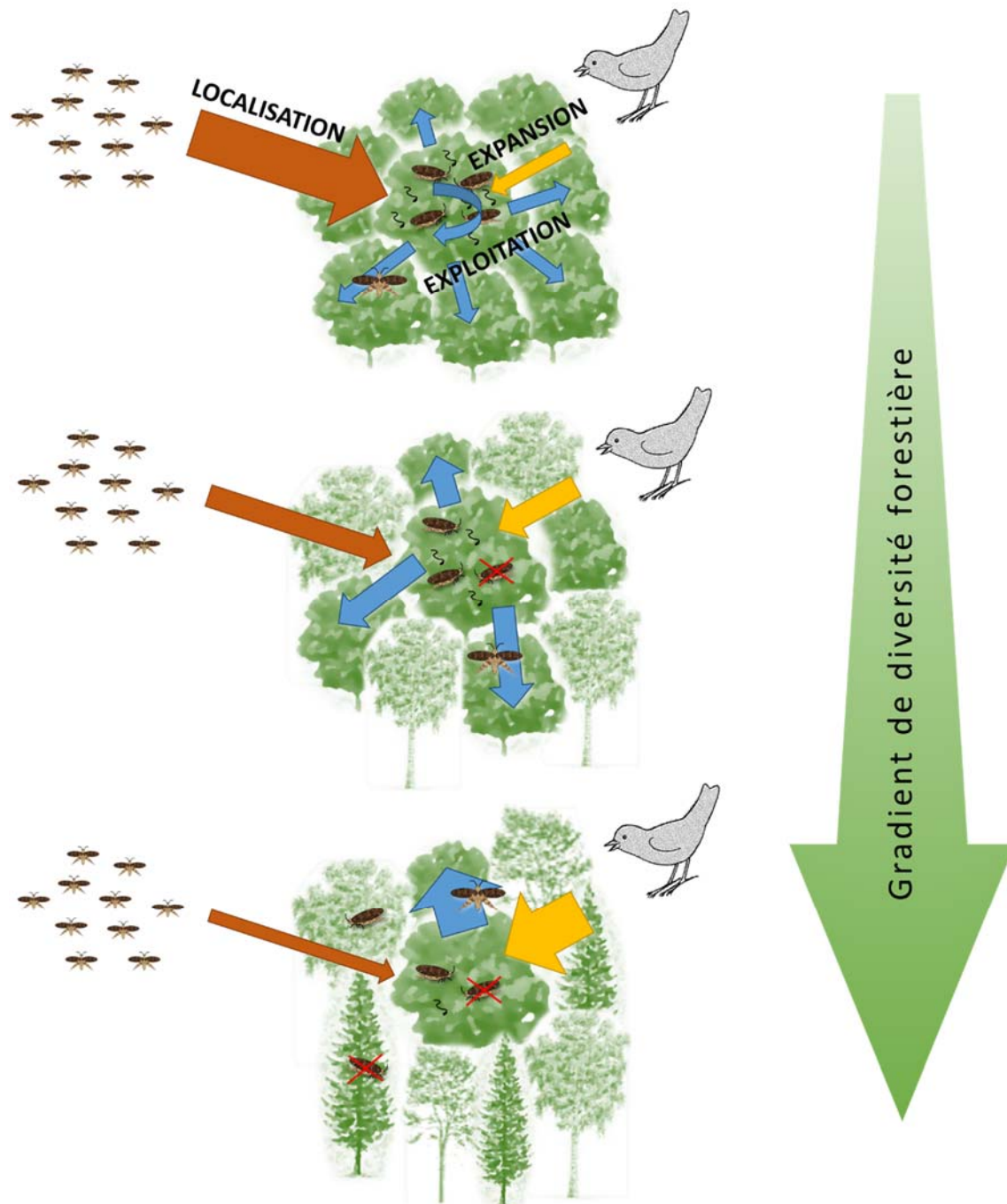


Figure 24 : Rôles potentiels de la diversité d'un peuplement forestier sur la régulation des insectes défoliateurs suivant les trois principales étapes de leur dynamique de colonisation (localisation, exploitation, expansion). La phase de localisation est le moment de recherche de l'hôte. Pendant la phase d'exploitation, soit l'insecte reste pour utiliser la ressource (la notion de dégât entre en jeu), soit il repart à la recherche d'un nouvel hôte plus satisfaisant. La phase d'expansion pendant laquelle l'individu croît ou se multiplie (naissance des descendants), permet d'augmenter le nombre d'individus de la population locale. On suppose que les mécanismes de régulation interviennent différemment lors de ces trois étapes et qu'ils sont fortement influencés par la diversité des plantes. La localisation est limitée directement par la diversité des plantes (relation plante-défoliateur). La décision d'exploitation dépend de la compétition entre défoliateurs pour une ressource qui peut être rare en milieu diversifié (relation défoliateur-défoliateur). L'expansion est ralentie par le contrôle biologique via les ennemis naturels, eux-mêmes favorisés par la diversité végétale.

Nous avons exploré ceci sur notre dispositif d'étude du Sud-Ouest de la France, qui a mis en évidence le même effet de résistance par association sur les dégâts totaux mesurés sur les houpriers. Nous avons aussi détaillé la présence de chaque guildes (**Table S2** et **Table S3**). Sur les sept guildes décrites, cinq d'entre elles peuvent être attribuées à des insectes spécialistes, tandis que pour les deux autres (brouteuses et squeletteuses), il est plus prudent de confirmer le degré de spécialisation des espèces par un échantillonnage des individus sur le site. En effet, une étude réalisée sur la même essence et sous des latitudes similaires a montré que les espèces de brouteuses et de squeletteuses seraient davantage des espèces généralistes ([Giffard et al. 2012](#)). En termes de surface foliaire endommagée, les dégâts provoqués par les spécialistes sont moindres dans l'absolu. On peut supposer que ces espèces n'auraient pas intérêt à détruire leur plante hôte pour le maintien de la population. Tandis que les généralistes seraient moins économes sur une espèce de plante donnée puisqu'ils peuvent profiter d'autres ressources présentes sur le territoire. Cependant, des réponses très opposées (résistance et susceptibilité) ont déjà été observées pour deux espèces de défoliateurs spécialistes ([Plath et al. 2012](#)). Bien que la réponse globale soit la résistance par association, les réponses contrastées au sein des guildes suggèrent que la biologie des insectes est également importante à prendre en compte dans des objectifs de gestion des peuplements forestiers limitant les pullulations de ravageurs. Selon leur capacité de dispersion, la décision de ponte des femelles ou leur aptitude compétitrice, les réponses à la diversité végétale peuvent être différentes d'une espèce à l'autre ([Vehviläinen et al. 2007](#), [Plath et al. 2012](#)). Pour la stabilité des écosystèmes, les relations entre organismes sont également à prendre en compte. Nous discutons plus loin (§ 4.1.2.) des effets de la diversité végétale sur le niveau de compétition qui a lieu au sein de la communauté de défoliateurs.

Pour finir, plusieurs études relatives aux phénomènes d'invasibilité ont montré que la diversité des plantes a également une influence sur le succès invasif d'une plante exotique au sein d'une communauté végétale (même niveau trophique) ([Kennedy et al. 2002](#), [Tilman 2004](#), [Richardson et al. 2007](#), [Cardinale et al. 2012](#)). Ces effets ont toutefois très peu été abordés en considérant le niveau trophique supérieur, c'est-à-dire sur la résistance aux insectes invasifs ([Wilsey & Polley 2002](#), [Rigot et al. 2014](#)). Dans le contexte actuel de changements globaux, l'élargissement des aires de répartition ou la colonisation de nouveaux continents par des insectes non-natifs risquent d'être de plus en plus fréquents et d'avoir des graves conséquences sur la biodiversité, l'écologie et l'économie des régions affectées ([Brockerhoff et al. 2006](#)). Il est donc urgent de comprendre si les propriétés naturelles des écosystèmes leur permettent de faire face à l'arrivée de nouveaux insectes défoliateurs qui deviennent facilement ravageurs dans les milieux anthropisés. Le cas du cynips du châtaignier découvert dans les forêts italiennes en est une illustration pour étudier la relation entre la diversité des arbres et un insecte nouvellement invasif. Ce défoliateur spécialiste répondrait de façon classique à la diversité forestière qui permet une résistance plus importante des châtaigniers en mélange. Bien que les mécanismes écologiques restent à confirmer, il semblerait que les essences voisines joueraient un effet de barrière physique lors de la recherche de l'hôte, diminuant les probabilités de colonisation de celui-ci.

Les mécanismes de résistance décrits dans cette partie ont un fort impact sur les capacités de colonisation d'un habitat adéquat ou de la plante hôte visée. Dans le paragraphe qui suit, nous développons l'idée, assez rarement abordée dans la littérature, que la diversité des plantes peut

également avoir un effet sur les interactions entre défoliateurs et ainsi influencer l'exploitation de l'hôte.

2. Relations entre insectes défoliateurs

Si le nombre d'individus observés sur une plante hôte répond à la diversité des plantes voisines (Knops et al. 1999, Scherber et al. 2010, Dinnage et al. 2012), l'étendue des dégâts n'est pas forcément corrélée à la quantité de défoliateurs présents à un temps t sur la plante ou dans le milieu étudié (Barbosa et al. 2009). Les travaux réalisés pour étudier l'effet de la diversité de la communauté végétale sur les insectes défoliateurs appliqués aux arbres matures ont consisté en des captures d'insectes par piégeage au sein des parcelles forestières (Jactel et al. 2006, Sobek et al. 2009b). Ces piégeages révèlent l'état de la population qui a colonisé le milieu mais restent une mesure biaisée des niveaux de dégâts provoqués sur les arbres hôtes. En effet, après un potentiel de limitation de la localisation de la plante hôte par les autres espèces de plantes, nous supposons que la régulation peut intervenir à d'autres moments de la dynamique de colonisation des défoliateurs. L'établissement d'un insecte, c'est-à-dire l'étape où il choisit de rester ou non sur un hôte, est influencé par la qualité de l'hôte. Les critères de qualité sont d'une part d'ordre nutritionnel mais dépendent aussi du niveau de compétition local et des capacités des insectes à exploiter la ressource (Thompson & Pellmyr 1991, Mayhew 1997, Gripenberg et al. 2010). La diversité de la communauté végétale joue alors indirectement sur les choix des insectes, et notamment celui des femelles lors de la sélection de leur site de ponte.

Les cultures pures devraient plus faiblement influencer les relations de compétition puisque la ressource est abondante. En situation de mélange, la raréfaction de la plante hôte influence les relations de compétition et deux scénarios sont envisagés. Dans le premier, les mécanismes de régulation via les plantes non-hôtes sont efficaces pour limiter la localisation de l'hôte et la compétition est faible à cause des difficultés à atteindre la plante hôte par les insectes. Dans un tel cas, la stratégie pour une femelle serait d'allouer tous ses œufs à cette ressource rare (Doak et al. 2006, Bonebrake et al. 2010, Plath et al. 2012). On observe ainsi un effet où la ressource concentre les insectes sur la plante hôte (Sholes 2008, Otway et al. 2005, attention, à ne pas confondre avec l'hypothèse de « concentration de la ressource », Root 1973). Les dégâts provoqués par les larves peuvent alors être importants, supportant ainsi l'hypothèse de susceptibilité par association au sein d'une communauté végétale diversifiée. Dans le second scénario, l'association de plantes n'est pas favorable à une régulation directe des défoliateurs au moment de la recherche de l'hôte et ceux-ci l'atteignent facilement. La compétition sur l'hôte devient alors élevée, due à un effet de concentration des insectes sur la plante hôte (Otway et al. 2005). L'individu nouvellement arrivé a moins de ressource disponible, faisant diminuer la qualité de celle-ci. Ceci peut influencer sa décision de départ à la recherche d'un nouvel hôte plus facilement exploitable et favorable à sa descendance. De par le temps et l'énergie alloués aux interactions avec les autres insectes, ces derniers devraient moins profiter de la ressource. Nous avançons alors l'hypothèse que les niveaux de dégâts seraient moins importants, témoignant ainsi d'un effet de « résistance par association » causé par une compétition locale.

Afin de tester ces hypothèses avancées précédemment, les techniques moléculaires d'identification des espèces, voire des individus, telles que le *barcoding* ou le génotypage, pourraient être mises à profit. En effet, en plus d'un comptage du nombre d'occurrences des traces de certaines guildes (mineuses, galligènes...), l'identification du nombre d'individus

appartenant à la même fratrie permettrait de reconstituer si le niveau des dégâts observés est dû à une seule ponte effectuée par la même femelle ou à plusieurs pontes de femelles différentes. Ainsi, certaines questions sur les relations de compétition pourraient être étudiées pour apporter des éléments de réponse sur le potentiel de limitation des insectes défoliateurs au moment de leur phase d'exploitation de l'hôte.

Lors de ce travail de thèse, nous n'avons pas testé les effets de la diversité des arbres sur les relations de compétition entre les différentes guildes de défoliateurs. Cependant, à partir des données sur feuilles récoltées pour l'étude réalisée sur les petits bois du Sud-Ouest de la France, nous pouvons montrer que la corrélation entre les abondances de deux guildes d'insectes spécialistes ou de deux espèces de galligènes varie avec la diversité des arbres voisins (**Figure 25**). On note une corrélation négative entre les mineuses et les galligènes dès les cultures pures jusqu'au mélange de six essences, suggérant une compétition entre ces deux guildes endophages. Au sein de la guildes des galligènes, on observe une relation mutualiste entre deux espèces, *Neuroterus numismalis* et *Neurotherus anthracinus*, la corrélation entre les abondances de celles-ci étant positive jusqu'au mélange de quatre essences. Au-delà, on suppose une relation de compétition, lorsque la ressource est plus rare dans le mélange (la corrélation devient négative). Ces résultats préliminaires vont dans le sens de notre hypothèse de compétition entre défoliateurs, mais cette question demande plus d'investigation.

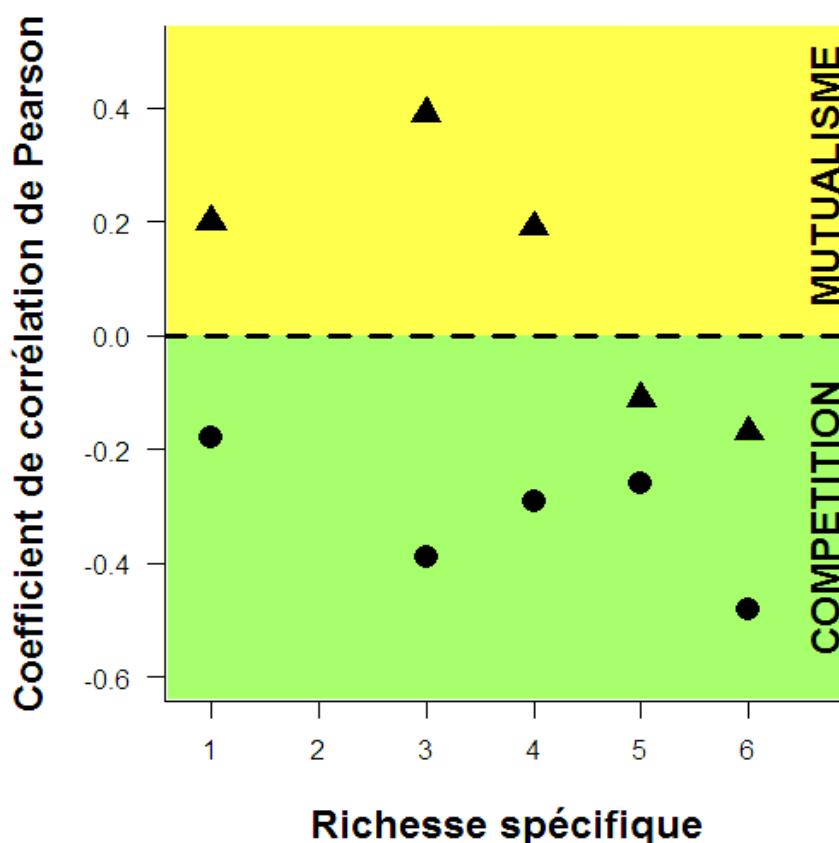


Figure 25 : Effet de la richesse spécifique du voisinage direct de chênes cibles sur les relations entre insectes défoliateurs endophages. Les ronds matérialisent la relation entre deux guildes (mineuses vs. galligènes) et les triangles entre deux espèces de galligènes (*Neuroterus numismalis* et *Neurotherus anthracinus*). Un coefficient de corrélation de Pearson négatif suggère un effet de compétition, tandis qu'il est positif lors d'une relation mutualiste. Ce coefficient est calculé à partir des abondances de chaque guildes ou espèce.

Pour une meilleure estimation de la réponse des défoliateurs à la diversité des arbres, il faudrait combiner trois mesures. Une évaluation globale du houppier permet de prendre en compte les réels dégâts causés sur tout le feuillage. Une récolte des feuilles répartie à différents endroits dans le houppier pour permettre une estimation plus fine des différentes guildes, voire des espèces de défoliateurs. Un piégeage d'insectes réalisé dans les houppiers des arbres échantillonnés afin de corréliser les niveaux de dégâts aux abondances d'insectes. De plus, une identification des espèces donnerait une indication sur la part des défoliateurs spécialistes et généralistes de la communauté, ainsi que des ennemis naturels potentiels.

D'autres mécanismes de régulation impliquant le niveau trophique supérieur des consommateurs secondaires sont régulièrement évoqués dans la littérature. Le paragraphe suivant aborde les relations ennemis naturels-défoliateurs à travers différents exemples de la littérature qui ont tenté de valider l'hypothèse des ennemis naturels.

3. Relations ennemis naturels-insectes défoliateurs

Deux principaux types de mécanismes de résistance par association sont souvent cités dans la littérature. Le premier, présenté précédemment, implique directement la relation entre les insectes et la végétation à travers des effets de dilution, barrières physiques et/ou chimiques des plantes non-hôtes. Le second, fait référence à l'effet indirect d'une communauté végétale diversifiée sur les populations de défoliateurs via les ennemis naturels. L'hypothèse des ennemis naturels suppose qu'une végétation diversifiée apporterait davantage de ressources alimentaires et d'habitats différents favorables au maintien de ces prédateurs et parasitoïdes dans le milieu (Root 1973, Haddad et al. 2009, Dinnage et al. 2012). Ainsi, le contrôle biologique des insectes défoliateurs serait mieux assuré.

Toutefois, cette hypothèse régulièrement citée dans la littérature est plus difficilement vérifiée (Russell 1989, Andow 1991, Schuldt et al. 2010). Même si certains travaux ont pu montrer des densités plus importantes d'ennemis naturels dans les systèmes mélangés comparés aux cultures pures avec une réponse inverse des insectes défoliateurs, il est moins évident de conclure que la régulation est l'effet direct des ennemis naturels (Björkman et al. 2010). En effet, la régulation peut être effective en amont, lors de la phase de localisation de l'hôte, notamment avec un contrôle par la diversité végétale (Tahvanainen & Root 1972, Castagneyrol et al. 2013). L'hypothèse des ennemis naturels a été confrontée à l'hypothèse de concentration de la ressource dans une méta-analyse réalisée par Andow (1991). A cette époque, l'auteur critique fortement les méthodes d'étude (qualité des expérimentations, faible puissance statistique, peu d'ennemis naturels observés...) et donne plus de poids à l'hypothèse de concentration de la ressource qu'à celle des ennemis naturels.

Cette dernière a souvent été étudiée dans des systèmes agricoles (Sheenan 1986, Russell 1989, Andow 1991). Les taux de prédation et de parasitisme étaient généralement plus élevés sur les polycultures. En milieu forestier, les travaux sont plus rares (Kemp & Simmons 1978, Zhang & Adams 2011, Cappuccino et al. 1998, Jactel et al. 2005) ce qui pose des difficultés pour définir un patron général sur le contrôle des défoliateurs par les ennemis naturels, eux-mêmes favorisés par la diversité végétale. En infestant de jeunes bouleaux, placés soit en cultures pures, soit mélangés à une autre essence (aulne noir, épinette de Norvège ou pin sylvestre), avec des larves de l'Epirrite automnale (*Epirrita autumnata*), les auteurs se sont

affranchis de la régulation qui peut avoir lieu en amont pendant les étapes de localisation ou d'exploitation de la ressource (Riihimäki et al. 2005). L'étude a été reproduite sur deux années et la survie des larves, des pupes, leur parasitisme et les abondances de fourmis et araignées prédatrices ont été estimées. Les mélanges bouleau-pin avaient de plus faibles taux de survie des larves et les abondances de fourmis y étaient plus importantes. L'exclusion des fourmis sur les bouleaux a fait augmenter la survie des larves, suggérant un contrôle biologique par les fourmis prédatrices. Cependant, ces résultats n'ont pas été constants sur les deux années d'études, les autres types de mélange n'ont pas donné de différences significatives sur les variables réponses mesurées et les araignées n'ont été affectées par aucun des traitements. Cette étude donne un témoignage partiel de l'hypothèse des ennemis naturels, suggérant que d'autres facteurs peuvent influencer leur action (composition du mélange, variabilité temporelle...).

Lors de l'étude sur le cynips du châtaignier présentée dans cette thèse (partie 3, chapitre III.), nous avons abordé l'hypothèse de partage des parasitoïdes de cynips entre les chênes et les châtaigniers en mélange. Bien que nos méthodes et nos résultats ne permettent pas de valider cette hypothèse, la corrélation négative entre les abondances de galles de cynips observée sur chêne et les dégâts foliaires provoqués sur les châtaigniers par le cynips invasif laissent penser qu'un partage des ennemis naturels est envisageable. Plusieurs études précédentes ont montré que des parasitoïdes de cynips du chêne pouvaient émerger des galles de *D. kuriphilus* (Aebi et al. 2006, 2007, Panzavolta et al. 2013, Quacchia et al. 2013). Ainsi, mélanger les châtaigniers avec d'autres essences d'arbres pourrait permettre un contrôle biologique de l'espèce invasive à partir d'ennemis naturels natifs. Cependant, cet exemple, tout comme celui de Riihimäki et al. (2005), suggère que la composition du mélange serait d'autant plus déterminante dans la réalisation des associations efficaces. En d'autres termes, même si une richesse spécifique plus élevée permet une réduction des dégâts foliaires, les associations d'essences qui composent le mélange ne doivent pas être réalisées au hasard (Jactel & Brockerhoff 2007). Par exemple, selon que l'on veut promouvoir le contrôle via les ennemis naturels ou plutôt grâce à des effets barrières de la végétation, l'essence à protéger sera mélangée soit à des espèces pouvant partager des cortèges d'ennemis naturels, soit à des essences aux traits de vie très différents (barrières physique et/ou chimique), voire les deux.

Pour finir, augmenter la diversité d'une communauté végétale aurait tendance à complexifier le réseau trophique en permettant un apport de nouvelles espèces d'ennemis naturels (Scherber et al. 2010). Les ennemis naturels pouvant potentiellement réguler les insectes défoliateurs sont eux aussi soumis à une pression de prédation de la part de prédateurs généralistes (Rosenheim et al. 1993). Par exemple, dans un système plante hôte - puceron - chrysope (larve prédatrice de pucerons (Canard et al. 1984)), il a été rajouté des punaises prédatrices généralistes. Dans cette expérimentation sur les effets de la prédation intra-gilde (IGP - Polis et al. 1989), les auteurs ont testé si les punaises prédatrices pouvaient affecter la survie des larves de chrysopes, si ces deux types d'ennemis naturels pouvaient réguler les pucerons de façon indépendante ou additive et enfin si par un effet de cascade trophique, la densité des pucerons augmentait avec l'ajout des punaises. Non seulement il a été observé une pression de prédation des punaises sur les larves de chrysope, mais celle-ci a causé une baisse du contrôle biologique de la part de ces derniers sur les pucerons. En effet, les auteurs pensent que l'action seule des punaises sur les défoliateurs ne compense pas celle des larves de chrysope (Rosenheim et al. 1993). De par sa simplification, ce système ne reflète pas la réalité des interactions au sein du réseau trophique. De plus, il a été évoqué que la prédation intra-gilde n'est pas incompatible avec un contrôle biologique efficace (Müller & Brodeur 2002).

Cependant, cette hypothèse de l'IGP pourrait expliquer pourquoi une meilleure régulation des défoliateurs via les ennemis naturels dans les communautés végétales diversifiées est difficile à mettre en évidence (Snyder & Ives 2003). Des études plus approfondies sur ce type de relations en milieu naturel permettraient de souligner si la complexification du réseau trophique contribue à la stabilité des écosystèmes et à un contrôle des populations de défoliateurs.

En considérant les différentes phases de la dynamique des populations d'insectes défoliateurs, la diversité végétale permettrait une meilleure résistance des écosystèmes à leurs attaques, assurant ainsi une résilience plus élevée. L'écosystème forestier étant constitué d'espèces pérennes à croissance lente, ses capacités d'adaptation ne sont pas assez rapides pour réagir aux perturbations parfois trop conséquentes. Alors, diversifier les essences en milieu forestier permettrait d'anticiper les dégâts importants provoqués lors d'épisodes de pullulations d'insectes défoliateurs qui sont de plus en plus attendues dans le contexte actuel de changement global.

En perspective, on sait également que la dynamique des populations évolue au cours de la saison, et que les différentes espèces d'insectes défoliateurs et d'ennemis naturels peuvent se succéder. Plusieurs auteurs ont soulevé l'importance de considérer cette évolution temporelle pour mieux comprendre le potentiel de contrôle biologique dans les écosystèmes (Chaplin-Kramer et al. 2013, Schellhorn et al. 2014, Raymond et al. 2015). Dans le contexte de la forêt, deux dynamiques seraient à prendre en compte : une à court terme notamment sur les forêts constituées de feuillus, puisque ces derniers perdent leurs feuilles à l'automne-hiver et par conséquent la dynamique de colonisation des insectes est remise à zéro chaque année, et une à long terme étant donné que les arbres sont des espèces pérennes qui peuvent abriter des défoliateurs et ennemis naturels en phase d'hivernation (Raymond et al. 2013).

II. Variations selon les échelles spatiales

Les relations entre organismes sont dépendantes de l'échelle spatiale à laquelle elles ont lieu (Ray & Hastings 1996, Schellhorn & Andow 2005). Certains facteurs tels que le micro-climat (van Halder et al. 2011), la tolérance des espèces aux perturbations créées par l'homme (liée à la gestion d'un milieu) (Ozanne et al. 2000), les différents besoins (site de nourrissage ou de reproduction des insectes) ou même les capacités de dispersion des organismes (Barber & Marquis 2011) influencent l'établissement des individus sur un lieu donné. Selon les exigences de chaque espèce, on peut supposer que les rencontres seront plus ou moins probables entre organismes et que les nombreux mécanismes de résistance impliqués dans ces relations opéreront à différentes échelles spatiales.

Le paragraphe qui suit aborde les différents paramètres liés au contexte spatial à prendre en compte dans les études sur les mécanismes de résistances. La discussion est principalement axée sur l'écosystème forestier, en partant d'une échelle locale, c'est-à-dire l'arbre et son voisinage direct, en passant par la parcelle forestière, échelle moyenne de gestion, jusqu'au paysage qui rassemble plusieurs îlots de forêts.

1. L'arbre et ses voisins directs

La relation plante-défoliateur est influencée par les caractéristiques des arbres du mélange (barrières physique et/ou chimique par exemple, [Zhang & Schlyter 2004](#), [Castagneyrol et al. 2013](#)), mais certains de ces traits peuvent résulter des relations très locales qui existent entre les arbres. Dans une communauté végétale diversifiée, la compétition pour les principales ressources (nutriments, lumière, eau) ou les relations de facilitation pour y accéder ont un impact sur la physiologie des individus et sur la composition chimique du feuillage ([Balvanera et al. 2006](#), [Grossiord et al. 2014](#), [Nickmans et al. 2015](#), [Pollastrini et al. en préparation](#)). La qualité des feuilles, déterminée par l'accès aux ressources par l'arbre hôte, peut devenir déterminante pour les insectes qui les consomment. Ainsi, on peut supposer que les différences de quantité de dégâts enregistrés sur le houppier d'arbres en culture pure ou en mélange sont aussi fonction de l'état physiologique des hôtes disponibles. En effet, la composition chimique des feuilles (ratio C/N, tannins, phénols, eau...) a un effet significatif sur leur palatabilité et donc sur les taux de consommation par les insectes défoliateurs ([Feeny 1970](#), [Mattson 1980](#), [Coley 1983](#)).

Sur le site exploratoire italien du projet FunDivEUROPE, une équipe de physiologistes a montré que les dégâts d'insectes enregistrés sur les chênes verts (*Q. ilex*) étaient moins importants lorsque ceux-ci étaient en situation diversifiée. Cette espèce étant généralement dominée par les autres essences qui faisaient parties du mélange (*Castanea sativa*, *Q. petraea*, *Q. cerris*, *O. carpinifolia*), nous supposons que les individus bénéficiaient de la protection physique des essences non-hôtes (hypothèse de l'apparence de l'arbre, [Castagneyrol et al. 2013](#)). Toutefois, les mesures physiologiques réalisées sur feuille révèlent que les chênes verts sont affectés dans leur activité de photosynthèse puisqu'ils accèdent plus difficilement à la lumière ([Pollastrini et al. en préparation](#)). Ces résultats illustrent les compromis existants pour le bon développement de l'individu entre la compétition pour la ressource et la défense contre les nuisibles. Cependant, dans ce travail pour lequel nous avons collaboré avec l'équipe de chercheurs, nous n'avons pas pu tester directement si les différences physiologiques influençaient la consommation des feuilles par les insectes. Des tests de choix en laboratoire permettraient de vérifier cette hypothèse. Ainsi, nous pourrions appuyer le fait qu'un mécanisme de résistance opère très localement dans le peuplement, à l'échelle directe du voisinage, avec des arbres non-hôtes qui jouent à la fois le rôle de barrière physique mais qui auraient également des conséquences sur l'appétence des feuilles de l'essence hôte.

A travers l'exemple cité ci-dessus, nous mettons en avant un potentiel effet de la diversité fonctionnelle des arbres sur les insectes défoliateurs. Plusieurs mesures plus ou moins complexes de la diversité végétale ont été utilisées dans les travaux antérieurs : proportion de l'essence hôte, richesse spécifique ([Vehviläinen et al. 2006](#), [Jactel & Brockerhoff 2007](#)), indices de diversité tels que Shannon, Simpson ([Sobek et al. 2009b](#)), indices de diversité génétique, taxonomique ou phylogénétique ([Vialatte et al. 2010](#), [Castagneyrol et al. 2012, 2014a](#)) et indice de diversité fonctionnelle ([Cadotte et al. 2011](#)). Nous avons montré dans nos travaux que la richesse spécifique ou l'indice de diversité de Shannon étaient corrélés négativement avec les taux de défoliation mesurés sur les houppiers des arbres. Toutefois, dans l'étude sur le cynips du châtaignier réalisée en Italie, ni la proportion d'hôtes, ni l'indice de diversité taxonomique n'étaient retenus dans les modèles statistiques. Ces différents indices doivent être utilisés à bon escient et selon une hypothèse scientifique prédéfinie (test de l'effet dilution, culture pure vs

mélange ou gradient de diversité, distance phylogénétique ou fonctionnelle...). De plus, le plan expérimental doit être réalisé de façon à obtenir une variabilité suffisamment importante dans l'indice utilisé pour mettre en avant les corrélations avec d'autres mesures écologiques. De par les exigences communes entre certaines espèces, les conditions pédologiques et pédoclimatiques à l'échelle d'une région peuvent avoir pour conséquences d'homogénéiser la diversité végétale prise plus localement. Par exemple, nous avons vu en Italie que la variabilité taxonomique calculée à partir des essences régionales de feuillus n'était pas assez importante pour montrer des effets significatifs sur les taux de défoliation. Diversifier le nombre de sites d'étude tel qu'il a été réalisé sur l'ensemble du dispositif FunDivEUROPE devient alors pertinent pour obtenir une gamme de variabilité assez étendue dans les mesures de diversité à tester.

2. La parcelle forestière comme unité de gestion

Les multiples variables de diversité des arbres peuvent être calculées à l'échelle du voisinage de l'arbre hôte ou à celle de la parcelle forestière (voir Matériel et Méthode de l'étude sur le cynips du châtaignier, partie 3, chapitre III.). Mais dans un contexte de gestion, il paraît compliqué de fonctionner en termes de diversité de Shannon, phylogénétique ou fonctionnelle pour le gestionnaire.

La quantité et la qualité du bois sont des critères primordiaux pour l'exploitant forestier. Cependant, dans un souci de santé des forêts et de développement durable, la fonction de régulation des insectes défoliateurs est à prendre en compte parmi les autres (régénération, décomposition, stockage de carbone, diversité de la faune et la flore...). L'un des objectifs du projet FunDivEUROPE était de tester si la biodiversité forestière favorisait la multifonctionnalité. En d'autres termes, la diversité des arbres permet-elle de satisfaire les fonctions de production et de conservation de la forêt ? Une étude à laquelle nous avons participé a mis en évidence que selon le degré d'exigence en termes de multifonctionnalité, la biodiversité permettait de maintenir plus ou moins de fonctions ([van der Plas et al. en préparation](#)). C'est-à-dire que si le niveau désiré de chaque fonction est modéré, augmenter la diversité forestière favorise la multifonctionnalité de l'écosystème (effet « touche à tout »). Par contre, si les exigences deviennent trop fortes, la diversité a tendance à diminuer cette multifonctionnalité. Ce résultat suggère que la diversité des arbres peut permettre de satisfaire différents acteurs utilisateurs de la forêt (propriétaires, exploitants, conservateurs de milieux naturels, promeneurs...), à condition que les usages soient modérés.

Travailler avec l'ensemble des espèces présentes sur le territoire étudié et comprendre quelles sont les meilleures associations favorables à la durabilité des peuplements très simplifiés (par les activités d'exploitation du bois) devraient être une orientation à prendre pour la gestion forestière dans le contexte des changements globaux. Selon les objectifs d'exploitation, certaines essences peuvent être favorisées en utilisant des mélanges spécifiques. En effet, certaines études ont mis en avant le fait que ce n'était pas forcément la richesse spécifique d'une parcelle qui permettait une meilleure régulation des insectes défoliateurs étudiés, mais que la composition du mélange pouvait être parfois plus déterminante ([Riihimäki et al. 2005](#), [Jactel & Brockerhoff 2007](#)). Par exemple, plusieurs arguments ont montré que le mélange châtaignier/chêne pouvait favoriser le partage d'ennemis naturels entre ces essences et diminuer

les taux d'infestation des châtaigniers par le cynips invasif que nous avons étudié en Italie ([Aebi et al. 2006, 2007](#), [Ács et al. 2007](#), [Cooper & Rieske 2011](#)).

3. La structure du paysage, facteur de la connectivité entre les habitats forestiers

Le gestionnaire forestier aura tendance à travailler à l'échelle de la parcelle ou de la forêt selon sa taille. Cependant, de plus en plus d'études sur les processus de régulation des ravageurs montrent qu'il est pertinent d'intervenir aussi à l'échelle du paysage ([Tscharntke et al. 2005a](#), [Fahrig et al. 2011](#), [Raymond et al. 2015](#)). En effet, les paysages complexes sont constitués d'une mosaïque d'habitats différents tels que des cultures agricoles, des prairies, des milieux aquatiques (cours d'eau, étang...), forêts ou autres éléments semi-naturels (bandes enherbées, friches, haies...) influençant fortement les communautés des défoliateurs et leurs ennemis naturels ([Bianchi et al. 2006](#), [Chaplin-Kramer et al. 2011](#), [Dulaurent et al. 2011](#), [Veres et al. 2013](#), [Rigot et al. 2014](#)). Lorsqu'il est à la recherche d'une ressource alimentaire ou d'un site de ponte, l'insecte sélectionne à partir de différents signaux un habitat favorable à sa plante hôte ([Roitberg 1985](#)). La diversité des habitats dans le paysage et leur organisation spatiale pose alors des difficultés aux insectes pour localiser leurs hôtes. A l'inverse, cette diversité offre des zones de refuges ou des hôtes secondaires aux défoliateurs, pouvant favoriser leur maintien dans le paysage au cours des saisons ([McKone et al. 2001](#), [Tscharntke et al. 2005b](#)). On peut supposer que les mécanismes de résistance ou de susceptibilité interviennent aussi à l'échelle du paysage avec l'habitat comme unité individuelle.

Dans un contexte de paysage fragmenté, certains petits bois constituent des réservoirs de défoliateurs qui peuvent se répartir plus ou moins bien sur les autres bois non atteints selon la structure des paysages. La structure joue sur la connectivité entre ces taches et influence fortement les phénomènes de contagion ([Tscharntke et al. 2005b](#)). Les processus écologiques qui ont lieu à l'échelle du paysage qui régulent ou favorisent les insectes défoliateurs sont également applicables à leurs ennemis naturels ([Tscharntke et al. 2005b](#)). Cependant, à cette échelle, la complexité des paysages et des habitats offrant davantage de proies aux ennemis naturels pourrait provoquer leur déplacement sur des proies alternatives, diminuant ainsi leur potentiel de contrôle biologique sur les défoliateurs visés (phénomène de compétition apparente, [Östman & Ives 2003](#), [Roschewitz et al. 2005](#)). Enfin, en raison d'une plus ou moins bonne connectivité des habitats dans le paysage, la capacité de dispersion de ces différents organismes est un facteur crucial pour les interactions plante-défoliateur ou défoliateur-ennemis naturels ([Tscharntke & Brandl 2004](#), [Baguette & Van Dyck 2007](#)). On peut par exemple supposer que des organismes qui dispersent à de larges distances (oiseaux, chauve-souris...) ont un impact plutôt à l'échelle du paysage, tandis que les arthropodes prédateurs ou parasitoïdes qui se déplacent sur de courtes distances ont un effet à l'échelle de la parcelle, voire de la plante hôte seulement.

Pour les organismes colonisant les forêts, la première zone de contact est la lisière puisque celle-ci est une zone de transition écologique entre le milieu forestier et l'habitat ouvert adjacent ([Wermelinger et al. 2007](#)). La lisière, de par ses conditions abiotiques particulières, a une influence sur la faune et la flore qu'elle abrite ([Murcia 1995](#), [Harper et al. 2005](#), [Vodka & Cizek 2013](#), [Batáry et al. 2014](#)). Dans notre étude sur les petits bois fragmentés présents dans

la région du Sud-Ouest de la France, nous avons montré que le phénomène de résistance par association était plus marqué en lisière qu'à l'intérieur du bois. Cependant, notre étude ne s'étend pas à une échelle plus large que le bois et ne prend pas en compte les effets de la connectivité au sein du paysage. En modélisant ces effets, il serait possible de détecter les bois potentiellement sources d'insectes défoliateurs, les zones de lisières les plus susceptibles de recevoir les flux d'insectes et les éléments du paysage jouant le rôle de barrières à la dispersion. Des lâchers d'individus marqués permettraient de confirmer ou infirmer les conclusions de cette modélisation. Ce type de travaux pourraient être appliqués aux espèces invasives afin d'anticiper les zones forestières les plus susceptibles à leurs attaques. Ainsi, il serait possible d'anticiper les probables points chauds et de mettre en place des mesures de gestion avant l'arrivée d'un invasif pressenti.

A l'échelle continentale, les facteurs climatiques sont déterminants pour l'expansion des insectes défoliateurs (Thomas et al. 2001) et les changements climatiques ont un impact non négligeable sur la modification et l'élargissement des aires de répartition des insectes (Hill et al. 1999, Logan et al. 2003, Vanhanen et al. 2007). La problématique des invasifs rentre particulièrement dans ce contexte-là et il faudra être d'autant plus vigilants dans les années à venir. En effet, plusieurs facteurs anthropiques à l'échelle des continents, voire mondiale, favorisent l'arrivée d'espèces exotiques dans les écosystèmes (Brockerhoff et al. 2006). L'exemple du cynips du châtaignier montre que les mesures de gestion pour lutter contre cet insecte qui colonise de plus en plus de pays européens sont peut-être à réfléchir sur des échelles plus étendues que celle de la parcelle ou du paysage.

Que ce soit dans des paysages agricoles très anthropisés ou dans des milieux subissant moins l'impact des activités humaines (ex. milieu montagnard), la forêt est présente partout en milieu terrestre. En comprenant les processus écologiques qui interviennent aux différentes échelles spatiales, il sera plus facile de donner des pistes de gestion efficaces pour maintenir un équilibre dans cet écosystème. Ainsi, on peut espérer induire et maintenir des équilibres écosystémiques favorables à la protection des arbres contre les insectes défoliateurs qui risquent de causer davantage de problèmes dans les années à venir.

III. Conclusion : Perspectives de recherche et gestion

A l'aide d'un important dispositif européen, ce travail de thèse a permis de dégager un patron général de défoliation en milieu forestier. Même si nous avons mis en évidence un effet global de la diversité des arbres sur la réduction de la défoliation des houppiers, la littérature précédente a montré que les réponses peuvent être contrastées lorsque l'on zoome sur les guildes ou même les espèces de défoliateurs. Ces résultats peuvent avoir des conséquences différentes pour la gestion des forêts et il est important de définir en amont les objectifs visés. Le souhait est-il de réguler l'ensemble de la communauté des insectes défoliateurs ou une espèce en particulier dans le cas d'un ravageur ponctuel ? Ce travail de thèse a permis de répondre à la première partie de cette question. En diversifiant les essences d'une forêt, on favorise certainement la stabilité de cet écosystème, permettant ainsi de limiter les dégâts totaux sur les

houppiers. Par contre, si l'on veut cibler une espèce en particulier, et c'est le cas lors des épisodes de pullulations ou d'invasions, il reste nécessaire de connaître un minimum la biologie de l'insecte concerné. En effet, les différents traits fonctionnels de l'espèce (préférence alimentaire, capacité de dispersion, décision de ponte des femelles...) interagissent avec les facteurs environnementaux à des échelles plus ou moins locales soutenant ou diminuant les chances de l'insecte de coloniser la plante hôte visée. Parmi tous les traits fonctionnels cités dans la littérature, le degré de spécialisation dans le régime alimentaire des insectes semble être la clef pour beaucoup de mécanismes de régulation sous-jacents. Adjoindre les approches d'écologie fondamentale aux objectifs et enjeux des différents systèmes de production sylvicoles (intensifs comme dans le dispositif FunDivEUROPE ou extensifs comme dans les vallées et coteaux de Gascogne) s'impose maintenant pour ouvrir de nouvelles perspectives de gestion durable des forêts.

BIBLIOGRAPHIE

- Acs Z, Melika G, Péntes Z, Pujade-Villar J, Stone GN (2007) The phylogenetic relationships between *Dryocosmus*, *Chilaspis* and allied genera of oak gallwasps (Hymenoptera, Cynipidae: Cynipini). *Systematic Entomology* 32:70-80
- Aebi A, Schönrogge K, Melika G, Alma A, Bosio G, Quacchia A, Picciau L, Abe Y, Moriya S, Yara K, Seljak G, Stone GN (2006) Parasitoid recruitment to the globally invasive chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus*. In: *Galling arthropods and their associates*. Springer, Japan, pp 103-121
- Aebi A, Schönrogge K, Melika G, Quacchia A, Alma A, Stone GN (2007) Native and introduced parasitoids attacking the invasive chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus*. *EPPO Bulletin* 37:166-171
- Aerts R, Honnay O (2011) Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning. *BMC Ecology* 11:29
- Alignier A (2010) Distribution des communautés végétales sous l'influence des lisières forestières dans des bois fragmentés. Thèse de doctorat, Institut National Polytechnique de Toulouse
- Aluja M, Prokopy RJ (1993) Host odor and visual stimulus interaction during intratree host finding behavior of *Rhagoletis pomonella* flies. *Journal of Chemical Ecology* 19:2671-2696
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46
- Andow DA (1991) Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology* 36:561-586
- Andrieu E, Ladet S, Heintz W, Deconchat M (2011) History and spatial complexity of deforestation and logging in small private forests. *Landscape and Urban Planning* 103:109-117
- Andrieu E (2013) Reconstitution de l'histoire méconnue de la gestion de la petite forêt privée. *Les Cahiers de Framespa* 13:??-?
- Aslan I, Ildirim E, Zbek H (1999) The willow weevil, *Isochnus populicola* Silfverberg (Coleoptera: Curculionidae) a new record and a new willow (*Salix alba* L.) pest for Turkey from Erzurum. *Türkiye Entomoloji Dergisi* 23:57-62
- Asner GP, Hughes RF, Vitousek PM, Knapp DE, Kennedy-Bowdoin T, Boardman J, Martin RE, Eastwood M, Green RO (2008) Invasive plants transform the three-dimensional

structure of rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:4519-4523

Atsatt PR, O'dowd DJ (1976) Plant defense guilds. *Science* 193:24-29

Baeten L, Verheyen K, Wirth C, Bruelheide H, Bussotti F, Finér L, Jaroszewicz B, Selvi F, Valladares F, Allan E, Ampoorter E, Auge H, Avăcăriei D, Barbaro L, Bărnoaiea I, Cristina C, Bastias CC, Jürgen Bauhus J, Carsten Beinhoff C, Raquel Benavides R, Adam Benneter A, Sigrid Berger S, Felix Berthold F, Johanna Boberg J, Damien Bonal D, Wolfgang Brüggemann W, Monique Carnol M, Bastien Castagnéyrol B, Yohan Charbonnier Y, Ewa Chećko, David Coomes D, Andrea Coppi A, Eleftheria Dalmaris E, Gabriel Dănilă G, Seid M, Dawud SM, Wim de Vries W, Hans De Wandeler H, Deconchat M, Domisch T, Duduman G, Fischer M, Fotelli M, Gessler A, Gimeno TE, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hantsch L, Hättenschwiler S, Hector A, Hermy M, Holland V, Jactel H, Joly FX, Jucker T, Kolb S, Koricheva J, Lexer MJ, Liebergesell M, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Nichiforel L, Pollastrini M, Proulx R, Rabasa S, Radoglou K, Ratcliff S, Raulund-Rasmussen K, Seiferling I, Stenlid J, Vesterdal L, von Wilpert K, Zavala MA, Zielinski D, Scherer-Lorenzen M (2013) A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15:281-291

Baguette M, Van Dyck H (2007) Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22:1117-1129

Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Bezemer TM, Brown VK, Butterfield J, Buse A, Coulson JC, Farrar J (2002) Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8:1-16

Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9:1146-1156

Barbaro L, Brockhoff EG, Giffard B, van Halder I (2012) Edge and area effects on avian assemblages and insectivory in fragmented native forests. *Landscape Ecology* 27:1451-1463

Barbaro L, Giffard B, Charbonnier Y, Halder I, Brockhoff EG (2014) Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Diversity and Distributions* 20:149-159

Barber NA, Marquis RJ (2011) Leaf quality, predators, and stochastic processes in the assembly of a diverse herbivore community. *Ecology* 92:699-708

Barbosa P, Hines J, Kaplan I, Martinson H, Szczepaniec A, Szendrei Z (2009) Associational resistance and associational susceptibility: having right or wrong neighbors. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40:1-20

- Barbosa VS, Leal IR, Iannuzzi L, Almeida-Cortez J (2005) Distribution pattern of herbivorous insects in a remnant of Brazilian Atlantic forest. *Neotropical Entomology* 34:701-711
- Barton KE, Koricheva J (2010) The ontogeny of plant defense and herbivory: Characterizing general patterns using meta-analysis. *American Naturalist* 175:481-493
- Batáry P, Fronczek S, Normann C, Scherber C, Tschardt T (2014) How do edge effect and tree species diversity change bird diversity and avian nest survival in Germany's largest deciduous forest? *Forest Ecology and Management* 319:44-50
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2014) *lme4*: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7
- Battisti A, Benvegnù I, Colombari F, Haack RA (2014) Invasion by the chestnut gall wasp in Italy causes significant yield loss in *Castanea sativa* nut production. *Agricultural and Forest Entomology* 16:75-79
- Becker BJ, Wu MJ (2007) The synthesis of regression slopes in meta-analysis. *Statistical Science* 22:414-429
- Belyea HC (1923) The control of white pine weevil (*Pissodes strobi*) by mixed planting. *Journal of Forestry* 21:384-390
- Bernays EA, Bright KL, Gonzalez N, Angel J (1994) Dietary mixing in a generalist herbivore: tests of two hypotheses. *Ecology* 75:1997-2006
- Berner D, Blanckenhorn WU, Körner C (2005) Grasshoppers cope with low host plant quality by compensatory feeding and food selection: N limitation challenged. *Oikos* 111:525-533
- Bianchi FJJA, Booij CJH, Tschardt T (2006) Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273:1715-1727
- Björkman M, Hambäck PA, Hopkins RJ, Rämert B (2010) Evaluating the enemies hypothesis in a clover-cabbage intercrop: effects of generalist and specialist natural enemies on the turnip root fly (*Delia floralis*). *Agricultural and Forest Entomology* 12:123-132
- Bommarco R, Banks JE (2003) Scale as modifier in vegetation diversity experiments: effects on herbivores and predators. *Oikos* 102:440-448
- Bonan GB (2008) Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320:1444-1449
- Bonebrake TC, Boggs CL, McNally JM, Ranganathan J, Ehrlich PR (2010) Oviposition behavior and offspring performance in herbivorous insects: consequences of climatic and habitat heterogeneity. *Oikos* 119:927-934

- Borden JH, Chong LJ, Savoie A, Wilson IM (1997) Responses to green leaf volatiles in two biogeoclimatic zones by striped ambrosia beetle, *Trypodendron lineatum*. *Journal of Chemical Ecology* 23:2479-2491
- Boyd IL, Freer-Smith PH, Gilligan CA, Godfray HCJ (2013) The consequence of tree pests and diseases for ecosystem services. *Science* 342:823-831
- Brockerhoff EG, Liebhold AM, Jactel H (2006) The ecology of forest insect invasions and advances in their management. *Canadian Journal of Forest Research* 36:263-268
- Brown JH, Cruickshank VB, Gould WP, Husband TP (1988) Impact of gypsy moth defoliation in stands containing white pine. *Northern Journal of Applied Forestry* 5:108-111
- Burnel L, Gauthier G, Willm J, Heintz W, Guyot V (2014) Sélection de placettes forestières à l'échelle d'un territoire : complémentarité entre système d'information géographique et approches sur le terrain. *Le Cahier des Techniques de l'INRA* 82:1-14
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, USA, 488 pp
- Byers JA, Zhang Q-H, Schlyter F, Birgersson G (1998) Volatiles from nonhost birch trees inhibit pheromone response in spruce bark beetles. *Naturwissenschaften* 85:557-561
- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079-1087
- Canadell JG, Le Quéré C, Raupach MR, Field CB, Buitenhuis ET, Ciais P, Conway TJ, Gillett NP, Houghton RA, Marland G (2007) Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:18866-18870
- Canard M, Séméria Y, New TR (1984) *Biology of Chrysopidae*. W Junk Publishers, The Hague, 294 pp
- Cannon RJ (1998) The implications of predicted climate change for insect pests in the UK, with emphasis on non-indigenous species. *Global Change Biology* 4:785-796
- Cappuccino N, Lavertu D, Bergeron Y, Régnière J (1998) Spruce budworm impact, abundance and parasitism rate in a patchy landscape. *Oecologia* 114:236-242
- Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW, Carroll IT, Hector A, Srivastava DS, Loreau M, Weis JJ (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:18123-18128

- Cardinale BJ, Matulich KL, Hooper DU, Byrnes JE, Duffy E, Gamfeldt L, Balvanera P, O'Connor MI, Gonzalez A (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98:572-592
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59-67
- Caspersen JP, Pacala SW (2001) Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research* 16:895-903
- Castagneyrol B (2012) Rôles fonctionels et structurels de la biodiversité sur les communautés d'insectes et d'herbivorie associées: une approche expérimentale. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1
- Castagneyrol B, Jactel H (2012) Unraveling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology* 93:2115-2124
- Castagneyrol B, Lagache L, Giffard B, Kremer A, Jactel H (2012) Genetic diversity increases insect herbivory on oak saplings. *PLoS ONE* 7:e44247
- Castagneyrol B, Giffard B, Péré C, Jactel H (2013) Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. *Journal of Ecology* 101:418-429
- Castagneyrol B, Jactel H, Charbonnier Y, Barbaro L, Dulaurent-Mercadal AM (2014b) Egg mortality in the pine processionary moth: habitat diversity, microclimate and predation effects. *Agricultural and Forest Entomology* 16:284-292
- Castagneyrol B, Jactel H, Vacher C, Brockerhoff EG, Koricheva J (2014a) Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. *Journal of Applied Ecology* 51:134-141
- Cesarz S, Fahrenholz N, Migge-Kleian S, Platner C, Schaefer M (2007) Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest. *European Journal of Soil Biology* 43:S61-S67
- Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242
- Chaplin-Kramer R, O'Rourke ME, Blitzer EJ, Kremen C (2011) A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* 14:922-932
- Chaplin-Kramer R, de Valpine P, Mills NJ, Kremen C (2013) Detecting pest control services across spatial and temporal scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 181:206-212

- Chapman RF (2002) Contact chemoreception in feeding by phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 48:455-484
- Chaufaux J (1995) Utilisation de biopesticides contre les ravageurs des cultures: le point sur *Bacillus thuringiensis*. *Insectes* 97:2-6
- Clarke KR, Warwick RM (1998) A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35:523-531
- Clavero M, García-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20:110
- Colautti RI, Ricciardi A, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7:721-733
- Coley PD (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53:209-234
- Cooper WR, Rieske LK (2007) Community associates of an exotic gallmaker, *Dryocosmus kuriphilus* (Hymenoptera: Cynipidae), in eastern North America. *Annals of the Entomological Society of America* 100:236-244
- Cooper WR, Rieske LK (2011) A native and an introduced parasitoid utilize an exotic gallmaker host. *BioControl* 56:725-734
- Davies KF, Chesson P, Harrison S, Inouye BD, Melbourne BA, Rice KJ (2005) Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology* 86:1602-1610
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528-534
- DeWalt SJ, Denslow JS, Ickes K (2004) Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*. *Ecology* 85:471-483
- Dinnage R, Cadotte MW, Haddad NM, Crutsinger GM, Tilman D (2012) Diversity of plant evolutionary lineages promotes arthropod diversity. *Ecology Letters* 15:1308-1317
- Doak P, Kareiva P, Kingsolver J (2006) Fitness consequences of choosy oviposition for a time-limited butterfly. *Ecology* 87:395-408
- Drénou C, Bouvier M, Lemaire J (2011) La méthode de diagnostic ARCHI. Application aux chênes pédonculés déperissants. *Forêt Entreprise* 200:4-15
- Duffy JE (2008) Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:437-444
- Dulaurent AM (2010) Effet de la diversité des essences forestières sur les niveaux de population de la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*), à différentes échelles

spatiales, dans la forêt des Landes de Gascogne. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1

- Dulaurent AM, Porté AJ, van Halder I, Vétillard F, Menassieu P, Jactel H (2011) A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *Forest Ecology and Management* 261:1069-1076
- Dulaurent AM, Porté AJ, van Halder I, Vétillard F, Menassieu P, Jactel H (2012) Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agricultural and Forest Entomology* 14:19-27
- EEA (European Environment Agency) (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
- Eichhorn J, Roskams P, Ferretti M, Mues V, Szepesi A, Durrant D (2010) Visual assessment of crown condition and damaging agents. In: Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Part IV. UNECE ICP Forests Programme Co-ordinating Centre, Hamburg 49 pp
- Elton CS (1958) The ecology of invasions by plants and animals. Methuen, London, 196 pp
- Endara MJ, Coley PD (2011) The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* 25:389-398
- Englund G, Hambäck PA (2007) Scale dependence of immigration rates: models, metrics and data. *Journal of Animal Ecology* 76:30-35
- EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization) (2005) *Dryocosmus kuriphilus*. EPPO Bulletin 35:422-424
- EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization) (2013) First Report of *Dryocosmus kuriphilus* in Austria (2013/141); First Report of *Dryocosmus kuriphilus* in Germany (2013/142); *Dryocosmus kuriphilus* found in Hungary (2013/143)
- ESRI (2012) Using ArcGis for Desktop: The geographic information system for everyone. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California. ArcGis version 10.2
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM, Martin JL (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14:101-112

- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2010) Global forest resource assessment. FAO Forestry Paper, Rome, 163:1-378
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2011) State of the world's forests. FAO, Rome, 179 pp
- Feeny P (1970) Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51:565-581
- 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 EKV, Linsenmair KE, Schulze ED, Weisser WW (2010) Implementing large-scale and long-term functional biodiversity research: The Biodiversity Exploratories. *Basic and Applied Ecology* 11:473-485
- Floate KD, Kearsley MJ, Whitham TG (1993) Elevated herbivory in plant hybrid zones: *Chrysomela confluenta*, *Populus* and phenological sinks. *Ecology* 74:2056-2065
- Floater GJ, Zalucki MP (2000) Habitat structure and egg distributions in the processionary caterpillar *Ochrogaster lunifer*: lessons for conservation and pest management. *Journal of Applied Ecology* 37:87-99
- Fraenkel GS (1959) The raison d'être of secondary plant substance. *Science* 129:1466-1470
- Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, Sax DF, Seabloom EW, Smith MD, Stohlgren TJ, Tilman D, Von Holle B (2007) The invasion paradox: Reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88:3-17
- Futuyma DJ, Wasserman SS (1980) Resource concentration and herbivory in oak forests. *Science* 210:920-922
- Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson PR (2008) Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89:1223-1231
- Gamfeldt L, Snäll T, Bagchi R, Jonsson M, Gustafsson L, Kjellander P, Ruiz-Jaen MC, Froberg M, Stendahl J, Philipson CD, Mikusinski G, Andersson E, Westerlund B, Andren H, Moberg F, Moen J, Bengtsson J (2013) Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications* 4:1-8
- Gelman A, Hill J, (2007) Sample size and power calculations. In: *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 437-455
- Gibbs M, Schönrogge K, Alma A, Melika G, Quacchia A, Stone GN, Aebi A (2011) *Torymus sinensis*: a viable management option for the biological control of *Dryocosmus kuriphilus* in Europe? *BioControl* 56:527-538

- Giffard B (2011) Influence des interactions biotiques complexes sur la régénération des essences forestières feuillues. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1
- Giffard B, Corcket E, Barbaro L, Jactel H (2011) Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats. *Oecologia* 168:415-424
- Giffard B, Jactel H, Corcket E, Barbaro L (2012) Influence of surrounding vegetation on insect herbivory: A matter of spatial scale and herbivore specialisation. *Basic and Applied Ecology* 13:458-465
- Giffard B, Barbaro L, Jactel H, Corcket E (2013) Plant neighbours mediate bird predation effects on arthropod abundance and herbivory. *Ecological Entomology* 38:448-455
- Giraudeau P (2014) *pgirmess*: Data analysis in ecology. *R* package version 1.5.9
- Graham MH (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84:2809-2815
- Griffin JN, O'Gorman EJ, Emmerson MC, Jenkins SR, Klein AM, Loreau M, Symstad A (2009) Biodiversity and the stability of ecosystem functioning. In: *Biodiversity, Ecosystem Functioning and Human Wellbeing - an Ecological and Economic Perspective*. Oxford University Press, Oxford, pp 78-93
- Gripenberg S, Mayhew PJ, Parnell M, Roslin T (2010) A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters* 13:383-393
- Grossiord C, Gessler A, Granier A, Pollastrini M, Bussotti F, Bonal D (2014) Interspecific competition influences the response of oak transpiration to increasing drought stress in a mixed Mediterranean forest. *Forest Ecology and Management* 318:54-61
- Guyot V, Castagneyrol B, Vialatte A, Deconchat M, Jactel H. Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe. *submitted to Biology Letters*
- Guyot V, Castagneyrol B, Vialatte A, Deconchat M, Selvi F, Bussotti F, Jactel H (2015) Tree diversity limits the impact of an invasive forest pest. *PLoS ONE* 10:e0136469
- Haase J, Castagneyrol B, Cornelissen JH, Ghazoul J, Kattge J, Koricheva J, Scherer-Lorenzen M, Morath S, Jactel H (2015) Contrasting effects of tree diversity on young tree growth and resistance to insect herbivores across three biodiversity experiments. *Oikos* 0:1-12
- Haddad NM, Crutsinger GM, Gross K, Haarstad J, Knops JM, Tilman D (2009) Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters* 12:1029-1039
- Hägele BF, Rowell-Rahier M (1999) Dietary mixing in three generalist herbivores: nutrient complementation or toxin dilution? *Oecologia* 119:521-533

- Hambäck PA, Björkman M, Hopkins RJ (2010) Patch size effects are more important than genetic diversity for plant-herbivore interactions in Brassica crops. *Ecological Entomology* 35:299-306
- Hambäck PA, Inouye BD, Andersson P, Underwood N (2014) Effects of plant neighborhoods on plant-herbivore interactions: resource dilution and associational effects. *Ecology* 95:1370-1383
- Harper KA, MacDonald SE, Burton PJ, Chen JIQU, Brosofske KD, Saunders SC, Euskirchen ES, Roberst DAR, Jaiteh MS, Esseen PA (2005) Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. *Influencia del Borde sobre la Composición y Estructura de Bosques en Paisajes Fragmentados*. *Conservation Biology* 19:768-782
- Hector A, Bell T, Hautier Y, Isbell F, Kery M, Reich PB, 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:e17434
- Hill JK, Thomas CD, Huntley B (1999) Climate and habitat availability determine 20th century changes in a butterfly's range margin. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 266:1197-1206
- Hillebrand H, Bennett DM, Cadotte MW (2008) Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89:1510-1520
- Hillebrand H, Matthiessen B (2009) Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters* 12:1405-1419
- Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35
- Hossaert-McKey M, Gibernau M, Frey JE (1994) Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 70:185-191
- Huber D, Borden J (2001) Angiosperm bark volatiles disrupt response of douglas-fir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae*, to attractant-baited traps. *Journal of Chemical Ecology* 27:217-233
- Huston MA (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110:449-460
- Iverson AL, Marín LE, Ennis KK, Gonthier DJ, Connor-Barrie BT, Remfert JL, Cardinale BJ, Perfecto I (2014) Do polycultures promote win-wins or trade-offs in agricultural ecosystem services? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 51:1593-1602
- Jactel H, Brockerhoff E, Duelli P (2005) A test of the biodiversity-stability theory: meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination

- of responsible factors. In: Forest diversity and function: Temperate and boreal systems. Springer Berlin, Heidelberg, pp 235-262
- Jactel H, Menassieu P, Vetillard F, Gaulier A, Samalens JC, Brockerhoff EG (2006) Tree species diversity reduces the invasibility of maritime pine stands by the bark scale, *Matsucoccus feytaudi* (Homoptera: Margarodidae). Canadian Journal of Forest Research 36:314-323
- Jactel H, Brockerhoff EG (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. Ecology Letters 10:835-848
- Jactel H, Birgersson G, Andersson S, Schlyter F (2011) Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. Oecologia 166:703-711
- Jactel H, Petit J, Desprez-Loustau ML, Delzon S, Piou D, Battisti A, Koricheva J (2012) Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. Global Change Biology 18:267-276
- Janisch JE, Harmon ME (2002) Successional changes in live and dead wood carbon stores: implications for net ecosystem productivity. Tree Physiology 22:77-89
- Jones HE, McNamara N, Mason WL (2005) Functioning of mixed-species stands: evidence from a long-term forest experiment. In: Forest diversity and function: Temperate and boreal systems. Springer Berlin, Heidelberg, pp 111-130
- Jucker T, Coomes DA (2012) Comment on "Plant Species Richness and Ecosystem Multifunctionality in Global Drylands". Science 337:155-156
- Jucker T, Bouriaud O, Avacaritei D, Coomes DA (2014) Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. Ecology Letters 17:1560-1569
- Karban R (1997) Neighbourhood affects a plant's risk of herbivory and subsequent success. Ecological Entomology 22:433-439
- Kareiva P (1983) Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. In: Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press, New York, pp 259-289
- Karuppaiah V, Sujayanad GK (2012) Impact of climate change on population dynamics of insect pests. World Journal of Agricultural Sciences 8:240-246
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends in Ecology and Evolution 17:164-170
- Kelty MJ (2006) The role of species mixtures in plantation forestry. Forest Ecology and Management 233:195-204

- Kemp WP, Simmons GA (1978) The influence of stand factors on parasitism of spruce budworm eggs by *Trichogramma minutum*. *Environmental Entomology* 7:685-688
- Kemp WP, Simmons GA (1979) Influence of stand factors on survival of early instar spruce budworm. *Environmental Entomology* 8:993-996
- Kenis M, Auger-Rozenberg MA, Roques A, Timms L, Péré C, Cock MJ, Settele J, Augustin S, Lopez-Vaamonde C (2009) Ecological effects of invasive alien insects. In: *Ecological impacts of non-native invertebrates and fungi on terrestrial ecosystems*. Springer, Netherlands, pp 21-45
- Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JM, Tilman D, Reich P (2002) Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417:636-638
- Kirwan L, Lüscher A, Sebastià MT, Finn JA, Collins RP, Porqueddu C, Helgadóttir A, Baadshaug OH, Brophy C, Coran C, Dalmannsdóttir S, Delgado I, Elgersma A, Fothergill M, Frankow-Lindberg BE, Golinski P, Grieu P, Gustavsson AM, Höglind M, Huguenin-Elie O, Iliadis C, Jørgensen M, Kadziulienė Z, Karyotis T, Lunnan T, Malengier M, Maltoni S, Meyer V, Nyfeler D, Nykanen-Kurki P, Parente J, Smit HJ, Thumm U, Connolly J (2007) Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology* 95:530-539
- Kirwan L, Connolly J, Finn JA, Brophy C, Lüscher A, Nyfeler D, Sebastia MT (2009) Diversity-interaction modeling: estimating contributions of species identities and interactions to ecosystem function. *Ecology* 90:2032-2038
- Knops JMH, Tilman D, Haddad NM, Naeem S, Mitchell CE, Haarstad J, Ritchie ME, Howe KM, Reich PB, Siemann E, Groth J (1999) Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* 2:286-293
- Kolström M, Lindner M, Vilén T, Maroschek M, Seidl R, Lexer MJ, Netherer S, Kremer A, Delzon S, Barbati A (2011) Reviewing the science and implementation of climate change adaptation measures in European forestry. *Forests* 2:961-982
- Koricheva J, Vehviläinen H, Riihimäki J, Ruohomäki K, Kaitaniemi P, Ranta H (2006) Diversification of tree stands as a means to manage pests and diseases in boreal forests: myth or reality? *Canadian Journal of Forest Research* 36:324-336
- Kruess A, Eber S, Kluth S, Tschardt T (2004) Plant-insect-pathogen interactions on local and regional scales. In: *Insects and Ecosystem Function*. Springer Berlin, Heidelberg, pp 155-173
- Larrieu L (2014) Les dendro-microhabitats: facteurs clés de leur occurrence dans les peuplements forestiers, impact de la gestion et relations avec la biodiversité taxonomique. Thèse de doctorat, Institut National Polytechnique de Toulouse

- Lawton JH, Brown VK (1994) Redundancy in ecosystems. In: Biodiversity and ecosystem function. Springer Berlin, Heidelberg, pp 255-270
- 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
- Letourneau DK, Dyer LA (1998) Experimental test in lowland tropical forest shows top-down effects through four trophic levels. *Ecology* 79:1678-1687
- Letourneau DK, Armbrrecht I, Rivera BS, Lerma JM, Carmona EJ, Daza MC, Escobar S, Galindo V, Gutiérrez C, López SD (2011) Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications* 21:9-21
- Leuschner C, Jungkunst HF, Fleck S (2009) Functional role of forest diversity: pros and cons of synthetic stands and across-site comparisons in established forests. *Basic and Applied Ecology* 10:1-9
- Liebholt AM, McCullough DG, Blackburn LM, Frankel SJ, Von Holle B, Aukema JE (2013) A highly aggregated geographical distribution of forest pest invasions in the USA. *Diversity and Distributions* 19:1208-1216
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolström M, Lexer MJ, Marchetti M (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259:698-709
- Logan JA, Regniere J, Powell JA (2003) Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1:130-137
- Loreau M, Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72-76
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294:804-808
- Loreau M (2010) Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:49-60
- Machial LA, Lindgren BS, Aukema BH (2012) The role of vision in the host orientation behaviour of *Hylobius warreni*. *Agricultural and Forest Entomology* 14:286-294
- Maltoni A, Mariotti B, Tani A (2012) Case study of a new method for the classification and analysis of *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu damage to young chestnut sprouts. *iForest-Biogeosciences and Forestry* 5:50-59
- Maron JL, Vilá M (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95:361-373

- Marquis RJ, Whelan CJ (1994) Insectivorous Birds Increase Growth of White Oak through Consumption of Leaf-Chewing Insects. *Ecology* 75:2007-2014
- Mattson Jr WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:119-161
- Mayhew PJ (1997) Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos* 79:417-428
- McCann KS (2000) The diversity-stability debate. *Nature* 405:228-233
- McClure MS, Andreadis TG, Lacy GH (1982) Manipulating orchard ground cover to reduce invasion by leafhopper vectors of peach X-disease. *Journal of Economic Entomology* 75:64-68
- Mckone MJ, Mclauchlan KK, Lebrun EG, McCall AC (2001) An edge effect caused by adult corn-rootworm beetles on sunflowers in tallgrass prairie remnants. *Conservation Biology* 15:1315-1324
- Meiners T, Hacker NK, Anderson P, Hilker M (2005) Response of the elm leaf beetle to host plants induced by oviposition and feeding: the infestation rate matters. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 115:171-177
- Millenium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, DC
- Miller A, Rusnock P (1993) The rise and fall of the silvicultural hypothesis in spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) management in eastern Canada. *Forest Ecology and Management* 61:171-189
- Mitchell CE, Power AG (2003) Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421:625-627
- Mölder A, Bernhardt-Römermann M, Schmidt W (2006) Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): first results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity. *Waldökologie online* 3:83-99
- Morath S (2013) Effects of tree species diversity on insect herbivory. Thèse de doctorat, Université de Londres
- Moriya S, Shiga M, Adachi I (2003) Classical biological control of the chestnut gall wasp in Japan. In: Proceedings of the first international symposium on biological control of arthropods. Honolulu, Hawaii, 14-18 January 2002, pp 407-415
- Mulder CPH, Bazeley-White E, Dimitrakopoulos PG, Hector A, Scherer-Lorenzen M, Schmid B (2004) Species evenness and productivity in experimental plant communities. *Oikos* 107:50-63

- Müller CB, Brodeur J (2002) Intraguild predation in biological control and conservation biology. *Biological Control* 25:216-223
- Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62
- Musolin DL (2007) Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change. *Global Change Biology* 13:1565-1585
- Nadrowski K, Wirth C, Scherer-Lorenzen M (2010) Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2:75-79
- Naeem S (2002) Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. *Ecology* 83:1537-1552
- Nageleisen LM, Bouget C (2009) Forest insect studies: methods and techniques. Key considerations for standardization. An overview of the reflections of the « Environmental Forest Inventories » working group (Inv. Ent. For.). *Les Dossiers Forestiers* n°19, Office National des Forêts, 144 p.
- Netherer S, Schopf A (2010) Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests - General aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management* 259:831-838
- Nickmans H, Verheyen K, Guiz J, Jonard M, Ponette Q (2015) Effects of neighbourhood identity and diversity on the foliar nutrition of sessile oak and beech. *Forest Ecology and Management* 335:108-117
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2013) *vegan*: Community Ecology Package. *R* package version 2.0-10
- Oliver CD, Larson BC (1996) *Forest stand dynamics*. Wiley, New York, 467 pp
- Östman Ö, Ives AR (2003) Scale-dependent indirect interactions between two prey species through a shared predator. *Oikos* 102:505-514
- Otway SJ, Hector A, Lawton JH (2005) Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of Animal Ecology* 74:234-240
- Ozanne CMP, Speight MR, Hambler C, Evans HF (2000) Isolated trees and forest patches: patterns in canopy arthropod abundance and diversity in *Pinus sylvestris* (Scots Pine). *Forest Ecology and Management* 137:53-63
- Pacala S, Kinzig AP (2002) Introduction to theory and the common ecosystem model. In: *The functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions*. Princeton University Press, Princeton, pp 169-174

- Panzavolta T, Bernardo U, Bracalini M, Cascone P, Croci F, Gebiola M, Iodice L, Tiberi R, Guerrieri E (2013) Native parasitoids associated with *Dryocosmus kuriphilus* in Tuscany, Italy. *Bulletin of Insectology* 66:195-201
- Paquette A, Messier C (2011) The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography* 20:170-180
- Pearse IS, Hipp AL (2014) Native plant diversity increases herbivory to non-natives. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:1-6
- Plath M, Dorn S, Riedel J, Barrios H, Mody K (2012) Associational resistance and associational susceptibility: specialist herbivores show contrasting responses to tree stand diversification. *Oecologia* 169:477-487
- Podani J (1999) Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon* 48:331-340
- Polis GA, Myers CA, Holt RD (1989) The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:297-330
- Pollastrini M, Feducci M, Bonal D, Fotelli M, Gessler A, Grossiord G, Guyot V, Jactel H, Nguyen D, Radoglou K, Bussotti F. Physiological significance of forest tree defoliation: results from a survey in a mixed forest in Tuscany (Central Italy). *submitted to Forest Ecology and Management*
- Potvin C, Mancilla L, Buchmann N, Monteza J, Moore T, Murphy M, Oelmann Y, Scherer-Lorenzen M, Turner BL, Wilcke W (2011) An ecosystem approach to biodiversity effects: Carbon pools in a tropical tree plantation. *Forest Ecology and Management* 261:1614-1624
- Pretzsch H (2005) Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots. In: *Forest diversity and function: Temperate and boreal systems*. Springer Berlin, Heidelberg, pp 41-64
- Prokopy RJ, Owens ED (1978) Visual generalist with visual specialist phytophagous insects: host selection behaviour and application to management. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 24:609-620
- Prokopy RJ, Owens ED (1983) Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 28:337-364
- Prospero S, Forster B (2011) Chestnut gall wasp (*Dryocosmus kuriphilus*) infestations: new opportunities for the chestnut blight fungus *Cryphonectria parasitica*. *New Disease Reports* 23:35
- Pryke JS, Samways MJ (2011) Conservation management of complex natural forest and plantation edge effects. *Landscape Ecology* 27:73-85

- Pyke GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:523-575
- Quacchia A, Moriya S, Bosio G, Scapin I, Alma A (2008) Rearing, release and settlement prospect in Italy of *Torymus sinensis*, the biological control agent of the chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus*. *BioControl* 53:829-839
- Quacchia A, Ferracini C, Nicholls JA, Piazza E, Saladini MA, Tota F, Melika G, Alma A (2013) Chalcid parasitoid community associated with the invading pest *Dryocosmus kuriphilus* in north-western Italy. *Insect Conservation and Diversity* 6:114-123
- R Core Team (2014) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Ray C, Hastings A (1996) Density dependence: are we searching at the wrong spatial scale? *Journal of Animal Ecology* 65:556-566
- Raymond L, Plantegenest M, Gauffre B, Sarthou JP, Vialatte A (2013) Lack of genetic differentiation between contrasted overwintering strategies of a major pest predator *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae): implications for biocontrol. *PLoS ONE* 8:e72997
- Raymond L, Ortiz-Martinez S, Lavandero B (2015) Temporal variability of aphid biological control in contrasting landscape contexts. *Biological Control* 90:148-156
- Ray-Mukherjee J, Nimon K, Mukherjee S, Morris DW, Slotow R, Hamer M (2014) Using commonality analysis in multiple regressions: a tool to decompose regression effects in the face of multicollinearity. *Methods in Ecology and Evolution* 5:320-328
- Réglolini M, Castagneyrol B, Dulaurent-Mercadal AM, Piou D, Samalens JC, Jactel H (2014) Effect of host tree density and apparency on the probability of attack by the pine processionary moth. *Forest Ecology and Management* 334:185-192
- Richardson DM, Holmes PM, Esler KJ, Galatowitsch SM, Stromberg JC, Kirkman SP, Pysek P, Hobbs RJ (2007) Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions* 13:126-139
- Ries L, Fletcher Jr RJ, Battin J, Sisk TD (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35:491-522
- Rigot T, van Halder I, Jactel H (2014) Landscape diversity slows the spread of an invasive forest pest species. *Ecography* 37:1-11
- Riihimäki J, Kaitaniemi P, Koricheva J, Vehviläinen H (2005) Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia* 142:90-97

- Rochat D, Desouhant E, Menu F (2013) Exploitation de la plante hôte pour l'alimentation et la reproduction. In: Interactions insectes-plantes. IRD et QUAE éditions, France, pp 263-270
- Rodríguez-Castañeda G (2013) The world and its shades of green: a meta-analysis on trophic cascades across temperature and precipitation gradients. *Global Ecology and Biogeography* 22:118-130
- Roitberg BD (1985) Search dynamics in fruit-parasitic insects. *Journal of Insect Physiology* 31:865-872
- Root RB (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95-124
- Roschewitz I, Hücker M, Tscharntke T, Thies C (2005) The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 108:218-227
- Rosenheim JA, Wilhoit LR, Armer CA (1993) Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia* 96:439-449
- RSSDF (Réseau Systématique de Suivi des Dommages Forestiers) (2011) Manuel de notation des dommages forestiers (symptômes, causes, état des cimes). Document de travail, Département de la Santé des Forêts, 49 pp
- Russell EP (1989) Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental Entomology* 18:590-599
- Samalens JC, Rossi JP, Guyon D, Van Halder I, Menassieu P, Piou D, Jactel H (2007) Adaptive roadside sampling for bark beetle damage assessment. *Forest Ecology and Management* 253:177-187
- Samalens JC (2009) Stratégies d'échantillonnage des dommages forestiers à l'échelle du paysage: application aux forêts cultivées de pin maritime (*Pinus pinaster*, Aït.). Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1
- Sanders D, Nickel H, Grützner T, Platner C (2008) Habitat structure mediates top-down effects of spiders and ants on herbivores. *Basic and Applied Ecology* 9:152-160
- Santi F, Maini S (2011) New association between *Dryocosmus kuriphilus* and *Torymus flavipes* in chestnut trees in the Bologna area (Italy): first results. *Bulletin of Insectology* 64:275-278
- Schellhorn NA, Bianchi FJJA, Hsu CL (2014) Movement of entomophagous arthropods in agricultural landscapes: links to pest suppression. *Annual Review of Entomology* 59:559-581

- Schellhorn NA, Andow DA (2005) Response of coccinellids to their aphid prey at different spatial scales. *Population Ecology* 47:71-76
- Scherber C, Eisenhauer N, Weisser WW, Schmid B, Voigt W, Fischer M, Schulze ED, Roscher C, Weigelt A, Allan E (2010) Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468:553-556
- Scherer-Lorenzen M, Körner C, Schulze ED (2005a) Forest diversity and function: Temperate and boreal systems. Springer Berlin, Heidelberg, 399 pp
- Scherer-Lorenzen M, Körner C, Schulze ED (2005c) The functional significance of forest diversity: a synthesis. In: Forest diversity and function: Temperate and boreal systems. Springer Berlin, Heidelberg, pp 377-389.
- Scherer-Lorenzen M, Potvin C, Koricheva J, Schmid B, Hector A, Bornik Z, Reynolds G, Schulze ED (2005b) The design of experimental tree plantations for functional biodiversity research. In: Forest diversity and function: Temperate and boreal systems. Springer Berlin, Heidelberg, pp 347-376
- Scherer-Lorenzen M, Schulze ED, Don A, Schumacher J, Weller E (2007) Exploring the functional significance of forest diversity: a new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9:53-70
- Schmid B, Hector A, Huston MA, Inchausti P, Nijs I, Leadley PW, Tilman D (2002) The design and analysis of biodiversity experiments. In: Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford University Press, Oxford, pp 61-75
- Schroeder LM, Lindelöw Å (2002) Attacks on living spruce trees by the bark beetle *Ips typographus* (Col. Scolytidae) following a storm-felling: a comparison between stands with and without removal of wind-felled trees. *Agricultural and Forest Entomology* 4:47-56
- Schuldt A, Baruffol M, Böhnke M, Bruelheide H, Härdtle W, Lang AC, Nadrowski K, Von Oheimb G, Voigt W, Zhou H (2010) Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology* 98:917-926
- Schuldt A, Both S, Bruelheide H, Härdtle W, Schmid B, Zhou H, Assmann T (2011) Predator diversity and abundance provide little support for the enemies hypothesis in forests of high tree diversity. *PLoS ONE* 6:e22905
- Schuldt A, Bruelheide H, Durka W, Eichenberg D, Fischer M, Kröber W, Härdtle W, Ma K, Michalski SG, Palm WU (2012) Plant traits affecting herbivory on tree recruits in highly diverse subtropical forests. *Ecology Letters* 15:732-739
- Schuldt A, Assmann T, Bruelheide H, Durka W, Eichenberg D, Härdtle W, Kröber W, Michalski SG, Purschke O (2014) Functional and phylogenetic diversity of woody plants drive herbivory in a highly diverse forest. *New Phytologist* 202:864-873

- Schulze ED, Luyssaert S, Ciais P, Freibauer A, Janssens IA, Soussana JF, Smith P, Grace J, Levin I, Thiruchittampalam B (2009) Importance of methane and nitrous oxide for Europe's terrestrial greenhouse-gas balance. *Nature Geoscience* 2:842-850
- Schulze E-D, Körner C, Law BE, Haberl H, Luyssaert S (2012) Large-scale bioenergy from additional harvest of forest biomass is neither sustainable nor greenhouse gas neutral. *GCB Bioenergy* 4:611-616
- Seidling W, Sanders S, Akselsson C, Cools N, De Marco A, de Vos B, de Vries W, Etzold S, Ferretti M, Fischer F, Giordani P, Graf Pannatier E, Hansen K, Jonard M, Marchetto A, Nevenic R, Rautio P, Reinds G, Skudnik M, Solberg S, Martinez Suz L, Ukonmaanaho L, Vanguelova E, Veresoglou S, Waldner P, Wattel-Koekkoek E, Žlindra D, Fischer R (2013) The condition of forests in Europe. Executive report, ICP Forests, Thünen, 40 pp
- Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17:170-176
- Sheehan W (1986) Response by specialist and generalist natural enemies to agroecosystem diversification: a selective review. *Environmental Entomology* 15:456-461
- Sholes OD (2008) Effects of associational resistance and host density on woodland insect herbivores. *Journal of Animal Ecology* 77:16-23
- Snyder WE, Ives AR (2003) Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology* 84:91-107
- Sobek S, Goßner, Martin M, Scherber C, Stefan-Edewenter I, Tschardt T (2009b) Tree diversity drives abundance and spatiotemporal β -diversity of true bugs (Heteroptera). *Ecological Entomology* 34:772-782
- Sobek S, Scherber C, Steffan-Dewenter I, Tschardt T (2009a) Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia* 160:279-288
- Solan M, Godbold JA, Symstad A, Flynn DF, Bunker DE (2009) Biodiversity-ecosystem function research and biodiversity futures: early bird catches the worm or a day late and a dollar short. *Biodiversity, Ecosystem Functioning and Human Wellbeing*. Oxford University Press, Oxford 30-45
- Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (2007) IPCC. Climate change 2007: The physical science basis. Summary for policymakers. *Agenda* 6:1-18
- Srivastava DS, Vellend M (2005) Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36:267-294

- Städler E, Hilker M, Meiners T (2002) Plant chemical cues important for egg deposition by herbivorous insects. In: Chemoecology of insect eggs and egg deposition. Wiley-Blackwell, Oxford, pp 171-204
- Stange EE, Ayres MP (2010) Climate change impacts: Insects. In: Encyclopedia of Life Sciences. Wiley, Chichester, ? pp
- Tahvanainen JO, Root RB (1972) The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10:321-346
- Tasin M, Bäckman AC, Bengtsson M, Ioriatti C, Witzgall P (2006) Essential host plant cues in the grapevine moth. *Naturwissenschaften* 93:141-144
- Thackeray SJ, Sparks TH, Frederiksen M, Burthe S, Bacon PJ, Bell JR, Botham MS, Brereton TM, Bright PW, Carvalho L (2010) Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology* 16:3304-3313
- Thies C, Steffan-Dewenter I, Tscharnkte T (2003) Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101:18-25
- Thomas CD, Bodsworth EJ, Wilson RJ, Simmons AD, Davies ZG, Musche M, Conradt L (2001) Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* 411:577-581
- Thompson I, Mackey B, McNulty S, Mosseler A (2009) Forest resilience, biodiversity, and climate change. In: A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, Technical Series 43:1-67
- Thompson JN, Pellmyr O (1991) Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* 36:65-89
- Thompson JN (1999) The evolution of species interactions. *Science* 284:2116-2118
- Tilman D, Wedin D, Knops J (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379:718-720
- Tilman D, Lehman CL, Thomson KT (1997) Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94:1857-1861
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474

- Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:10854-10861
- Tscharntke T, Brandl R (2004) Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review in Entomology* 49:405-430
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C (2005a) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters* 8:857-874
- Tscharntke T, Rand TA, Bianchi FJ (2005b) The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* 42:421-432
- Turnbull LA, Levine JM, Loreau M, Hector A (2013) Coexistence, niches and biodiversity effects on ecosystem functioning. *Ecology Letters* 16:116-127
- Ulyshen MD (2011) Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology and Management* 261:1479-1489
- Underwood N, Inouye BD, Hambäck PA (2014) A conceptual framework for associational effects: when do neighbors matter and how would we know? *The Quarterly Review of Biology* 89:1-19
- Unsicker SB, Oswald A, Köhler G, Weisser WW (2008) Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore. *Oecologia* 156:313-324
- van der Plas F, Manning P, Allan E, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Wirth C, Zavala MA, Hector A, Ampoorter E, Baeten L, Barbaro L, Bauhus J, Benavides R, Benneter A, Berthold F, Bonal D, Bouriaud O, Bruelheide H, Bussotti F, Carnol M, Castagneyrol B, Charbonnier Y, Coomes D, Coppi A, Bastias CC, Dawud SM, De Wandeler H, Domisch T, Finér L, Gessler A, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Joly FX, Jucker T, Koricheva J, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Pollastrini M, Raulund-Rasmussen K, Selvi F, Stenlid J, Valladares F, Vesterdal L, Zielinski D, Fischer M. « Jack-of-all-trades » effects drive biodiversity-ecosystem multifunctionality relationships. *in preparation*
- van Halder I, Barbaro L, Jactel H (2011) Conserving butterflies in fragmented plantation forests: are edge and interior habitats equally important? *Journal of Insect Conservation* 15:591-601
- Vanhanen H, Veteli TO, Paivinen S, Kellomaki S, Niemela P (2007) Climate change and range shifts in two insect defoliators: Gypsy moth and nun moth - A model study. *Silva Fennica* 41:621-638

- Vehviläinen H, Koricheva J (2006) Moose and vole browsing patterns in experimentally assembled pure and mixed forest stands. *Ecography* 29:497-506
- Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K, Johansson T, Valkonen S (2006) Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. *Basic and Applied Ecology* 7:1-11
- Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K (2007) Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* 152:287-298
- Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K (2008) Effects of stand tree species composition and diversity on abundance of predatory arthropods. *Oikos* 117:935-943
- Veres A, Petit S, Conord C, Lavigne C (2013) Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166:110-117
- Verheyen K, Ceunen K, Ampoorter E, Baeten L, Bosman B, Branquart E, Carnol M, De Wandeler H, Grégoire JC, Lhoir P (2013) Assessment of the functional role of tree diversity: the multi-site FORBIO experiment. *Plant Ecology and Evolution* 146:26-35
- Vialatte A, Bailey RI, Vasseur C, Matocq A, Gossner MM, Everhart D, Vitrac X, Belhadj A, Ernoult A, Prinzing A (2010) Phylogenetic isolation of host trees affects assembly of local Heteroptera communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277:2227-2236
- Vilà M, Vayreda J, Gracia C, Ibáñez JJ (2003) Does tree diversity increase wood production in pine forests? *Oecologia* 135:299-303
- Vilà M, Vayreda J, Gracia C, Ibáñez J (2004) Biodiversity correlates with regional patterns of forest litter pools. *Oecologia* 139:641-646
- Vilà M, Inchausti P, Vayreda J, Barrantes O, Gracia C, Ibáñez JJ, Mata T (2005) Confounding factors in the observational productivity-diversity relationship in forests. In: *Forest diversity and function: Temperate and boreal systems*. Springer Berlin, Heidelberg, pp 65-86
- Vilà M, Vayreda J, Comas L, Ibáñez JJ, Mata T, Obón B (2007) Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* 10:241-250
- Visser JH (1986) Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 31:121-144
- Vodka Š, Cizek L (2013) The effects of edge-interior and understorey-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. *Forest Ecology and Management* 304:33-41

- Volney WJ, Fleming RA (2000) Climate change and impacts of boreal forest insects. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 82:283-294
- Ward NL, Masters GJ (2007) Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores. *Global Change Biology* 13:1605-1615
- Wermelinger B, Flückiger PF, Obrist MK, Duelli P (2007) Horizontal and vertical distribution of saproxylic beetles (Col., Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) across sections of forest edges. *Journal of Applied Entomology* 131:104-114
- White JA, Whitham TG (2000) Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* 81:1795-1803
- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28:453-470
- Williamson M, Fitter A (1996) The varying success of invaders. *Ecology* 77:1661-1666
- Wilsey BJ, Polley HW (2002) Reductions in grassland species evenness increase dicot seedling invasion and spittle bug infestation. *Ecology Letters* 5:676-684
- Wood DL (1982) The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annual Review of Entomology* 27:411-446
- Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96:1463-1468
- Yamamura K (2002) Biodiversity and stability of herbivore populations: influences of the spatial sparseness of food plants. *Population Ecology* 44:33-40
- Yguel B, Bailey R, Tosh ND, Vialatte A, Vasseur C, Vitrac X, Jean F, Prinzing A (2011) Phytophagy on phylogenetically isolated trees: why hosts should escape their relatives. *Ecology Letters* 14:1117-1124
- Zhang A, Linn Jr C, Wright S, Prokopy R, Reissig W, Roelofs W (1999) Identification of a new blend of apple volatiles attractive to the apple maggot, *Rhagoletis pomonella*. *Journal of Chemical Ecology* 25:1221-1232
- Zhang QH, Schlyter F (2004) Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology* 6:1-20
- Zhang Y, Adams J (2011) Top-down control of herbivores varies with ecosystem types. *Journal of Ecology* 99:370-372
- Zhang Y, Chen HY, Reich PB (2012) Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology* 100:742-749

Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1:3-14

ANNEXES

Annexe 1

Article paru dans Le Cahier des Techniques de l'INRA

Sélection de placettes forestières à l'échelle d'un territoire : complémentarité entre système d'information géographique¹ et approches sur le terrain

Laurent Burnel², Guillaume Gauthier³, Jérôme Willm⁴,
Wilfried Heintz⁵, Virginie Guyot⁶

Résumé. Étudier le fonctionnement des écosystèmes requiert l'utilisation d'un échantillon suffisamment représentatif pour mettre en évidence des patrons généraux. Travailler à l'échelle d'un territoire de plusieurs milliers d'hectares devient alors intéressant mais coûteux en temps de préparation des placettes expérimentales *in situ*. Le système d'information géographique (SIG), de plus en plus utilisé en appui aux travaux menés en écologie, peut alors devenir un outil indispensable pour le travail en amont des relevés sur le terrain. A partir d'un cas d'étude où l'objectif expérimental était de sélectionner des placettes forestières selon quatre modalités écologiques, cet article présente la complémentarité entre l'utilisation d'un SIG et la prospection sur le terrain afin de minimiser les coûts de préparation de l'échantillon de placettes forestières souhaitées.

Mots-clé : SIG, terrain, territoire, placettes forestières, biodiversité, échantillonnage

Introduction

Contexte scientifique

Le bon fonctionnement des écosystèmes repose principalement sur la diversité biologique qui les compose. Cette biodiversité est le support de nombreux services dont peuvent profiter les populations humaines (Altieri, 1999). L'une des principales difficultés pour l'homme est de protéger sa production (agricole ou forestière) des attaques d'insectes herbivores pouvant être à l'origine d'importantes pertes économiques. Dans le milieu forestier, les travaux menés sur la question des services de régulation des herbivores via la diversité des arbres ont été nombreux. Par exemple, une méta-analyse rassemblant 119 cas d'études scientifiques sur une période de 40 ans (1966-2006) a montré que dans 80% des cas, la diversification des essences induit une réduction des dégâts de certains insectes phytophages (Jactel et Brockerhoff 2007).

Contexte technique

Pour étudier la relation entre biodiversité et services écosystémiques, il est favorable de travailler sur un échantillon réparti à l'échelle d'un territoire. Ainsi, les patrons généraux du fonctionnement des écosystèmes peuvent être plus facilement mis en évidence. Cependant, dans le cadre d'une expérimentation, le travail de préparation des zones d'échantillonnage peut être long et coûteux lorsque l'on travaille en milieu semi-naturel tel

¹ Le système d'information géographique (SIG) est un système d'information permettant de créer, d'organiser et de présenter des données alphanumériques spatialement référencées, autrement dit géoréférencées, ainsi que de produire des plans et des cartes.

^{2, 3, 4, 5, 6} INRA UMR 1201- DYNAFOR, 24, chemin de Borde Rouge, Auzeville, CS 52627 F- 31326 Castanet-Tolosan, France ;
laurent.burnel@toulouse.inra.fr

que la forêt. L'utilisation d'un système d'information géographique (SIG) en parallèle de la description sur le terrain permet d'adapter les moyens humains et techniques aux besoins scientifiques.

Plan expérimental et site d'étude

Cet article propose d'illustrer l'intérêt d'associer les approches du SIG et du terrain à travers une étude sur les services de régulation des insectes herbivores rendus par la diversité des arbres avoisinants un chêne hôte et selon la position de celui-ci dans la forêt. En effet, des différences entre la lisière et l'intérieur du bois sont attendues étant donné les modes de gestion ou les facteurs biotiques et abiotiques pouvant diverger entre ces deux zones (Alignier, 2010).

Afin de répondre aux questions scientifiques posées, il était nécessaire que l'échantillon contienne un nombre suffisant de bois anciens, représentatifs des situations rencontrées dans ces paysages agriforestiers. La surface des bois devait être assez importante pour présenter une lisière et un intérieur de bois distincts (**Figure 1**). Les bois étudiés devaient également accueillir des placettes forestières monospécifiques (chêne cible uniquement) et plurispécifiques (comprenant plusieurs essences d'arbres). Afin de répondre aux exigences des tests statistiques ultérieurs, il était impératif que l'échantillon final soit composé d'une trentaine de placettes de chaque modalité du plan expérimental. De plus, pour effectuer la comparaison lisière-intérieur de bois, les placettes devaient être les moins dissemblables possibles en termes de structure et de composition arborescente. Il était alors indispensable d'obtenir un pré-échantillon équivalent à 2 fois le nombre de placettes prévues pour ensuite constituer des couples adéquats selon les exigences de l'étude. Un total d'environ 250 placettes a alors été recherché.

Ce travail expérimental s'est déroulé sur l'un des sites ateliers de l'UMR Dynafor, au Sud-Ouest de Toulouse, dans les vallées et coteaux de Gascogne. Il se différencie par un type particulier de paysage agriforestier représenté par une mosaïque de terres en culture juxtaposées à des formations boisées (**Figure 2**). Les forêts présentes dans les paysages agriforestiers ont été peu étudiées jusqu'à présent. Petites, fragmentées, souvent très anciennes et morcelées au fil du temps, elles sont à l'image de 40% de la forêt française métropolitaine (Andrieu, 2013).

Figures 1 et 2 page suivante

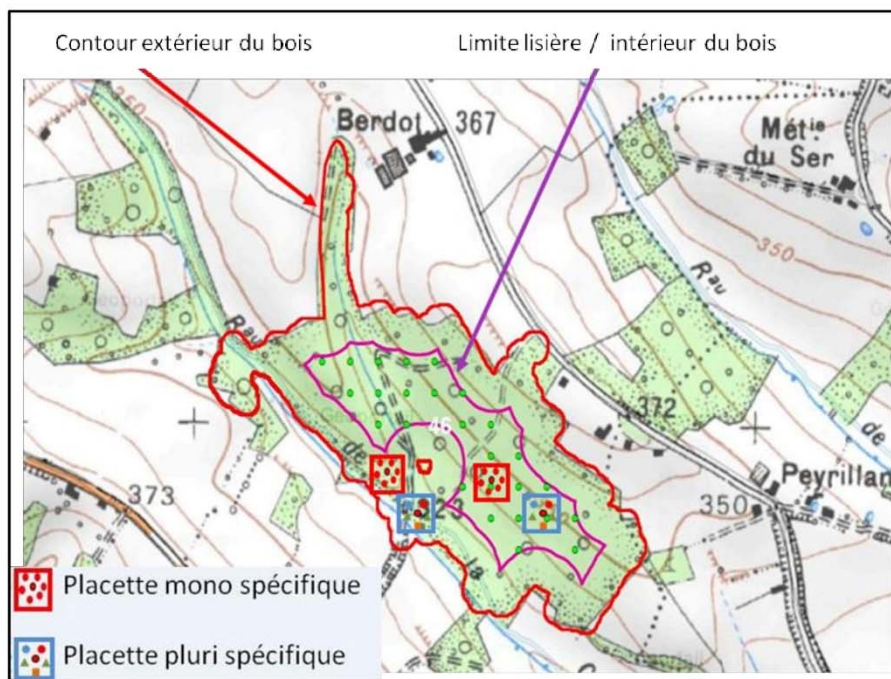


Figure 1. Exemple d'un bois avec localisation des placettes positionnées en lisière et à l'intérieur du bois.



Figure 2. Exemple de vue d'un paysage agriforestier sur le site atelier des vallées et coteaux de Gascogne
(Photographie Jérôme Willm)

Cet article présente les différentes étapes (**Figure 3**) de ce travail de sélection des bois et des placettes forestières dans un paysage agriforestier. L'outil SIG complété par les visites de terrain a permis d'obtenir l'échantillon souhaité dans des temps raisonnables. Un bilan homme/jour a été dressé afin de mettre en évidence le gain de temps apporté par le SIG.

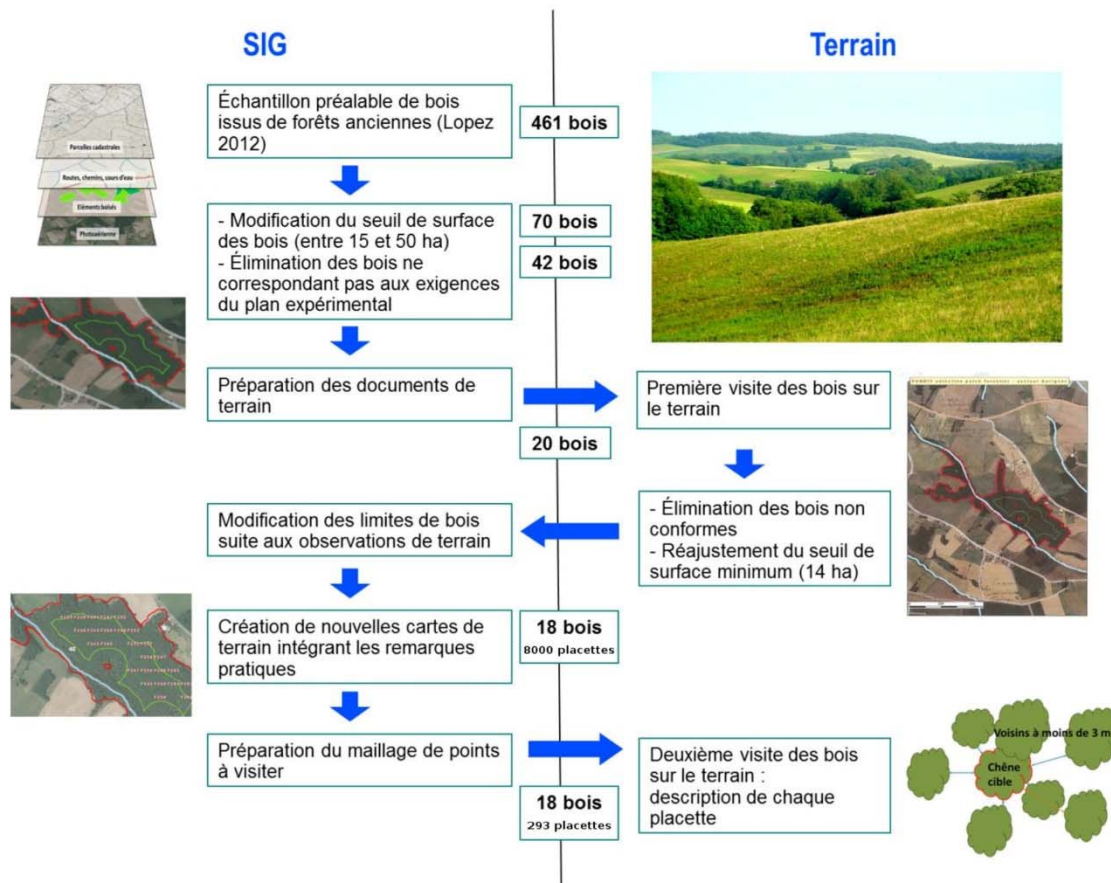


Figure 3. Schéma récapitulatif des différentes étapes du processus d'échantillonnage, entre travail sur SIG et prospections sur le terrain (photographie Wilfried Heintz)

Description des étapes de sélection combinant les 2 approches méthodologiques

Pour appréhender la diversité et la complexité des situations rencontrées dans ces petites forêts hétérogènes, le protocole prévoyait initialement trois secteurs d'études circulaires distincts déjà connus de notre UMR pour d'autres études (**Figure 4**) : un dans le Gers et deux en Haute Garonne dans les secteurs de Lamothe et d'Aurignac. Chacun d'une surface de 217,84 km² et d'un rayon de prospection d'environ 8 km, ils se différencient par leur taux de boisement et le niveau d'isolement des forêts qui les constituent.

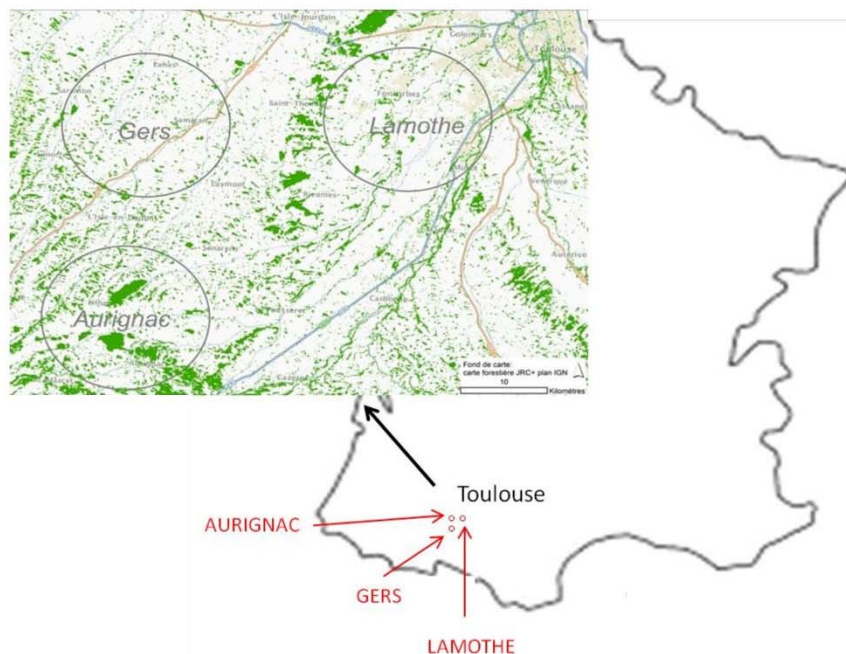


Figure 3. Localisation géographique des trois secteurs d'étude. Chaque secteur est délimité par un cercle gris.
Les surfaces boisées sont représentées en vert.

1. Echantillon de bois disponibles et sélection dans le SIG

Le SIG nous permet dans un premier temps de sélectionner des bois adaptés aux exigences de notre étude, puis de préparer les supports pour l'étape de terrain.

La sélection des bois dans le SIG se fait sur plusieurs critères présentés chronologiquement ci-dessous, en utilisant le logiciel ArcGIS version 10.2 (ESRI 2012). Les données d'entrées sont représentées dans la **Figure 5**.

Recherche de forêts anciennes

Les cartes minutes d'Etat Major ont été réalisées au début du XIX^e siècle et sont fournies gratuitement par l'IGN (Institut national de l'information géographique et forestière) sous forme numérisées, mais non géoréférencées. Nous avons pu profiter du travail de digitalisation puis de géoréférencement réalisé au préalable sur ces trois sites géographiques pour un autre projet de recherche de l'UMR (Lopez, 2012 ; d'après la méthode développée par Favre et al., 2011).

Extraction des forêts anciennes toujours présentes à ce jour

Dans le but de récupérer les informations sur les forêts anciennes qui sont toujours présentes actuellement, le recoupement des forêts digitalisées sur les cartes minutes d'Etat Major géoréférencées et de la couche de végétation de la BD TOPO®³ (2010 pour la Haute Garonne et 2008 pour le Gers) a été effectué. Ainsi, seuls les polygones forestiers présents aux deux dates ont été extraits.

✎ Ces 2 étapes ont été réalisées dans le cadre d'un contrat à durée déterminée de 3 mois, démontrant l'investissement important nécessaire à ce travail préalable mais dont les données sont réutilisables pour d'autres projets. Au total, 2658 éléments boisés (forêts, arbres isolés, haies...) ont été digitalisés et parmi eux, on en retrouve 461 d'une surface supérieure à 0,8 ha (seuil en deçà duquel l'élément boisé concerné n'était pas considéré comme une forêt).

³ La BD TOPO® est la modélisation 3D du territoire français et de ses infrastructures avec les adresses. C'est une couche utilisée dans le SIG mise à disposition par l'IGN. On y retrouve plusieurs couches dont la végétation arborée (bois, haies...).

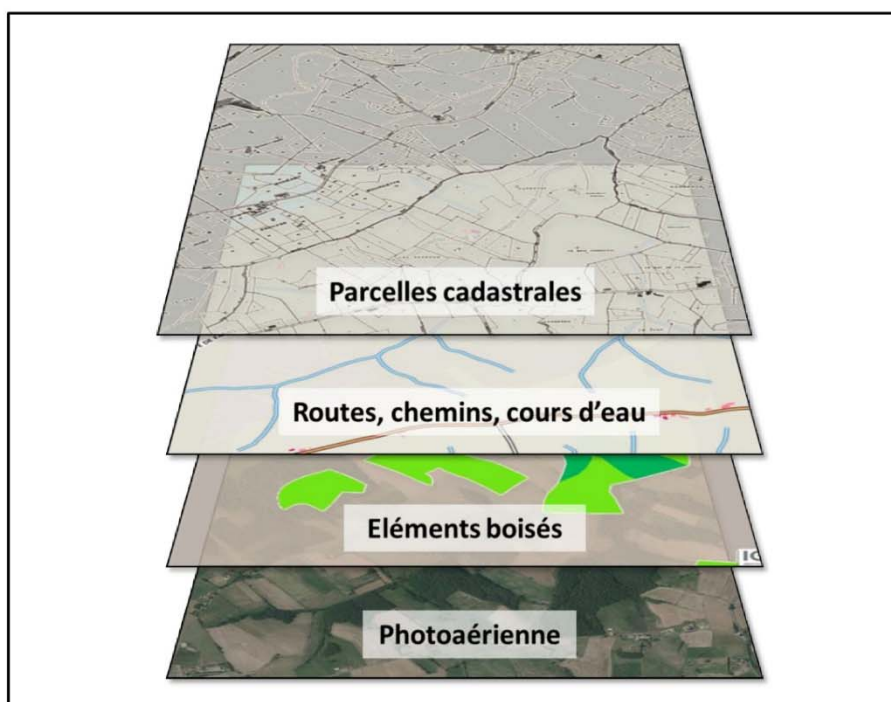


Figure 5. Schématisation des couches raster et vecteur utilisées pour les travaux dans le SIG et sur le terrain. Les photos aériennes correspondent à la BD ORTHO® et les éléments boisés sont tirés de la BD TOPO® fournis par l'IGN pour la Haute-Garonne (2010) et le Gers (2008).

Extraction des forêts d'une surface comprise entre 15 et 50 ha

Parmi les 461 éléments boisés extraits précédemment pour un autre projet, une nouvelle sélection est réalisée afin de retenir des bois d'une surface minimale de 15 ha pour s'assurer de la présence d'un milieu interne dans le bois (Alignier et al., 2013) et une surface maximale de 50 ha pour travailler sur un échantillon de bois homogène en terme de surface.

👉 70 bois sont ainsi retenus sur les trois secteurs d'étude.

Critères d'élimination des forêts ne correspondant pas aux exigences du plan expérimental

- Les forêts déboisées ou plantées le plus souvent en résineux, peupliers ou eucalyptus ne proposant majoritairement que des placettes monospécifiques.
- Les bois de forme trop découpée ou allongée qui ne permettaient pas d'obtenir ces deux «compartiments» lisière et intérieur de bois. Une sélection visuelle appuyée par trois indices de compacité (*PAR*, *SI* et *PFD*, voir Moser et al., 2002) a été effectuée. Les moyennes des indices calculées sur notre échantillon de bois ont été utilisées comme valeurs seuils.
- Les coupes récentes pour éviter les effets lisière au milieu du bois.

Certains bois ne répondaient que partiellement aux exigences mais ont été conservés en redessinant les contours pour ne garder que les parties aptes ayant une surface suffisante.

Ces critères ont principalement été appliqués par photo-interprétation, réalisée visuellement sur la BD ORTHO®⁴ de 2010 pour la Haute Garonne et de 2008 pour le Gers.

⁴ La BD ORTHO® est une collection de photographies aériennes numériques en couleur ou en infrarouge, rectifiées dans la projection adaptée au territoire couvert et mises à disposition par l'IGN.

✎ 42 bois sont à ce stade retenus sur les trois secteurs d'étude.

Préparation des documents pour le terrain

Sur photographie aérienne et à partir du contour de chaque bois (en rouge sur l'exemple **Figure 6**), trois compartiments ont été délimités : une zone «lisière» comprise entre 0 et 30 m depuis le contour du bois, une zone «milieu interne» du bois débutant à 60 m du contour du bois, et une zone «tampon» de 30 m fixée entre la lisière et l'intérieur. On peut également observer sur la **Figure 6** un polygone rouge correspondant à une partie non boisée à l'intérieur du bois. Un effet lisière apparaît autour de cette zone impliquant donc un recul du milieu interne du bois.

Le registre cadastral⁵ a été utilisé afin d'obtenir rapidement les adresses de chacun des propriétaires de bois. Ils ont ensuite été contactés par courrier postal pour demander l'autorisation d'intervenir dans leur forêt.

✎ 6 jours de travail d'une personne ont été nécessaires pour extraire les forêts comprises entre 15 et 50 hectares, appliquer les critères d'élimination et préparer les documents pour le terrain.

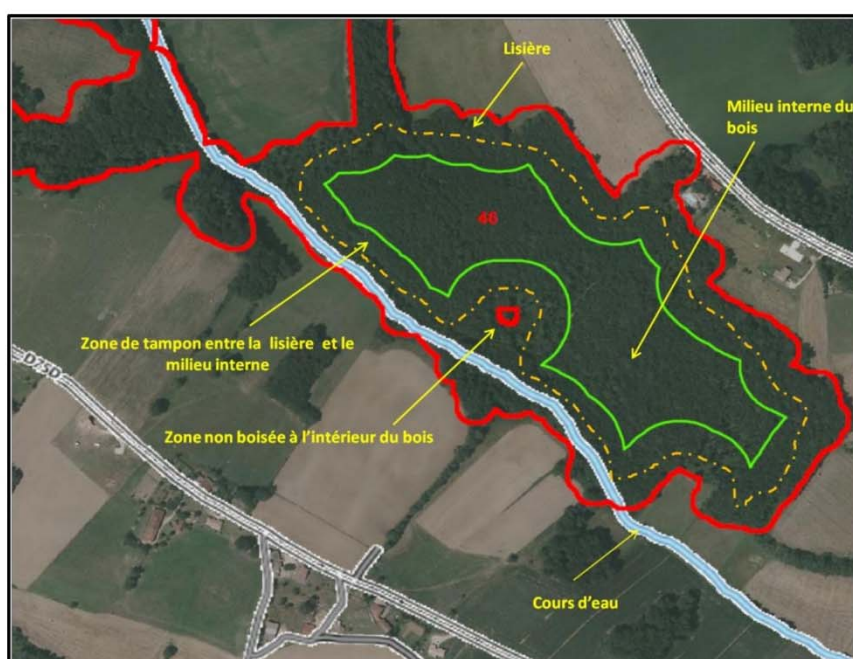


Figure 6. Exemple de la vue aérienne d'un bois présélectionné. La lisière est séparée du milieu interne du bois par une zone tampon. Une coupe claire à l'intérieur du bois impliqué induit un recul de la limite du milieu interne du bois

2. Première visite des bois

Il a ensuite été nécessaire de visiter ces bois pour vérifier s'ils pouvaient potentiellement contenir des situations monospécifiques ou plurispécifiques. Cette étape de validation a également permis de compléter les informations obtenues à l'aide du SIG. Un inventaire grossier des espèces forestières a été réalisé en lisière et milieu interne, sur arbres feuillés. Chaque bois a été parcouru suivant un cheminement pédestre couvrant l'ensemble du bois. Les déplacements ont été effectués en accordéon à l'intérieur du bois et de façon linéaire en lisière en suivant le

⁵ Le registre cadastral est un document d'enregistrement des propriétaires des parcelles du territoire français disponible auprès des hôtels des impôts et mairies.

contour du bois. Un GPS (Garmin GPSMAP 62s et 62st) a été utilisé afin de noter les éléments remarquables tels que les accès, chemins, coupes récentes, l'avis du propriétaire en cas de rencontre, etc. Cette première visite a permis de se rendre compte que l'un des trois secteurs d'étude ne présentait pas assez de bois comportant des situations à la fois plurispécifiques et monospécifiques. Le secteur du Gers a donc été retiré du plan d'échantillonnage. Sur les deux autres secteurs, quelques bois ont été éliminés pour les mêmes raisons ou à cause du refus d'accès par l'un des propriétaires. Dans d'autres bois, le contour ou les limites entre la lisière et le milieu interne ont de nouveau été modifiés suite à l'observation de coupes ou de clairières récentes sur le terrain non visibles sur les photos aériennes disponibles (**Figure 7**). Après cette première visite, le critère de surface a été réévalué à 14 ha minimum afin de retenir certains bois ayant subi une réduction de surface après rectification de leurs contours. Cela nous a permis de conserver des bois potentiellement intéressants tout en restant sur des surfaces inter-bois homogènes.

- ↳ 20 bois sont retenus suite à ces visites sur les deux secteurs d'étude restants.
- ↳ 11 jours de terrain à 2 personnes ont été nécessaires pour cette première phase de terrain.

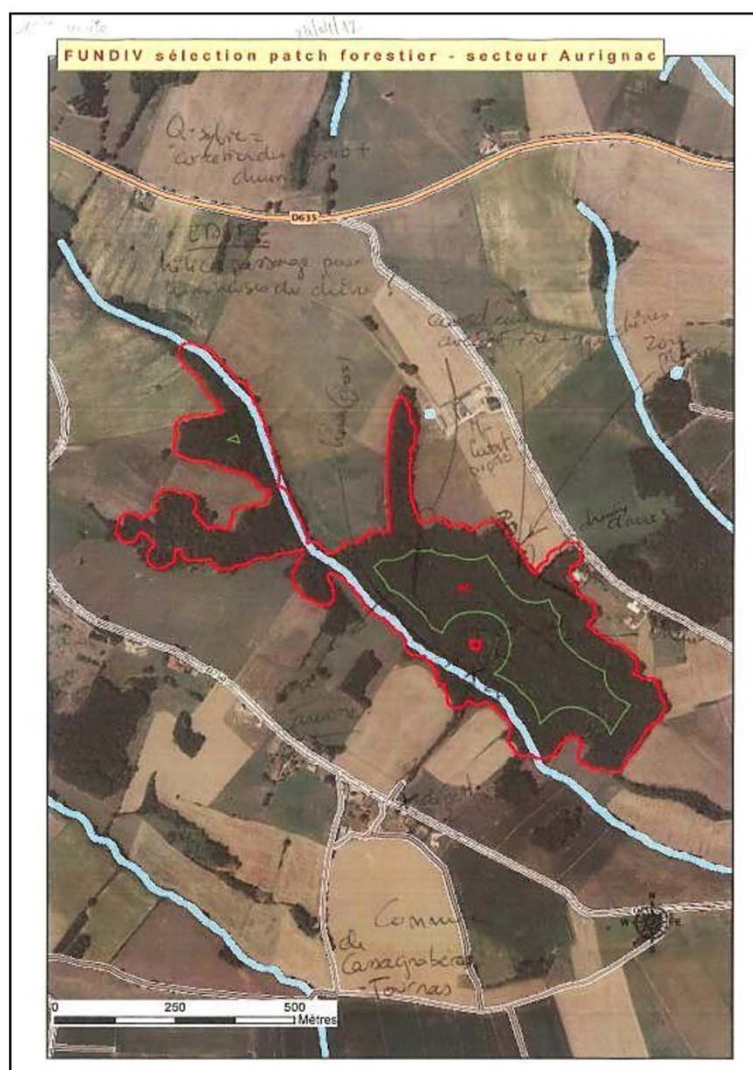


Figure 7. Exemple de fiche terrain annotée lors des visites des bois. Des coupes récentes ont été mentionnées pour une rectification ultérieure des limites de bois sous SIG.

3. Préparation des outils cartographiques sous SIG

Les modifications apportées sur le terrain ont été reportées sur le SIG de façon à obtenir une vision de chaque bois au plus près de la réalité et d'en répertorier leurs caractéristiques particulières (**Figure 8**). Ces premières informations recueillies sur le terrain et retranscrites sur de nouvelles cartes facilitent grandement le retour dans les bois (accès favorables, zones à éviter, etc.).

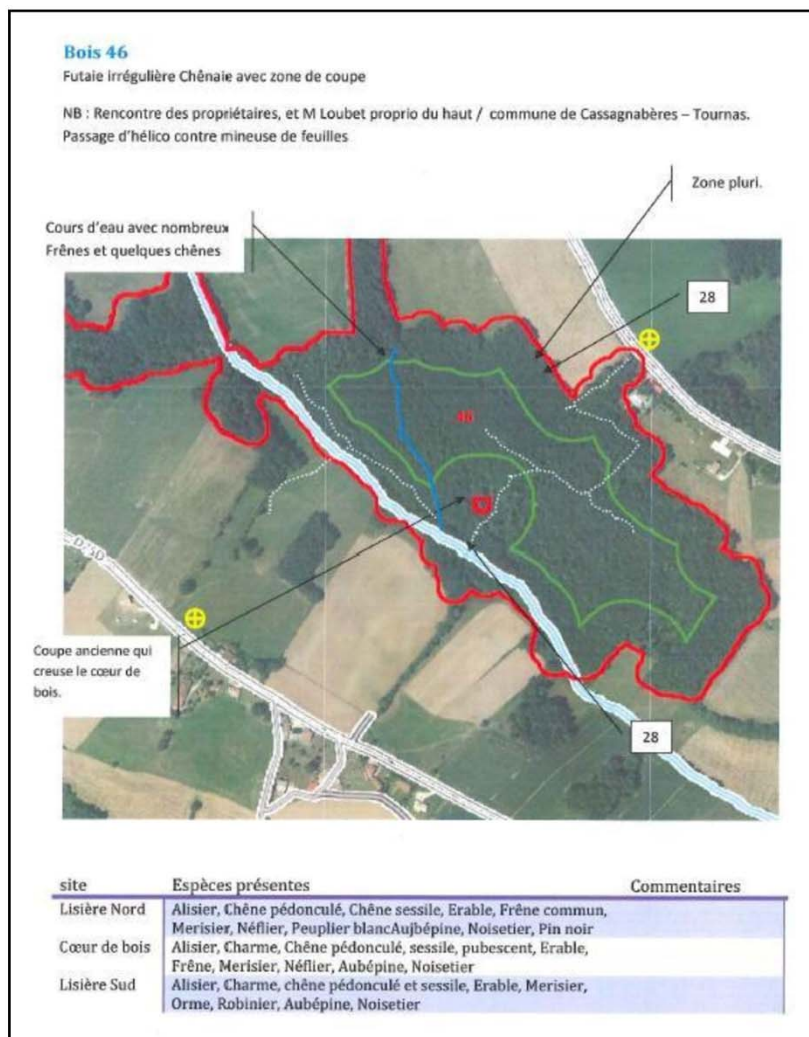


Figure 8. Exemple de fiche terrain complétée sur SIG après visite des bois.

Un maillage régulier de points géoreférencés (50 x 50 m) fut ensuite appliqué à chaque intérieur de bois pour situer systématiquement le centre des placettes potentielles à visiter (**Figure 9**). Pour les placettes en lisière, le protocole prévoyait de définir sur le terrain un point de départ puis de se déplacer linéairement et systématiquement tous les 50 m le long de la lisière.

➤ 18 bois sont encore dans l'échantillon (2 bois éliminés, un premier suite à un refus d'accès, un deuxième qui ne comportait que deux placettes).

➤ 2 jours de bureau à une personne ont été nécessaires pour préparer la deuxième sortie terrain.

↪ 8000 points de placettes potentielles dont 1500 sur le maillage du milieu interne et 6500 en lisière.

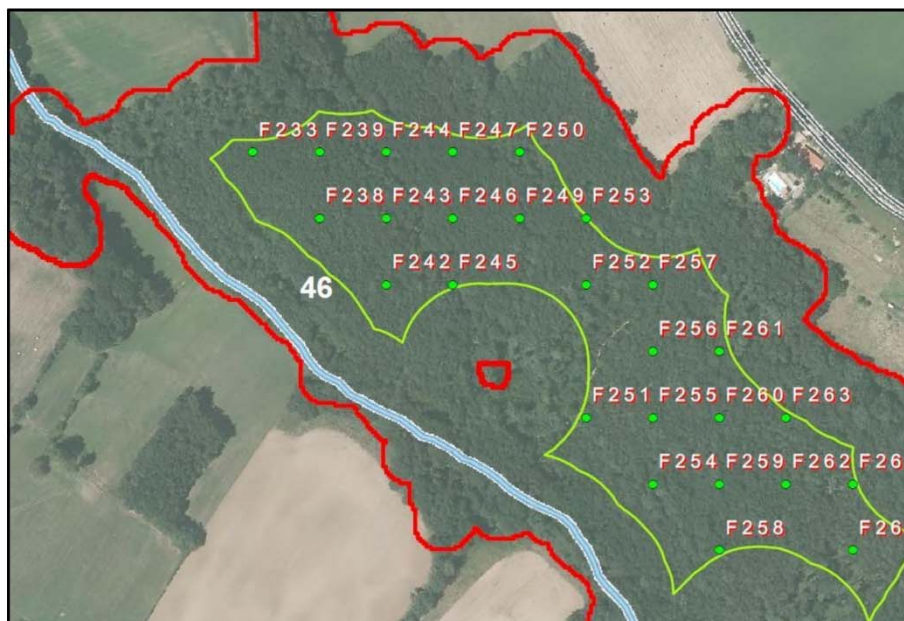


Figure 9. Maillage de points sur la partie interne du bois en prévision des visites de placettes potentielles.

4. Deuxième visite des bois restants

Les 18 bois restants ont été à nouveau visités afin de décrire les placettes situées sur les points des mailles dans le bois et le long de leurs lisières. Une placette est constituée d'un arbre cible et de ses voisins dont les houppiers sont à moins de 3 m du houppier de l'arbre désigné (Figure 10). A proximité de chaque point défini et localisé par le GPS, on recherche un chêne cible adulte, sain et dans l'étage dominant. La sélection des arbres selon leur état physiologique et leur stade de développement a été appuyée par les critères développés dans la méthode ARCHI de Drénou et al. (2012). Ainsi, les individus choisis ont un état physiologique comparable et sont sans risque pour les grimpeurs lors de la campagne de récolte des échantillons de feuilles. Un inventaire des arbres voisins et des mesures dendrométriques ont ensuite été réalisées. Selon la taille du bois, 3 à 5 placettes pour chaque modalité (pluri- ou monospécifique, en lisière et milieu de bois) ont été décrites dans chaque bois.

- ↪ 293 placettes ont été décrites.
- ↪ Ces placettes comprennent 2964 arbres voisins.
- ↪ 23 jours à 2 personnes ont été nécessaires pour cette deuxième opération de terrain.

A ce stade, la phase de recherche et de description des placettes est terminée. L'échantillon retenu correspond à l'objectif initial souhaité en nombre et en représentativité. Il servira de support pour la récolte et l'évaluation des dégâts sur houppier occasionnés par les insectes herbivores. La suite des travaux n'est pas décrite dans cet article.

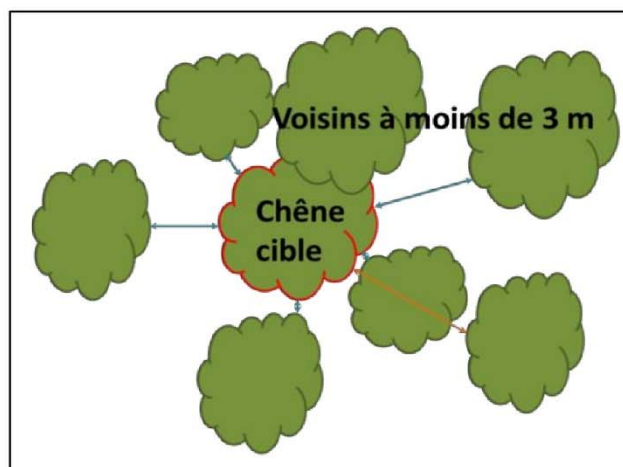


Figure 10. Représentation schématique d'une placette : un chêne cible est entouré par ses voisins directs dont le houppier se trouve à moins de 3 m du houppier cible. Les distances inférieures à 3 m sont signalées en bleu, en orange pour des houppiers au-delà des 3 m.

Bilan des coûts homme/jour et discussion

Le bilan est récapitulé dans le **Tableau 1**. Globalement, le temps total nécessaire sur le terrain de 68 journées réalisées par une personne (h/J) a été légèrement inférieur au temps total d'investissement humain pour le SIG (71h/J). Cependant leur répartition est différente entre la phase de sélection des bois et de sélection des placettes : l'essentiel du travail dans le SIG (69h/J) a été consacré à la recherche des bois (digitalisation, extraction, croisement des couches, etc.) alors que le temps de terrain a surtout été consacré à la recherche et à la description des placettes (46h/J).

Si l'on veut néanmoins faire une comparaison quantitative des deux méthodes, on constate que la prospection des bois sur le terrain nécessite plus de temps que le SIG. Par exemple, les 42 bois prospectés lors de la première visite ont demandé 22 h/J, ce qui représente 1,9 bois/personne/jour. Lors de l'étape précédente de sélection par SIG des bois compris entre 14 et 50 ha, les 70 bois ont été traités en 6 h/J, ce qui représente 11,7 bois/personne/jour.

On constate à travers ces deux exemples que le SIG permet un gain de temps important, d'autant plus que nous n'avons pas tenu compte dans nos calculs du temps de travail de digitalisation et d'identification des bois anciens obtenus pour le projet d'étude précédent (Lopez, 2012). En ce qui nous concernait, nous avons pu traiter 6 fois plus de bois sur des périodes équivalentes avec le SIG. Cet outil est parfaitement adapté pour sélectionner des objets d'études à condition qu'ils soient géoréférencés et extractibles depuis les couches de données mises à dispositions par les services spécialisés (BD ORTHO de l'IGN, carte géologique du BRGM...) ou internes (cartes des usages anciens des sols réalisées par l'INRA). Il est également précieux pour réaliser les documents tels que des cartes et plans à emmener sur le terrain.

Si ces données de base sont souvent disponibles sur la majeure partie du territoire, elles ne correspondent pas forcément à l'année de l'étude en cours. Cela est notamment le cas des photographies aériennes de la BD ORTHO® que l'IGN met à disposition, par exemple en 2014, les informations disponibles datent de 2010. Quant aux éléments boisés, les données sont souvent bien plus anciennes que leur état actuel. Un autre exemple qui ne concerne pas notre étude et qui justifie que le SIG ne soit pas une méthode exclusive, est le registre

parcellaire graphique (RPG). Celui-ci est une couche du SIG permettant l'identification des parcelles agricoles suite aux déclarations PAC⁶. Cependant, elle n'est disponible que l'année n+1.

Bien que le SIG aide significativement le personnel de terrain, cet outil ne peut actuellement pas supplanter le travail *in situ*. En effet, la dernière étape de description des placettes non présentée dans ce papier a également été fastidieuse. Elle est indispensable pour la description des placettes forestières à un niveau de précision qu'il n'est pas possible d'atteindre dans le SIG. Les méthodes actuelles de télédétection d'éléments naturels tels qu'un arbre dans le peuplement et l'identification de son essence sont en plein développement (Boureau, 2008 ; Guyon, 2013) mais ne sont pas encore opérationnelles à une échelle suffisamment fine pour nos besoins. Il en va de même avec les SIG embarqués, tels que les tablettes ou PC durcis. Ils présentent de réels avantages de portabilité mais leur utilisation dans les conditions rencontrées (forte luminosité, nécessité d'autonomie sans recharge) n'est pas vraiment adéquate.

Tableau 1. Synthèse des coûts Homme/Jour lors des différentes étapes de préparation de l'échantillon de bois.

	Échelle spatiale	Type de sélection à réaliser	Effectif de départ	Effectif retenu	Technique utilisée		Nombre d'h/j	
					SIG	Terrain	SIG	Terrain
Sélection des bois	Secteurs d'études	Eléments boisés (bois , haies, arbres isolés)	2658	461	oui	non	63	0
		Bois compris entre 15 et 50 hectares	461	70	oui	non		0
		Bois compris entre 14 et 50 hectares	70	42	oui	non	6	22
		Bois comportant des zones monospécifiques et pluri spécifiques	42	20 puis 18	non	oui	0	
Sous total:							69 h/j	22 h/j
Sélection des placettes	Bois et placettes							
		Placettes	8000 points potentiels	293	non	oui	2	46
Total :							71 h/j	68h/j

Conclusion

Ce type de plan d'échantillonnage réalisé sur trois secteurs d'étude comprenant initialement 2658 éléments boisés et 8000 placettes potentielles aurait été long à réaliser sans le recours au SIG. Les 18 bois et les 293 placettes finalement retenus selon le protocole de recherche ont représenté un investissement en temps

⁶ Déclaration PAC (politique agricole commune) : les agriculteurs doivent déclarer annuellement les cultures réalisées sur leurs parcelles agricoles pour pouvoir bénéficier d'aides publiques.

équivalent à un ¼ de temps plein annuel pour une personne. Le temps investi a toutefois été capitalisé puisque cette étude étant réalisée sur un atelier pérenne (et en projet d'intégration d'une zone atelier PYGAR), toutes les données de cartographie et placettes décrites pourront être utilisées pour des travaux ultérieurs. Cependant, sans le SIG, la phase de sélection des bois aurait été beaucoup plus longue. La comparaison de deux étapes de sélection illustre bien les différences de résultats entre l'utilisation du SIG et les visites sur le terrain. Le SIG ne fait pourtant pas tout, la prospection sur le terrain est nécessaire et ces deux méthodes sont complémentaires. La méthode informatique fait gagner du temps dans la phase de recherche initiale mais le travail de terrain demeure nécessaire pour valider les sites et identifier les essences d'arbres. L'amélioration en cours des capteurs embarqués sur les satellites, les avions ou à présent sur les drones permettent d'envisager des tailles d'échantillonnage encore plus importantes.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Sylvie Ladet pour sa contribution à ce travail expérimental et la relecture de l'article. Bruno Dumora, Brigitte et l'équipe de grimpeurs de l'Unité expérimentale Entomologie et Forêt Méditerranéenne (INRA) d'Avignon ont également contribué à cette étude et nous les en remercions. Ces travaux rentrent dans le cadre du projet FunDiv Europe et nous remercions le 7^è programme cadre de l'Union européenne (FP7/2007-2013) sous accord de subvention n°265171 qui a permis de financer cette étude.

Références bibliographiques

Altieri MA (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric Ecosyst Environ* **74**: 19-31.

Alignier (2010) Distribution des communautés végétales sous l'influence des lisières forestières dans des bois fragmentés. Thèse de Doctorat de l'Université de Toulouse.

Alignier A, Chevalier R, Alard D, Corcket E (2013) Effets de lisière sur la diversité des communautés végétales dans différents paysages forestiers. Colloque ECOVEG à Tours (FRA) 2013. 22 p. Poster.

Andrieu E (2013) Reconstitution de l'histoire méconnue de la gestion de la petite forêt privée. *Les Cahiers de Framespa* (13).

Boureau JG (2008) *Manuel d'interprétation des photographies aériennes infrarouges - Application aux milieux forestiers et naturels*. Edition Inventaire Forestier National. 268p.

Drénou C, Bouvier M, Lemaire J (2012) La méthode de diagnostic ARCHI, application aux chênes pédonculés dépérissants. *Forêt-entreprise* 200: 4-15.

ESRI (2012) *Using ArcGis for Desktop version 10.2: The geographic information system for everyone*. Redlands: Environmental Systems Research Institute, Inc.

Favre C, Granier E, Cosserat-Mangeot R, Bachacou J, Dupouey J-L (2011) *Digitalisation des cartes anciennes, Manuel pour la vectorisation de l'usage des sols et le géoréférencement de la carte d'État-major*. INRA, Nancy, 40 p.

Guyon D (2013) Illustration des applications de la télédétection – Observations optiques et forêt. Séminaire télédétection, prospective Inra à Bordeaux (FRA) 2013. 21p. Poster.

Jactel H, Brouckhoff EG (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecol Lett* **10**: 835-848.

Lopez J (2012) Elaboration du projet SIG du projet DISTRAFOR pour le site Coteaux. Rapport d'activités internes pour le contrat DISTRAFOR (Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame forestière). 35 p.

Ladet S, Lopez J, Grel A, Valladares L, Brin A (2013) Cartographie historique : outil clé pour caractériser la continuité temporelle. Application à des travaux en écologie forestière. *In*: Actes de la Conférence internationale de géomatique et d'analyse spatiale 2013 : 139-154.

Moser D, Zechmeister HG, Plutzer C, Sauberer N, Wrzka T, Grabherr G (2002) Landscape patch shape complexity as an effective measure for plant species richness in rural landscapes. *Landscape Ecology* 17: 657-669.

Annexe 2

Liste des publications et communications associées à ce travail de thèse

Publiées :

Baeten L, Verheyen K, Wirth C, Bruelheide H, Bussotti F, Finér L, Jaroszewicz B, Selvi F, Valladares F, Allan E, Ampoorter E, Auge H, Avăcăriei D, Barbaro L, Bărnaoia I, Cristina C, Bastias CC, Jürgen Bauhus J, Carsten Beinhoff C, Raquel Benavides R, Adam Benneter A, Sigrid Berger S, Felix Berthold F, Johanna Boberg J, Damien Bonal D, Wolfgang Brüggemann W, Monique Carnol M, Bastien Castagneyrol B, Yohan Charbonnier Y, Ewa Chećko, David Coomes D, Andrea Coppi A, Eleftheria Dalmaris E, Gabriel Dănilă G, Seid M. Dawud SM, Wim de Vries W, Hans De Wandeler H, Deconchat M, Domisch T, Duduman G, Fischer M, Fotelli M, Gessler A, Gimeno TE, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hantsch L, Hättenschwiler S, Hector A, Hermy M, Holland V, Jactel H, Joly FX, Jucker T, Kolb S, Koricheva J, Lexer MJ, Liebergesell M, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Nichiforel L, Pollastrini M, Proulx R, Rabasa S, Radoglou K, Ratcliff S, Raulund-Rasmussen K, Seiferling I, Stenlid J, Vesterdal L, von Wilpert K, Zavala MA, Zielinski D, Scherer-Lorenzen M (2013) A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15:281-291

Burnel L, Gauthier G, Willm J, Heintz W, Guyot V (2014) Sélection de placettes forestières à l'échelle d'un territoire : complémentarité entre système d'information géographique et approches sur le terrain. *Le Cahier des Techniques de l'INRA* 82:1-14

Guyot V, Castagneyrol B, Vialatte A, Deconchat M, Selvi F, Bussotti F, Jactel H (2015) Tree diversity limits the impact of an invasive forest pest. *PLoS ONE* 10:e0136469

Soumises/En révision :

Guyot V, Castagneyrol B, Vialatte A, Deconchat M, Jactel H. Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe. *Soumise dans Biology Letters*

Pollastrini M, Feducci M, Bonal D, Fotelli M, Gessler A, Grossiord G, Guyot V, Jactel H, Nguyen D, Radoglou K, Bussotti F. Physiological significance of forest tree defoliation: results from a survey in a mixed forest in Tuscany (Central Italy). *Soumise dans Forest Ecology and Management*

En préparation :

Guyot V, Jactel H, Imbaud B, Castagneyrol B, Deconchat M, Vialatte A. Associational resistance at forest edges. *En preparation pour Journal of Applied Ecology*

van der Plas F, Manning P, Allan E, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Wirth C, Zavala MA, Hector A, Ampoorter E, Baeten L, Barbaro L, Bauhus J, Benavides R, Benneter A, Berthold F, Bonal D, Bouriaud O, Bruelheide H, Bussotti F, Carnol M, Castagneyrol B, Charbonnier Y, Coomes D, Coppi A, Bastias CC, Dawud SM, De Wandeler H, Domisch T, Finér L, Gessler A, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Joly FX, Jucker T, Koricheva J, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Pollastrini M, Raulund-Rasmussen K, Selvi F, Stenlid J, Valladares F, Vesterdal L, Zielinski D, Fischer M. « Jack-of-all-trades » effects drive biodiversity-ecosystem multifunctionality relationships. *En préparation pour Nature communication*

van der Plas F, Soliveres S, Manning P, Allan E, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Wirth C, Zavala MA, Ampoorter E, Baeten L, Barbaro L, Bauhus J, Benavides R, Benneter A, Bonal B, Bouriaud O, Bruelheide H, Bussotti F, Carnol M, Castagneyrol B, Charbonnier Y, Coomes D, Coppi A, Bastias CC, Dawud SM, De Wandeler H, Domisch T, Finér L, Gessler A, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Joly FX, Jucker T, Koricheva J, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Pollastrini M, Ratcliffe S, Raulund-Rasmussen K, Selvi F, Stenlid J, Valladares F, Vesterdal L, Zielinski D, Fischer M. Biotic homogenization is more detrimental than local species loss for landscape-scale forest multifunctionality. *En préparation pour Ecology Letters*

Communication :

Guyot V (2014) Tree diversity limits the impact of an invasive forest pest, *Dryocosmus kuriphilus*. Communication orale, BSE-SFE annual meeting 2014, Lille (FRA)

INDEX DES FIGURES

Figure 1 : Facteurs affectant la biodiversité, les fonctions et services des écosystèmes.....	5
Figure 2 : Attaque de processionnaire du pin.....	7
Figure 3 : Défoliation moyenne des arbres sur le territoire européen.....	8
Figure 4 : Evolution de la défoliation des essences les plus communes en Europe enregistrée sur 20 ans.....	9
Figure 5 : Illustration de différentes guildes d'insectes défoliateurs	11
Figure 6 : Hypothèses de résistance et de susceptibilité par association	15
Figure 7 : Schéma d'une parcelle exploratoire.....	26
Figure 8 : Exemple de carte d'une parcelle.....	28
Figure 9 : Représentation d'un bois sur fond de carte IGN	43
Figure 10 : Carte de localisation du site d'étude des vallées et coteaux de Gascogne.....	44
Figure 11 : Vue aérienne d'un bois	46
Figure 12 : Vue de dessus des houppiers de l'arbre focal entouré de ses voisins.....	47
Figure 13 : Représentation des houppiers notables et non-notables	49
Figure 14 : Sous-ensembles du houppier pour l'évaluation des différents symptômes	51
Figure 15 : Différentes techniques de récolte du feuillage	52
Figure 16: Relationship between mean percent of broadleaved tree defoliation per plot and tree species richness in mature European forests	62
Figure 17: Species-specific and country-specific responses of defoliation to tree species richness.....	63
Figure 18: Illustration of the four modalities of the sampling design: pure plot at forest edge and interior, mixed plot at forest edge and interior	72
Figure 19: Effect of plot diversity (pure vs. mixed) and plot position (edge vs. interior) on focal oak tree crown defoliation.....	75
Figure 20: Effect of plot diversity (tree species richness) and plot position (edge vs. interior) on focal oak tree crown defoliation.....	77
Figure 21: Relationship between total defoliation by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> and tree species richness at the plot level.....	94
Figure 22: Relationship between total defoliation by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> and chestnut tree apparency at the neighborhood level.....	95
Figure S1: Schematic representation of a <i>Castanea sativa</i> crown damaged by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> galls.....	99
Figure S2: Relationship between total defoliation by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> and tree species richness at the plot level.....	106
Figure S3: Relationship between total defoliation by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> and tree species richness at the plot level.....	107
Figure 23 : Effet de la diversité forestière sur les taux de défoliation de houppier d'arbres répartis selon un gradient climatique sur le territoire européen.....	111
Figure 24 : Rôles potentiels de la diversité d'un peuplement forestier sur la régulation des insectes défoliateurs suivant les trois principales étapes de leur dynamique de colonisation (localisation, exploitation, expansion)	113
Figure 25 : Effet de la richesse spécifique du voisinage direct de chênes cibles sur les relations entre insectes défoliateurs endophages	116

INDEX DES TABLEAUX

Tableau 1 : Nombre de parcelles par type de mélange pour chaque site exploratoire et nombre total d'arbres à échantillonner par site.	26
Tableau 2 : Définition des classes de notes d'intensité de défoliation pour l'évaluation de l'état du houppier.	49
Tableau 3 : Définition et illustration des classes de notes d'intensité pour l'évaluation de la surface endommagée sur feuilles.	53
Table 4: List of focal tree species assessed for insect damage along gradients of tree species richness in six European regions.	61
Table S1: Result of model comparison for testing the effect of four forest diversity and composition variables on mean defoliation in broadleaved species.	65
Table 5: Characteristics of study sites with number of sampled forest patches, experimental plots and neighbouring trees.	71
Table 6: Final selection of best linear mixed models testing the effect of plot diversity (pure vs. mixed) and plot position (edge vs. interior) on focal oak defoliation (T_D)	76
Table 7: Final selection of best linear mixed effects models testing the effect of plot diversity (tree species richness) and plot position (edge vs. interior) on focal oak defoliation (T_D)	78
Table S2: Mean values for crown defoliation and insect guilds assessment	81
Table S3: Pearson correlation coefficients between percentage of crown defoliation (visually assessed) and each guild variable	81
Table 8: Characteristics of chestnut plots and trees sampled along the gradient of tree species richness.....	89
Table 9: Results of model selection for the analyses of total defoliation by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> on chestnut trees in forests with increasing tree species diversity	93
Table S4: Damage caused by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> assessed on 70 <i>Castanea sativa</i> and explanatory variables calculated at plot and neighborhood levels	101
Table S5: R syntax for each mixed model used in the model comparison method based on Akaike's information criterion	104
Table S6: Results of model selection for the analyses of total defoliation by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> on chestnut trees in forests with increasing tree species diversity	105