

N° d'ordre : 4558



# THÈSE

PRÉSENTÉE A

**L'UNIVERSITÉ BORDEAUX 1**

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENT

Par Bastien CASTAGNEYROL

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : ECOLOGIE FONCTIONNELLE, EVOLUTIVE ET DES COMMUNAUTES

ROLES FONCTIONNELS ET STRUCTURELS DE LA BIODIVERSITE SUR LES  
COMMUNAUTES D'INSECTES ET L'HERBIVORIE ASSOCIEE : UNE APPROCHE  
EXPERIMENTALE

Directeur de recherche : Hervé JACTEL

Soutenue le : 13 juillet 2012

Devant la commission d'examen formée de :

M. BATTISTI, Andrea	Professeur	Université de Padou	Rapporteur
M. GREGOIRE, Jean-Claude	Professeur	Université Libre de Bruxelles	Rapporteur
M. ALARD, Didier	Professeur	Université de Bordeaux	Examineur
M. MORIN, Xavier	Chargé de recherches	CNRS Montpellier	Examineur
M. DECONCHAT, Marc	Directeur de Recherches	INRA Toulouse	Examineur
M. JACTEL, Hervé	Directeur de recherches	INRA Bordeaux	Directeur



## Résumé

---

Les relations entre plantes et herbivores occupent une part importante des travaux concernant le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes. Les effets de la diversité des plantes sur les herbivores et la phytophagie se répartissent le long d'un *continuum* entre résistance et susceptibilité par association, ces deux concepts décrivant respectivement la réduction ou au contraire l'augmentation des dégâts causés par les herbivores avec la diversité des plantes dans les communautés végétales. Si de nombreux travaux menés dans différents écosystèmes suggèrent que la résistance par association est plus fréquente que la susceptibilité par association, les mécanismes sous jacents restent discutés et semblent dépendre de la plus ou moins grande spécialisation des herbivores et de l'identité des espèces végétales associées. En particulier deux questions se posent : ❶ quel est l'effet de la diversité des plantes sur la diversité des insectes, et principalement sur les insectes herbivores ? ❷ Quelle composante de la diversité des plantes explique le mieux la résistance et la susceptibilité par association ?

La méta-analyse présentée dans cette thèse montre que la diversité des animaux augmente avec la diversité des plantes, quels que soient les écosystèmes et les taxons considérés. Dans le cas des Arthropodes, la richesse spécifique des herbivores est mieux corrélée à la richesse spécifique des plantes que celle des prédateurs. De plus, la diversité des herbivores augmente plus rapidement que la diversité des prédateurs avec la diversité des plantes. Ces observations soulèvent un paradoxe : si la diversité des herbivores augmente avec celle des plantes, comment expliquer les nombreux cas où la phytophagie diminue (résistance par association) ?

Cette question a fait l'objet d'une approche expérimentale centrée sur le chêne pédonculé et fondée sur la manipulation de la diversité spécifique et génétique des essences forestières. Il en ressort que ces deux niveaux de diversité ont des effets contrastés sur la phytophagie. Les dégâts causés par les insectes herbivores généralistes tendent à augmenter avec la diversité génétique chez leur hôte (susceptibilité par association), alors que les spécialistes ne répondent pas à la diversité génétique chez le chêne. Au contraire, la diversité spécifique est à l'origine d'une résistance par association pour les herbivores spécialistes mais elle est sans effet sur les généralistes. Un autre résultat original émerge des travaux présentés dans cette thèse : les effets de la diversité des plantes sur les insectes herbivores et leurs dégâts s'exprimeraient principalement à l'échelle locale – celle d'un arbre et de ses voisins immédiats – au travers de « l'apparence » des arbres, une variable conditionnée par leur taille et celle de leurs voisins.

La prise en compte de la spécialisation des insectes herbivores et des différentes composantes de la diversité des arbres contribue donc à une meilleure compréhension des mécanismes impliqués dans la résistance et la susceptibilité par association des forêts mélangées.

**Mots clés :** Biodiversité ● Herbivorie ● Insectes ● Généralistes ● Spécialistes ● Mineuses ● Résistance par association ● Susceptibilité par association ● *Quercus robur* ● Méta-analyse

# ***Functional and structural consequences of plant diversity on insect communities and herbivory***

---

The relationship between biodiversity and ecosystem functioning remains a key issue in ecology. In particular it has been suggested that plant species diversity can trigger plant-insect interactions, ranging from associational resistance (higher herbivory in monocultures than in more diverse plant communities) to associational susceptibility (higher herbivory in plant mixtures).

Although it is now widely acknowledged that associational resistance is more frequent than associational susceptibility, the underlying mechanisms are still debated and seem to depend on herbivore specialization and plant species identity. To contribute to this debate we addressed two questions: ❶ What are the consequences of plant diversity for insect herbivore diversity? ❷ Which component of plant diversity better accounts for herbivory?

On the basis of a meta-analysis we show in this report that animal diversity significantly increase with increasing plant diversity, regardless of habitats or taxa. In arthropods, herbivores species richness increases more steeply with plant richness than predator richness. This result raises an apparent paradox: if herbivore diversity is positively correlated with plant diversity, why herbivory decreases with increasing plant diversity (associational resistance)?

To solve this paradox we developed an experimental approach focused on pedunculate oak and based on the manipulation of tree genetic and species diversity. We showed that generalist and specialist herbivores respond differently to the two levels of tree diversity. Herbivory by generalist herbivores significantly increased with oak genetic diversity (*i.e.* associational susceptibility) while specialist herbivores did not respond to the genetic diversity of their host tree. Conversely, tree species diversity triggered associational resistance to specialist insect herbivores but had no effect on generalists.

The novelty of this works also lies in the identification of a new mechanism that may account for associational resistance in tree species mixtures: host apparency. More apparent oak trees – those that are taller than their neighbours – are more prone to insect damage. Increasing tree species diversity comes together with higher probability of associating faster growing species (such as pine or birch) than can hide neighbouring oaks, reducing their apparency and then their susceptibility.

Our findings suggest that accounting for the diet breadth of insect herbivores and the different components of tree diversity can contribute to a better understanding of the mechanisms leading to associational resistance or susceptibility in mixed forests.

**Key words :** *Biodiversity* ● *Herbivory* ● *Insects* ● *Generalists* ● *Specialists* ● *Leaf miners* ● *Associational resistance* ● *Associational susceptibility* ● *Quercus robur* ● *Meta-analysis*

## *Laboratoire d'accueil*

---

INRA – Institut National de la Recherche Agronomique  
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



## Remerciements

---

« Je remercie aussi ma femme et ~~mon agent~~ [son argent]  
et surtout ma maman qui m'a fait si intelligent »

Pierre Perret

Après cette démonstration de modestie, soyons honnêtes et remercions qui de droit (toutes mes excuses par avance si l'ordre d'apparition fait quelques entorses à l'étiquette).

Merci à mes mécènes qui n'ont pas eu d'autre choix que de me faire confiance quand j'ai évoqué l'idée saugrenue d'étudier la (vraie) biologie, un domaine particulièrement riche en débouchés. Un merci sur les trois générations et leurs ramifications pour les soutiens tacites et exprimés.

Toujours parmi les mécènes, merci à mon principal financeur, Hervé, pour ne pas avoir compris ce à quoi il s'exposait quand il a accepté de me rencontrer pour discuter d'un possible stage de M2 ! Pas de forêt sans forestier. Merci donc pour le débroussaillage, les éclaircies et l'élagage, travaux parfois (souvent ?) fastidieux mais nécessaires pour produire quelque chose qui tienne la route.

Inge, si on ne l'avait pas, il faudrait l'inventer. Mais en serait-on capable ? Merci pour tout ce bon sens et cette rigueur toute anglo-saxonne qui ont pu me faire défaut. Merci aussi pour m'avoir initié aux papillons, libellules et autres demoiselles.

Catégorie remarques avisées sur les bêtes à cuticules et les bêtes à plumes, merci aux deux encyclopédies barbues que sont Dominique et Luc.

Restons dans les barbus. On me l'a assez souvent répété, je ne suis pas capable de tenir un outil sans me blesser. Aussi je suis bien obligé de remercier Fabrice pour son soutien technique et logistique. Merci aussi d'avoir essayé de me faire comprendre (en vain) la différence entre un clou, une vis et un écrou.

Pour le soutien et la culture, merci à mes petits colocataires de bureau (dans l'ordre d'apparition : Maïmiti, Brice, Jean-Sébastien, Guillaume). Comme ils ont été nombreux, un détail s'impose (ils se reconnaîtront). Merci pour avoir :

- partagé/supporté/toléré ma mauvaise humeur justifiée ou non et mes états d'âme,
- servi de référence et de *maître* étalon, capillarité exceptée,
- élargi mais horizons musicaux, même si je n'ai pas pu abandonner les fondamentaux (hélas ?),
- fait ressortir ce qu'il y avait de pire en moi et que j'avais réussi tant bien que mal à camoufler.





*Aux présents, aux absents*



## *Avant propos*

---

Avant d'entrer dans le vif du sujet, quelques précisions sur la signification du titre de cette thèse s'imposent. Les quelques questions qui suivent plantent le décor.

**Qu'est-ce que la biodiversité ?** Le terme se dévoile au grand public dans les années 80. C'est la version moderne de ce que les écologues et les biologistes au sens large appelaient la 'diversité biologique'. Derrière ce concept se cachent schématiquement trois niveaux d'organisation emboîtés. La biodiversité désigne ainsi la diversité des habitats et des écosystèmes (la diversité écologique), la diversité des espèces qui peuplent ces habitats (diversité spécifique) et la diversité des gènes qui caractérisent ces espèces (diversité génétique). Les entités qui constituent ces trois niveaux interagissent entre elles, à l'intérieur d'un même niveau d'organisation comme entre niveaux d'organisation. La composante interactive de la biodiversité (espèces/gènes/écosystèmes) fait partie intégrante de sa définition.

**Pourquoi s'intéresser à la biodiversité ?** Trois arguments majeurs peuvent être avancés pour justifier l'intérêt du public, du scientifique, et plus largement du citoyen, vis-à-vis de la biodiversité. ❶ La biodiversité actuelle est le résultat de l'histoire de la vie sur Terre, en ce sens, elle a un intérêt intrinsèque et patrimonial. ❷ La biodiversité constitue une ressource pour l'homme, qu'il s'agisse d'une ressource directement exploitable (alimentation, matériaux de construction...) comme d'une ressource optionnelle, non encore décrite (de nombreux composés naturels utilisables pour la pharmacologie sont très probablement présents dans la canopée des forêts équatoriales). ❸ La biodiversité est le support des services écosystémiques (croissance des végétaux, protection des sols, régulation du cycle de l'eau...). Ce point sera décrit de manière plus approfondie par la suite. Disons simplement que la biodiversité est plus ou moins le moteur qui fait tourner la 'machine écosystème'.

**Pourquoi s'intéresser aux forêts ?** Pour les mêmes raisons qui justifient l'intérêt à apporter à la biodiversité : la forêt est une source de biens (matériaux de construction), de services (protection des sols contre l'érosion) et de loisirs (chasse). Les forêts ont donc un intérêt économique, écologique et culturel.

**Et pourquoi les insectes ?** Parce que les insectes représentent près de la moitié des espèces vivantes décrites à ce jour et que l'on compte parmi eux d'une part un grand nombre d'espèces dites nuisibles qui entrent en conflit avec l'intérêt économique des forêts et d'autre part un nombre tout aussi grand, sinon plus, d'insectes capables de réguler l'impact de ces espèces nuisibles.

Ceci posé, voici une traduction (possible) du titre de cette thèse : en quoi la diversité génétique et spécifique des arbres peut-elle contribuer à contrôler l'impact négatif qu'ont les insectes herbivores sur la valeur économique des forêts.



---

# Sommaire

---

1. Des plantes et des insectes : pourquoi s'intéresser aux effets de la biodiversité sur les dégâts causés aux plantes par les insectes herbivores ? .....	15
1.1. La biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes continentaux.....	17
1.1.1. Biodiversité et productivité.....	17
1.1.2. Biodiversité et stabilité des écosystèmes .....	20
1.2. La diversité des plantes : une assurance contre la phytophagie (?) .....	23
1.2.1. Biodiversité, plantes et herbivores : un paradoxe .....	23
1.2.2. La diversité des plantes : barrière ou tremplin pour les herbivores ? .....	26
1.2.3. L'ennemi de mon ennemi est mon ami : diversité des plantes et interactions tritrophiques.....	30
1.2.4. Résistance ou susceptibilité par association : où en est on aujourd'hui ?.....	31
1.3. Changement d'échelle : les gènes des écosystèmes.....	33
1.3.1. Les gènes des écosystèmes .....	33
1.3.2. Des gènes aux fonctions.....	37
1.3.3. Entre les gènes et les espèces : diversités fonctionnelle et phylogénétique.....	37
1.4. Problématique de la thèse et système d'étude .....	39
1.4.1. Enjeux et problématiques de la thèse.....	39
1.4.2. Choix méthodologiques.....	42
1.5. Références du chapitre 1.....	45
2. Quand la biodiversité augmente avec la biodiversité .....	53
2.1. Contexte de l'article .....	55
2.2. Unravelling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis.....	56
2.2.1. Introduction.....	56
2.2.2. Materials and methods .....	58
2.2.3. Results .....	62
2.2.4. Discussion .....	67
2.3. Références du chapitre 2.....	71
3. Effets de la diversité spécifique des arbres sur la phytophagie .....	75
3.1. Contexte de l'article .....	77
3.2. Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory.....	78
3.2.1. Introduction.....	78
3.2.2. Materials and methods .....	80
3.2.3. Results .....	87

3.2.4.	Discussion .....	92
3.3.	Références .....	95
4.	Diversité génétique et susceptibilité par association chez le chêne pédonculé .....	101
4.1.	Contexte de l'article .....	103
4.2.	Genetic diversity increases insect herbivory on oak saplings .....	104
4.2.1.	Introduction.....	104
4.2.2.	Materials and methods .....	106
4.2.3.	Results .....	113
4.2.4.	Discussion.....	117
4.3.	Références du chapitre 4.....	121
5.	Discussion générale et perspectives .....	127
5.1.	Réponse de la phytophagie à la diversité des plantes, mais quelle diversité ? .....	129
5.1.1.	De la diversité des herbivores à la phytophagie .....	129
5.1.2.	Différentes réponses de la phytophagie à la diversité génétique et spécifique .....	132
5.1.3.	Vers une nouvelle approche : la diversité phylogénétique.....	138
5.2.	Comment la diversité des plantes influence-t-elle la phytophagie ?.....	139
5.2.1.	Cache-cache entre variables : diversité, composition et traitements cachés.....	139
5.2.2.	Diversité et apparence des plantes comme déterminant de la phytophagie.....	140
5.2.3.	Colonisation différentielle ou survie différentielle ?.....	142
5.3.	Tous les herbivores ne répondent pas de la même manière à la diversité des plantes : approches spécifique, fonctionnelle et symptomatique .....	143
5.3.1.	Les relations plantes-insectes : duel ou champ de bataille ?.....	144
5.3.2.	De la taxonomie à l'approche fonctionnelle : érosion des savoirs ou avancée conceptuelle ? .....	146
5.4.	« Le temps ne fait rien à l'affaire... ».....	151
5.4.1.	« Pour faire un arbre, Dieu que c'est long ».....	152
5.5.	Et maintenant ? Perspectives pour la santé des forêts de demain.....	156
5.5.1.	Amélioration des arbres ou amélioration des assemblages d'espèces ?.....	156
5.5.2.	Vers une meilleure prise en compte de la diversité des arbres dans la gestion des forêts	158
5.6.	Références du chapitre 5.....	162
6.	Annexes .....	173
7.	Références bibliographiques .....	201



## CHAPITRE 1

---

1. Des plantes et des insectes : pourquoi s'intéresser aux effets de la biodiversité sur les dégâts causés aux plantes par les insectes herbivores ?

---





## 1.1. La biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes continentaux

Du fait de la photosynthèse qui constitue le point d'entrée de l'énergie et de la matière dans les réseaux trophiques, les producteurs primaires jouent un rôle prépondérant dans le fonctionnement des écosystèmes continentaux. Au sens large, le fonctionnement des écosystèmes recouvre deux composantes principales : la dynamique des flux de matière et d'énergie au sein des compartiments trophiques, et la stabilité des compartiments et des flux de matière et d'énergie qui les connectent (Diaz and Cabido 2001).

Ce rôle prépondérant que jouent les végétaux dans le fonctionnement des écosystèmes au travers de la production de biomasse est rapporté dès 1859 par Darwin dans *L'origine des espèces* :

*“It has been experimentally proved that if a plot of ground be sown with one species of grass, and a similar plot be sown with several distinct genera of grasses, a greater number of plants and a greater weight of dry herbage can thus be raised.”*

Depuis les travaux fondateurs de Darwin (Hector and Hooper 2002), un grand nombre de travaux expérimentaux ont contribué à démontrer l'importance de la diversité des producteurs primaires pour le fonctionnement des écosystèmes (Siemann et al. 1998, Knops et al. 1999, Cardinale et al. 2011, Haddad et al. 2011).

Parmi les propriétés des écosystèmes, leur capacité à produire de la biomasse est celle qui a reçu le plus large intérêt de la communauté scientifique. Aussi, la plupart des concepts associés à la relation biodiversité-fonctionnement des écosystèmes ont été initialement développés à part de l'étude expérimentale de l'effet de la diversité des plantes sur la production de biomasse. Dans un premier temps, cet aspect particulier du fonctionnement des écosystèmes sera développé de manière à introduire un certain nombre de notions essentielles à la compréhension des enjeux et des choix méthodologiques qui seront abordés par la suite. Ces concepts seront ensuite utilisés dans le cadre des relations plantes-insectes.

### 1.1.1. Biodiversité et productivité

---

#### a) Richesse spécifique ou composition ?

La question de la relation entre diversité des végétaux et productivité des écosystèmes a stimulé de nombreuses recherches au cours des trois dernières décennies (Hector et al. 1999, Tilman et al. 2001, Cardinale et al. 2011). Plusieurs dispositifs expérimentaux ont été installés avec une constante : des communautés synthétiques de plantes ont été mises en place en contrôlant à la fois la richesse spécifique, la densité et l'identité des espèces associées dans ces communautés. Près de 75 % de ces approches ont été menées en milieu prairial ou agricole (Cardinale et al. 2011). La mesure régulière de la production primaire le long d'un gradient de diversité des plantes a permis d'établir que, dans ces écosystèmes, la productivité

primaire est positivement corrélée avec la diversité des végétaux (Hector et al. 1999, Tilman et al. 2001, Roscher et al. 2005, Cardinale et al. 2011). La relation entre diversité des plantes et production de biomasse végétale a également été vérifiée dans les écosystèmes forestiers où la diversité des essences associées favorise la croissance des arbres (Potvin and Gotelli 2008) et par là même la production de biomasse (Vila et al. 2007, Paquette and Messier 2010, Morin et al. 2011). Dans une récente méta-analyse, Cardinale et al. (2011) ont recensé l'ensemble des études ayant manipulé la diversité des producteurs primaires et comparé la productivité de parcelles mixtes (associant plusieurs espèces) à celle de parcelles monospécifiques (monocultures). Il ressort de leur étude que la productivité est en moyenne 1.43 plus élevée dans les parcelles plurispécifiques que dans les monocultures.

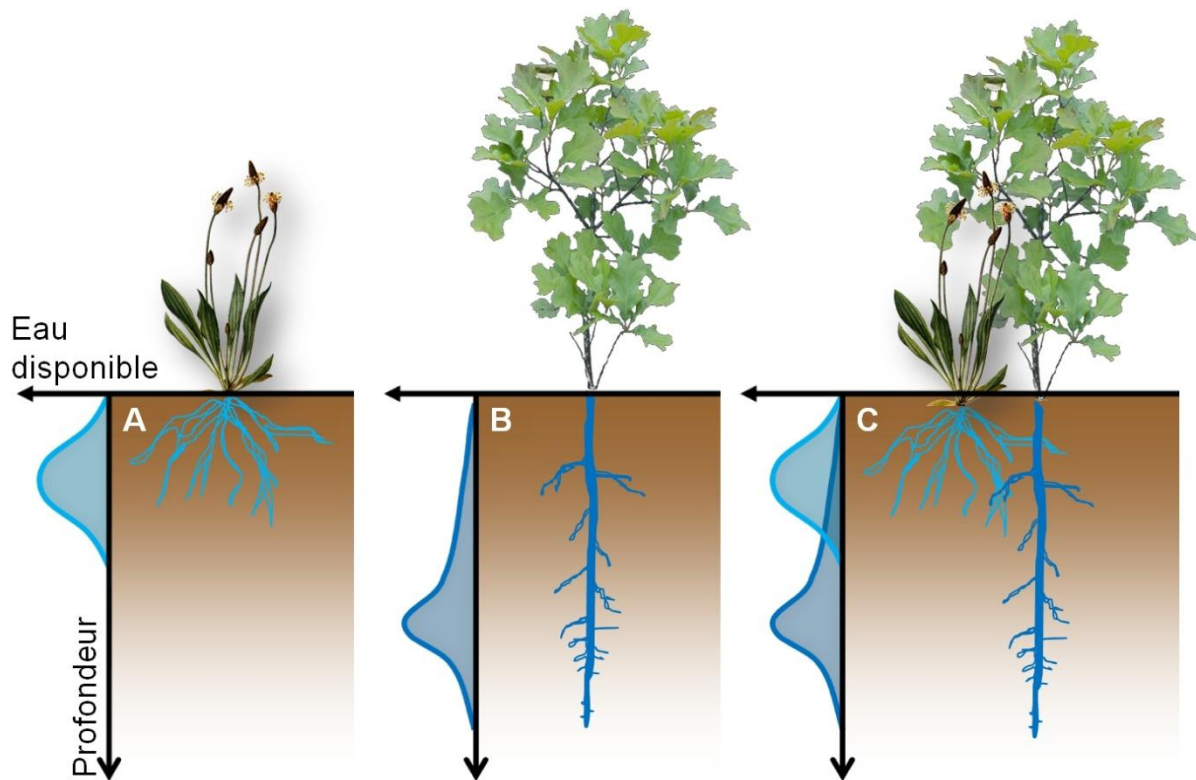
Toutes les espèces végétales ne sont pas équivalentes du point de vue de leurs caractéristiques biologiques, physiologiques et écologiques. On qualifie de *traits fonctionnels* les propriétés mesurables des organismes ayant une influence sur leurs performances individuelles (traits fonctionnels de réponse) et/ou sur le fonctionnement des écosystèmes (traits fonctionnels d'effets) (Diaz and Cabido 2001). Les espèces répondant de la même manière aux variables environnementales et/ou ayant des effets similaires sur les processus écosystémiques sont regroupées au sein de *groupes fonctionnels* (Hooper et al. 2005). Par exemple, la capacité des végétaux à fixer ou non l'azote atmosphérique est un trait fonctionnel d'effet ; l'ensemble des fixateurs d'azote contribuent à l'enrichissement du sol en azote et sont regroupés au sein d'un même groupe fonctionnel. De la même manière qu'il a été montré que la productivité augmente avec la richesse spécifique, productivité et nombre de groupes fonctionnels associés sont également positivement corrélés (Tilman et al. 1997a, Cadotte et al. 2009).

## b) Complémentarité ou coup de chance ?

Trois principaux mécanismes ont été proposés pour expliquer la relation entre diversité et productivité : la complémentarité d'utilisation de la ressource, la facilitation et l'effet de sélection, ces trois mécanismes n'étant pas nécessairement exclusifs. Derrière ces concepts se cache la question de l'identité des espèces associées : l'augmentation de la productivité primaire avec le nombre d'espèces de plantes s'explique-t-elle par la richesse spécifique en soi ou est-elle dépendante de la composition qualitative des communautés végétales ?

Il a été proposé que l'augmentation de la productivité primaire avec la richesse spécifique observée dans les travaux expérimentaux puisse n'être que le résultat d'un effet d'échantillonnage (Huston 1997) : si les communautés diversifiées sont constituées à partir d'un sous ensemble aléatoire d'espèces parmi celles présentes dans les monocultures, et que certaines espèces sont intrinsèquement plus productives que d'autres (parce que fixatrices d'azote par exemple), alors l'augmentation de la productivité avec la richesse spécifique peut être le simple résultat de la plus grande probabilité d'inclure ces espèces particulièrement productives dans les mélanges d'espèces. La critique émise par Huston (1997) a largement stimulé les recherches sur les bases mécanistes de la corrélation positive entre diversité et productivité (e.g. Loreau and Hector 2001, Cardinale et al. 2006, Cardinale et al. 2007, Hector et al. 2007).

Par ailleurs, le concept de niche écologique décrit la manière qu'à une espèce d'exploiter son environnement (voir Devictor et al. 2010 pour une synthèse). Lorsque deux espèces exploitent la même ressource de la même manière, la plus efficace dans l'exploitation de cette ressource tend à éliminer l'autre (exclusion compétitive). Au contraire, deux espèces peuvent exploiter la même ressource, mais de manière complémentaire. Le principe de complémentarité de la ressource prédit que dans une communauté associant plusieurs espèces exploitant des ressources différentes ou les mêmes ressources, mais de manière différente, une plus grande proportion de la ressource totale disponible dans l'écosystème peut être exploitée, permettant alors une meilleure productivité de l'ensemble la communauté (Tilman et al. 1997b, Tilman 1999, Verheyen et al. 2008). Le principe de l'utilisation complémentaire de la ressource est présenté schématiquement sur la Figure 1. La ressource en eau et en nutriments est par exemple mieux exploitée dans une communauté associant deux espèces n'explorant pas la même portion de sol avec leurs racines (Figure 1 C) que dans les deux monocultures correspondantes (Figure 1 A et B).



**Figure 1 : L'utilisation complémentaire de la ressource par deux plantes. A-B : Monocultures. C. Communauté associant les deux espèces présentes en A et B.** Pour chaque cartouche, la courbe bleue représente la quantité d'eau et de nutriments disponible pour la plante à une profondeur donnée. Les deux plantes en A et B n'exploitent pas la même portion du sol avec leurs racines et se partagent la ressource de sorte que dans le mélange (C), l'eau et les nutriments disponibles dans le sol sont mieux exploités que dans les deux monocultures prises séparément (A et B). Il en résulte une meilleure productivité primaire à l'échelle de la communauté.

Outre la complémentarité d'utilisation des ressources, la facilitation est un type d'interaction biotique qui décrit l'effet positif d'une espèce sur une seconde, cet effet étant neutre pour la première. La facilitation peut contribuer à expliquer l'augmentation de la productivité avec la richesse spécifique dans les communautés végétales.

Séparer les effets d'échantillonnage des effets de facilitation ou de complémentarité de la ressource nécessite (i) de pouvoir comparer plusieurs mélanges d'espèces pour une même richesse spécifique et (ii) de disposer, pour chaque parcelle expérimentale associant plusieurs espèces, d'une parcelle monospécifique pour chaque espèce représentée dans le mélange. Par ailleurs la contribution relative de chacune des espèces d'une communauté à la production totale peut être évaluée par une approche mathématique (Loreau and Hector 2001, Fox 2005). Elle permet de déterminer si la plus grande productivité des communautés diversifiées est due à la présence de certaines espèces particulièrement productives (effet de sélection) ou est une propriété émergente de l'ensemble des espèces (effet de complémentarité). Cette méthode sera détaillée au CHAPITRE 4.

Une méta-analyse rassemblant les résultats de 479 cas a récemment montré que parmi les 414 cas rapportant une plus grande productivité des communautés riches en espèces en comparaison des monocultures, la productivité des mélanges n'était supérieure à la productivité de la plus performante des monocultures que 37 % des cas (Cardinale et al. 2011). Autrement dit, concernant la productivité, l'effet d'échantillonnage serait le principal facteur expliquant les effets de la biodiversité sur la productivité des écosystèmes (Cardinale et al. 2006, Cardinale et al. 2011).

► **Idées principales :** La productivité des communautés végétales augmente avec la richesse spécifique et fonctionnelle des producteurs primaires. Cette augmentation s'explique par le fait que la probabilité d'inclure des espèces particulière productives augmente avec la richesse spécifique (effet d'échantillonnage) et par une meilleure utilisation de la ressource dans les mélanges d'espèces (effet de complémentarité). La qualité compte autant que la quantité, si ce n'est plus. ◀

### 1.1.2. Biodiversité et stabilité des écosystèmes

---

La biodiversité ne permet pas seulement d'assurer une meilleure productivité aux écosystèmes, elle leur confère également une meilleure stabilité (Hooper et al. 2005). Mesurée comme l'inverse du coefficient de variation d'une variable dans le temps (Tilman et al. 2001), l'étude de la relation entre diversité et stabilité des communautés et des fonctions écosystémiques nécessite le suivi de dispositifs expérimentaux sur le long terme. La stabilité des écosystèmes recouvre deux aspects : la résistance et la résilience (McCann 2000). La résistance d'un écosystème désigne l'amplitude du changement des propriétés de l'écosystème en réponse à une perturbation. La résilience mesure quant à elle le temps que met un écosystème à retrouver son état d'équilibre initial ou à reprendre sa dynamique préalable suite à une perturbation.

La stabilité concerne aussi bien la stabilité des communautés végétales comme animales que celle des processus écosystémiques (productivité, cycles biogéochimiques, minéralisation de la matière organique...). Ainsi, les communautés végétales semblent d'autant plus résistantes à l'introduction de nouvelles espèces qu'elles sont déjà riches en espèces (Knops et al. 1999). De la même manière, le suivi sur 10 ans des communautés d'insectes herbivores et prédateurs associés aux prairies de Cedar Creek (Minnesota) a montré que variabilité interannuelle de la richesse spécifique des insectes herbivores comme prédateurs diminue lorsque la richesse spécifique des producteurs primaires augmente (Haddad et al. 2011). Cette plus grande stabilité des communautés d'insecte s'explique en partie par la meilleure productivité (Tilman et al. 1997a) et la plus grande stabilité (Tilman et al. 2006) des communautés végétales riches en espèces (Haddad et al. 2011).

Comme précédemment pour la productivité (cf. § 1.1.1a), la composition qualitative des assemblages d'espèces joue un rôle déterminant pour la stabilité des communautés végétales (Scherber et al. 2010b). Se pose alors la question suivante : toutes les espèces sont elles (aussi) importantes pour la réalisation des fonctions écosystémiques (Loreau et al. 2001) ? Quelles sont celles qui contribuent le plus à la réalisation de ces fonctions ? Pourquoi celles-ci plutôt que d'autres ?

Trois grandes hypothèses ont été avancées pour expliquer la contribution relative des différentes espèces d'une communauté à la réalisation des processus écosystémiques. Ces hypothèses ont été décrites au travers d'une analogie comparant le fonctionnement d'un écosystème et le vol d'un avion (Cardinale et al. 2011). Dans cette analogie, les espèces sont aux processus écosystémiques ce que les rivets qui fixent les ailes d'un avion sont à la solidité et à la capacité à voler de celui-ci (Figure 2).

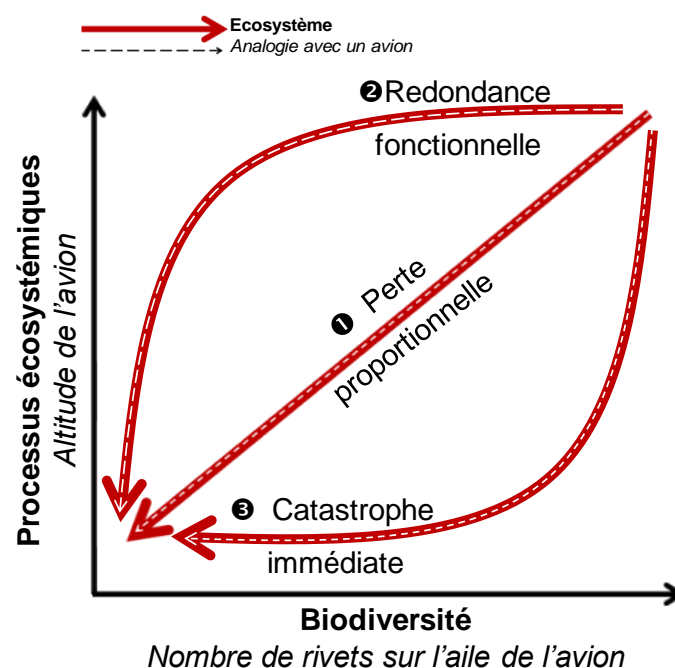


Figure 2 : L'hypothèse des rivets. Commentaires dans le texte. Figure modifiée d'après Cardinale *et al.*, 2011.

**Hypothèse ①** : Toutes les espèces ont une importance équivalente dans le fonctionnement des écosystèmes. A chaque espèce qui disparaît, la réalisation des fonctions écosystémiques est un peu plus compromise. Par analogie avec les rivets d'un avion, à chaque rivet enlevé, l'avion perd de l'altitude (Figure 2, ①).

**Hypothèse ②** : Au sein d'un même groupe fonctionnel, les espèces sont redondantes. Supprimer ces espèces n'entraîne initialement pas (ou peu) de modification des processus écosystémiques, tant que les différents groupes fonctionnels restent représentés (l'avion peut supporter que l'on enlève les rivets redondants sans pour autant s'écraser, Figure 2, ②).

**Hypothèse ③** : La disparition d'espèce entraîne un déclin rapide des fonctions écosystémiques, de la même manière que la perte d'un rivet entraînerait le crash immédiat de l'avion (Figure 2, ③).

Les données incluses dans la méta-analyse de [Cardinale et al. \(2011\)](#) supportent l'hypothèse de redondance fonctionnelle des espèces pour trois processus écosystémiques : la production de biomasse, le prélèvement de l'azote et la décomposition de la matière organique ([Cardinale et al. 2011](#)). Ces résultats permettent de voir la biodiversité comme une sorte « d'assurance » des écosystèmes contre le risque de dysfonctionnement en cas de perturbation ([Loreau et al. 2001](#)) : les espèces étant redondantes au sein d'un même groupe fonctionnel, la perte d'une espèce est compensée par la présence d'espèces présentant les mêmes *traits* fonctionnels d'effet ([Paquette and Messier 2010](#)).

La redondance fonctionnelle des plantes vis-à-vis de la productivité tend à diminuer avec le temps, à mesure que les communautés deviennent matures ([Reich et al. 2012](#)). En comparant un ensemble plus large de fonctions écosystémiques, sur un pas de temps plus long, [Isbell et al., \(2011\)](#) ont montré que toutes les espèces sont potentiellement importantes pour assurer les fonctions écosystémiques. Si, pour une fonction donnée, dans un contexte environnemental donné, certaines espèces sont redondantes, les espèces contribuant peu aux processus écosystémiques peuvent se révéler jouer un rôle prépondérant dans un autre contexte environnemental ([Isbell et al. 2011](#)). Pour reprendre l'analogie avec les rivets d'un avion, un airbus peut toujours faire le Paris-New York avec un rivet en moins, mais si ce rivet n'est pas remplacé, rien ne garantit que l'avion puisse voler sur un Londres-Paris à venir.

► **Idées principales** : Les communautés diversifiées sont plus stables et assurent une meilleure stabilité des processus écosystémiques que les communautés appauvries en espèces. La relation entre biodiversité et stabilité des écosystèmes repose en partie sur la redondance fonctionnelle des espèces. ◀

## 1.2. La diversité des plantes : une assurance contre la phytophagie (?)

► **Remarque :** En français, le terme phytophagie désigne la consommation de tissus végétaux vivants par les herbivores, qu'il s'agisse de feuilles, de liber, de graines... Les anglo-saxons parlent d'herbivory dont la (mauvaise) traduction française donne herbivorie.

Une partie du vocabulaire utilisé par les anglo-saxons pour décrire les relations entre plantes et insectes herbivores est empruntée au champ lexical des relations hôte-parasite. Ainsi, bien que la relation unissant un insecte herbivore en tant qu'individu et la plante sur laquelle il se nourrit ne soient pas nécessairement des relations intimes (exception faite des mineuses et des insectes cécidogènes) et durable dans le temps de la vie de l'herbivore, la plante servant de nourriture à un insecte herbivore est couramment qualifiée de plante hôte. Ce terme peut tout aussi bien désigner l'individu hôte que l'espèce à laquelle il appartient. ◀

### 1.2.1. Biodiversité, plantes et herbivores : un paradoxe

---

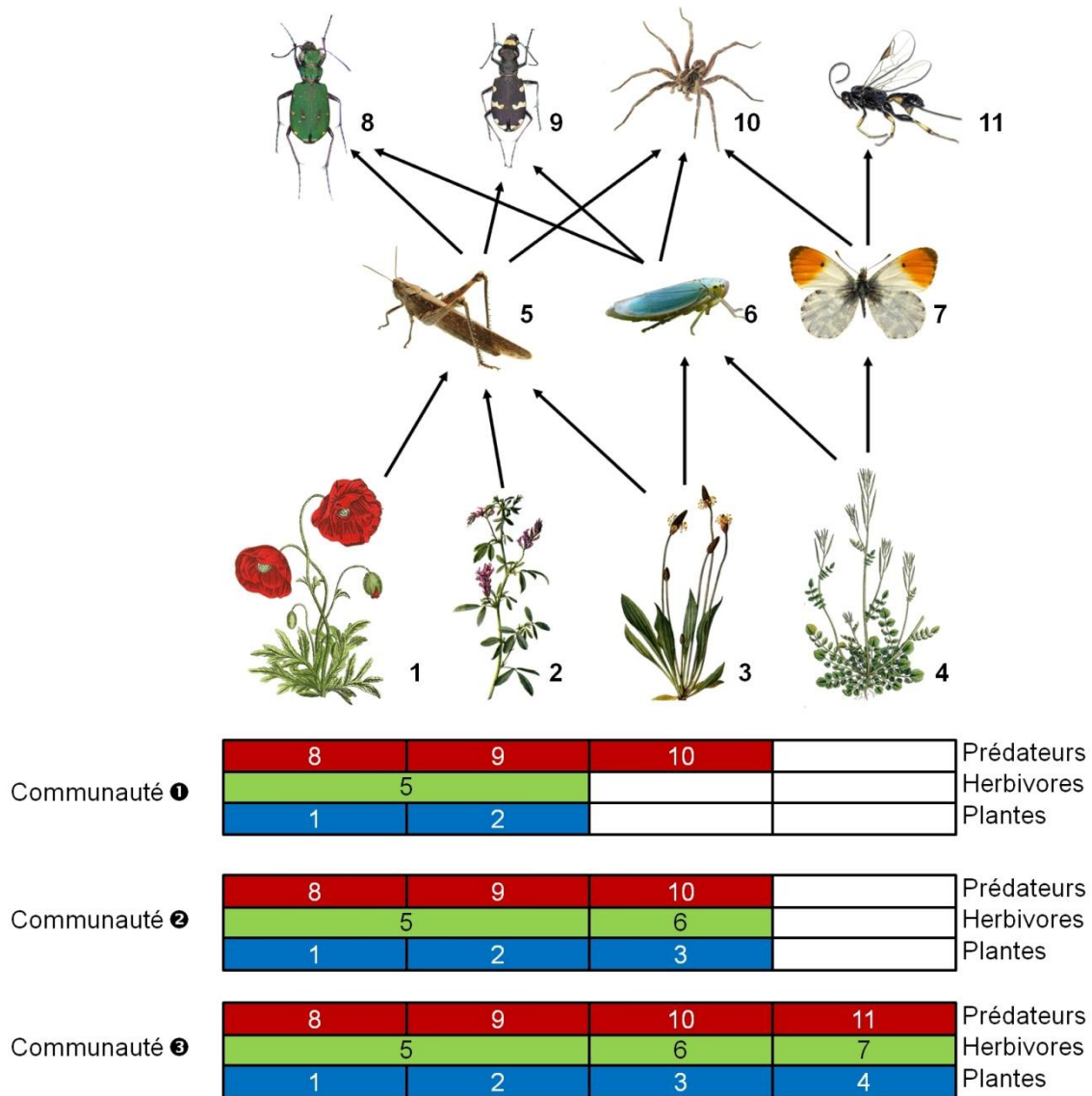
#### a) La diversité des plantes est le support de la diversité des insectes

Les insectes herbivores consomment les plantes, avec une plus ou moins grande préférence pour certaines espèces de sorte qu'il existe un continuum de spectre d'hôte chez les insectes. Certains sont strictement monophages et dépendent d'une seule espèce hôte pour leur alimentation, d'autres sont au contraire très largement polyphages et peuvent exploiter une large gamme de plantes hôtes (Schoonhoven et al. 2005, Barrett and Heil 2012). C'est par exemple le cas du bombyx disparate, *Lymantria dispar*, qui est capable de consommer plusieurs espèces de feuillus, comme de conifères (Jobin 1981, Mauffette et al. 1984, Kagata and Ohgushi 2011). Entre les deux extrêmes se trouvent les insectes oligophages capables d'exploiter plusieurs espèces hôtes, mais seulement à l'intérieur d'un même genre ou d'une même famille taxonomique. Si les herbivores polyphages peuvent être qualifiés de généralistes et les monophages de spécialistes, le cas des herbivores oligophages est plus délicat (Ali and Agrawal 2012, Barrett and Heil 2012).

Les travaux menés ces dernières années pour estimer la spécificité d'hôtes des herbivores montrent que la majorité d'entre eux est oligophage (Ward and Spalding 1993, Novotny and Basset 2005). Les insectes ayant des plantes herbacées pour hôte(s) montrent une plus grande spécialisation que les herbivores inféodés aux espèces ligneuses (Schoonhoven et al. 2005). Les insectes herbivores à l'état larvaire tendent à être plus sélectifs vis-à-vis de la ressource exploitée que les espèces herbivores au stade adulte (Novotny et al. 2010).

Du fait de la spécialisation des herbivores sur une espèce ou un genre de plante hôte, on peut formuler l'hypothèse d'une augmentation de la richesse spécifique des herbivores avec l'augmentation de la diversité des plantes hôtes (Figure 3, p. 24). Les tests expérimentaux de

cette hypothèse sont rares (Siemann et al. 1998, Haddad et al. 2009, Scherber et al. 2010a) et limités à quelques dispositifs ayant manipulé la diversité des plantes herbacées. Toutefois, de nombreuses études ont rapporté des corrélations entre diversité des plantes et diversité des animaux associés (e.g. Potts et al. 2003, Cuevas-Reyes et al. 2004, Proches et al. 2009, Qian et al. 2009), ce qui a été synthétisé dans deux méta-analyses récentes (Wolters et al. 2006a, Lewinsohn and Roslin 2008), sans pour autant que la distinction soit faite entre la réponse des herbivores et celle des prédateurs à la diversité des plantes.



**Figure 3 : Schéma conceptuel illustrant l'augmentation de la diversité des herbivores et des prédateurs avec la diversité des plantes.** Pour chacune des trois communautés, les barres colorées représentent la présence de l'espèce du niveau trophique correspondant. Les barres vides signalent l'absence de cette espèce. La communauté ❷ abrite une espèce de plante de plus que la communauté ❶, ce qui permet la présence d'une espèce d'herbivore supplémentaire. Avec l'ajout d'une quatrième espèce de plante (communauté ❸), se rajoute une espèce d'herbivore et un parasitoïde qui lui est spécifique.



► **Vers un nouveau problème :** La diversité des insectes augmente avec la diversité des plantes, ce qui semble être surtout le cas pour les herbivores. Si l'on s'en tenait à ce constat, on serait en droit de s'attendre à ce que la plus grande diversité d'herbivores se traduise par une augmentation des dégâts causés aux plantes dans les communautés végétales riches en espèces. Une plus grande diversité végétale se traduirait alors par une réduction de la biomasse, ce qui est en apparence contradictoire avec les résultats présentés précédemment. ◀

## b) La diversité des plantes favorise la résistance des plantes aux herbivores : un constat

A propos des insectes lignivores occasionnant d'importants dégâts – et des pertes économiques – en forêt, [Boppe \(1889\)](#) écrivait dans son traité de sylviculture que « *Pour empêcher la formation de ces foyers d'invasion, il faut [...] donner la préférence aux peuplements mélangés et surtout au mélange de feuillus et de résineux* ».

Cette recommandation pratique était alors basée sur de nombreuses observations empiriques. En rassemblant dans une méta-analyse les données extraites d'études ayant comparé les dégâts causés aux arbres par les insectes herbivores dans des peuplements monospécifiques avec les dégâts causés par les mêmes herbivores, sur les mêmes essences hôtes, mais en peuplements mélangés, [Jactel et Brockerhoff \(2007\)](#) ont apporté un support chiffré aux deux recommandations de [Boppe \(1889\)](#). Ils confirment que ❶ les dégâts causés par les insectes sont en moyenne plus élevés dans les peuplements monospécifiques que dans les peuplements mixtes et que ❷ cet effet bénéfique du mélange est plus important dans les peuplements associant conifères et essences feuillues.

Les forêts ne sont pas le seul milieu où la diversité des plantes permet une régulation de l'impact des insectes herbivores sur la survie et la production de biomasse ([Koricheva et al. 2006](#), [Jactel and Brockerhoff 2007](#), [Vehvilainen et al. 2007](#)). La relation diversité-résistance a également été vérifiée en milieu agricole ([Root 1973](#), [Andow 1991](#), [Letourneau et al. 2011](#)) et dans les communautés marines benthiques ([Edwards et al. 2009](#)) suggérant des mécanismes explicatifs très généraux.

On voit ici émerger un paradoxe : si la diversité des herbivores augmente avec la diversité des plantes, comment expliquer le fait que plus d'herbivores occasionnent moins de dégâts ? Pour répondre à cette question, il est d'abord nécessaire de comprendre comment les herbivores choisissent leurs plantes hôtes.

## 1.2.2. La diversité des plantes : barrière ou tremplin pour les herbivores ?

---

### a) Diversité des plantes et diversité des signaux utilisés par leurs herbivores pour localiser leur(s) hôte(s)

Le choix de la plante hôte peut concerner la larve si celle-ci est mobile (*Choristoneura fumiferana*, *Lymantria dispar*), l'adulte (ex : *Hylobius abietis*, (Björklund et al. 2005) ou uniquement la femelle au moment de l'oviposition (ex : mineuses et galles, (Cornelissen and Stiling 2006, Cornelissen and Stiling 2008). En effet, dans ce dernier cas, les larves se développent à l'intérieur des tissus de l'hôte et n'ont pas la possibilité de changer d'hôte au cours de leur développement. Les performances de la larve dépendent alors directement du choix de la femelle. Pour certains insectes, comme c'est le cas pour les premiers stades larvaires du bombyx disparate, *Lymantria dispar*, le vent est un agent de dispersion (ce que les anglo-saxons appellent le *ballooning*). La dispersion se faisant au hasard, il n'y a pas de choix de la plante hôte. Pour toutes les autres espèces se pose la question des mécanismes qui permettent aux insectes herbivores de repérer, de sélectionner et d'accepter leur plante hôte dans ce qui, à leur échelle, peut être qualifié d'un « océan de vert ».

Le choix d'une plante hôte se fait en trois étapes (Schoonhoven et al. 2005) : ❶ une étape de recherche pendant laquelle les insectes se déplacent, perçoivent et interprètent les caractéristiques de l'habitat exploré et/ou répondent aux stimuli émis par leur(s) plante(s) hôte(s), ❷ une étape de sélection effective, qui revient à faire un choix entre plusieurs alternatives et ❸ une étape d'acceptation caractérisée par la prise alimentaire prolongée ou la ponte de la femelle. Sélection et acceptation font intervenir des stimuli physiques et chimiques (Finch and Collier 2000, Glendinning 2002, Schoonhoven et al. 2005). La recherche de l'hôte peut se faire au hasard (Schoonhoven et al. 2005) ou faire intervenir des stimuli visuels (Björklund et al. 2005, Stenberg and Ericson 2007) et chimiques (Bruce et al. 2005, Bruce and Pickett 2011, Paiva et al. 2011), voire gustatifs (Glendinning et al. 2009).

Finch et Collier (2000) ont proposé une théorie visant à unifier les observations précédentes. Le choix d'un 'site approprié d'atterrissage' (*appropriate landing*) est le résultat de l'action séquentielle de stimuli olfactifs, visuels et gustatifs (Figure 4, p. 27). Toutefois, la chronologie de l'implication des différents signaux semble varier d'une espèce d'herbivore à l'autre, et il n'est pas certain que tous les herbivores utilisent à la fois les signaux chimiques et visuels pour localiser leur hôte (Schoonhoven et al. 2005, Stenberg and Ericson 2007). Il est de plus difficile de bien distinguer la part des différents types de stimuli dans la réponse comportementale des insectes, et ce d'autant plus que ces canaux d'information peuvent interagir (Goyer et al. 2004).

Les herbivores n'ont pas seulement la capacité de localiser leur plante hôte, ils peuvent également éviter les plantes non-hôte (McNair et al. 2000). Ainsi, chez le scolyte *Ips typographus* (un insecte spécialiste des conifères), 25 % des récepteurs olfactifs présents sur les antennes sont spécialisés dans la détection des composés volatiles non hôtes émis par les

essences de feuillus (Andersson et al. 2009), lesquels composés ont un effet répulsif sur ces herbivores (Zhang and Schlyter 2004). De même que pour l'attraction par l'arbre hôte, la répulsion exercée par les arbres non hôtes semble combiner des stimuli chimiques et visuels (Goyer et al. 2004).



**Figure 4 : Le choix d'une plante hôte par un insecte herbivore.** Une femelle à la recherche d'un site d'oviposition est initialement attirée par la détection de Composés Organiques Volatils (COV, traits gris en pointillés) émis par la plante hôte (1). A proximité de la source d'émission des COV, elle se pose sur les surfaces vertes en se basant sur des stimuli visuels (2). C'est là que les récepteurs chimiques entrent en jeu, qu'il s'agisse des récepteurs des tarsi ou des récepteurs associés aux palpes maxillaires : l'insecte décide de rester s'il reconnaît sa plante hôte (3) ou, en cas contraire, de continuer à rechercher un autre site de ponte (4). NB : la séquence des événements présentés sur cette figure reste une représentation idéalisée du comportement de recherche et de sélection de l'hôte par les herbivores. La réalité est probablement plus complexe et dépendante de l'espèce concernée.

Au final, pour la majorité des insectes, le choix du site de ponte par la femelle est adaptatif dans le sens où il est corrélé avec la performance des larves (Gripengberg et al. 2010). Dans certains cas, le choix du site de ponte n'est pas corrélé avec les qualités nutritives de la plante hôte vis-à-vis des larves mais reflète un compromis entre qualité alimentaire et risque de prédation (Randlkofer et al. 2007).

► **Idées principales :** Les herbivores auraient la capacité de reconnaître spécifiquement leurs plantes hôtes et d'éviter les plantes non hôtes en se basant sur des signaux physiques et chimiques. On s'attend alors à ce que la diversité des plantes dans les communautés végétales interfère avec les capacités des herbivores à détecter leur(s) plante(s) hôte(s). ◀

## b) La diversité des plantes comme barrière contre les herbivores

**Quand plus signifie moins.** Que ce soit en forêt ou en milieu agricole, augmenter le nombre d'espèces de plantes sur une surface donnée se traduit généralement par une diminution du nombre d'individus de chaque espèce. Chaque espèce se retrouve alors d'autant plus diluée que le nombre d'espèces présentes augmente. Selon l'hypothèse de concentration de la ressource (Root 1973), la plus grande abondance des herbivores observée dans les cultures monospécifiques s'explique par une plus grande probabilité d'immigration vers les parcelles où la plante hôte est le plus concentrée, et, au contraire, une moins grande probabilité d'émigration hors de ces parcelles (Hambäck et al. 2000). Initialement formulée pour expliquer la répartition des herbivores spécialistes, cette hypothèse peut également s'appliquer aux généralistes (Haddad et al. 2009). En forêt boréale Vehvilainen et al. (2006) ont comparé la phytophagie sur le bouleau, seul ou en mélange avec le pin, dans différentes proportions. Ils montrent une réduction de l'impact des phytophages avec la dilution du bouleau dans les parcelles mélangées. Au contraire, en prenant l'exemple d'une espèce de mineuse inféodée au houx (*Ulex aquifolium*), Bañuelos et Kollmann (2011) ont constaté une réduction du nombre de mines avec la densité de population de leur plante hôte. Cette observation s'explique par le fait que la femelle de cet herbivore pond un nombre constant d'œuf par site visité : le nombre d'œufs – et donc de mines – par plante diminue quand le nombre de plantes hôtes augmente. De la même manière, sur le dispositif BIODDEPTH (Hector et al. 1999), il a été constaté une plus grande probabilité d'occurrence des herbivores spécialistes dans les parcelles où leur plante hôte était la plus concentrée, avec pourtant une moins grande abondance d'insectes par unité de biomasse de plante hôte (Otway et al. 2005).

Ces résultats contrastés, suggèrent que si l'hypothèse de concentration de la ressource peut expliquer une partie des plus hauts niveaux de phytophagie observés dans les peuplements purs, d'autres hypothèses doivent être prises en considération pour rendre compte de l'effet de la diversité des plantes sur les dégâts des herbivores.

**Barrière physique.** Les insectes utilisant des signaux visuels pour sélectionner leurs plantes hôtes peuvent être perturbés par la présence de plantes non hôtes. Par exemple, lorsque leur essence hôte (l'acacia) est mélangée à des essences non hôtes, la femelle de la processionnaire de l'acacia (*Ochrogaster lunifer*) pond préférentiellement sur les grands arbres bien visibles, même s'ils sont de moins bonne qualité que des arbres plus petits masqués par des plantes non hôtes (Floater and Zalucki 2000). Dans les Landes de Gascogne, Dulaurent et al. (2012) ont rapporté des résultats comparables pour la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*) : la présence d'une haie d'arbres feuillus (non hôte) devant une parcelle de pins (hôte) agit comme un écran physique qui limite la détection des arbres hôtes par les femelles à la recherche d'un site de ponte.

**Barrière chimique.** Chez les insectes utilisant les composés organiques volatiles (COV) émis par leurs plantes hôtes pour localiser ces dernières, l'émission de COV par les espèces non hôte peut perturber cette reconnaissance. C'est le cas chez le scolyte *Ips typographus* (Zhang and Schlyter 2003, 2004, Andersson et al. 2009), chez la processionnaire du pin (Jactel et al. 2011) et chez de nombreux autres herbivores non forestiers (McNair et al. 2000).

► **Idée principale** : La diversité des arbres tend à réduire l'accessibilité des insectes herbivores à leurs arbres hôte *via* trois mécanismes : un effet de dilution de la ressource, un effet de barrière physique et un effet de barrière chimique. ◀

### c) La diversité des plantes comme tremplin pour les herbivores

Pour les herbivores généralistes capables d'exploiter plusieurs espèces hôtes, la diversité des plantes peut être vue comme une opportunité d'amélioration de leur alimentation. Tout est une question d'identité des espèces associées (*cf.* § 1.1.1.b). Le cas des introductions d'espèces en apporte plusieurs exemple (Pearse and Hipp 2009, Bertheau et al. 2010, Ness et al. 2011). Par exemple, les dégâts causés par les herbivores natifs sur les chênes introduits aux Etats-Unis sont d'autant plus importants que les espèces introduites sont associées à des espèces natives proches sur le plan fonctionnel et évolutif (Pearse and Hipp 2009). Dans le cas des introductions d'herbivores, l'exploitation par les insectes d'un nouvel hôte dans l'aire d'introduction ne réduit pas les performances des insectes généralistes par rapport à celles observées dans son aire de distribution initiale si le nouvel hôte est phylogénétiquement proche de l'hôte initial (Bertheau et al. 2010).

La plus grande probabilité de subir des attaques par une espèce d'herbivore donnée pour les plantes associées à d'autres espèces proches sur les plans fonctionnel et évolutif est qualifiée de susceptibilité par association (*associational susceptibility*). Ce phénomène a été initialement décrit par White et Whitham (2000) qui ont mis en évidence une plans grande probabilité d'attaque d'un hybride de peuplier (*Populus angustifolia* × *P. fremontii*) par la chenille *Alsophila pometaria* lorsque le peuplier est associé à l'érable negundo (*Acer negundo*). La susceptibilité par association reposerait alors sur un mécanisme de contagion se traduisant par un transfert des herbivores depuis l'espèce hôte préférée (Erable) vers un hôte alternatif *a priori* moins susceptible d'être attaqué (Peuplier) lorsque les densités d'herbivores sont élevées sur l'essence préférée (White and Whitham 2000).

Pour certains herbivores, le mélange des espèces végétales confère un avantage en soi. Les performances des criquets (croissance et reproduction) ayant accès à plusieurs espèces végétales pour leur alimentation sont meilleures que celles des criquets nourris à partir d'une seule espèce (Bernays et al. 1994, Unsicker et al. 2008). Chaque espèce de plante présentant des qualités nutritionnelles différentes en termes de toxicité potentielle ou de nutriments (sucres, protéines, acides gras), ces meilleures performances associées à une alimentation variée (*'diet mixing'*) s'expliquent par une dilution des métabolites secondaires potentiellement toxiques et par un apport plus complet en éléments nutritifs (Bernays et al. 1994). Bien que le bénéfice d'une alimentation variée rapporté pour les criquet ait été vérifié pour certaines espèces de Lépidoptères (Karban et al. 2010, Kotowska et al. 2010), il ne semble pas concerner tous les taxons d'insectes herbivores (Bernays and Minkenberg 1997) de sorte qu'aucune généralisation de ce mécanisme n'a pu être faite à ce jour.

### 1.2.3. L'ennemi de mon ennemi est mon ami : diversité des plantes et interactions tritrophiques

Les exemples précédents illustrent comment la diversité des plantes peut limiter l'accessibilité des insectes herbivores à leur ressource ou au contraire favoriser leur développement. Il serait pourtant hasardeux de faire le lien directement entre accessibilité à la ressource et dégâts. En effet, une fois la ressource atteinte, pour qu'il y ait phytophagie, encore faut-il que les herbivores aient le temps de se nourrir avant d'être eux même la proie de leurs ennemis naturels.

► **Remarque :** Le terme d'ennemis naturels regroupe essentiellement les prédateurs (araignées, insectes, oiseaux...) et les parasitoïdes. Exception faite des parasitoïdes idiobiontes qui paralysent leur hôte et se développent en ectoparasites, la plupart des parasitoïdes pondent leurs œufs dans le corps de leur hôte de sorte que les larves du parasitoïde se développent en se nourrissant des tissus de leur hôte, de l'intérieur. Le développement des larves du parasitoïde entraîne la mort de l'hôte, ce qui fait la différence entre un parasitoïde (qui tue son hôte) et un parasite tout court (qui ne tue pas son hôte, ou du moins pas tout de suite). Certains auteurs désignent également les herbivores comme étant des ennemis naturels des plantes (Paine et al. 2011). Dans la suite, le qualificatif d'ennemis naturels s'appliquera uniquement aux prédateurs et aux parasitoïdes. Il faudra donc lire « ennemis naturels [*des herbivores*] ». ◀

Les ennemis naturels jouent un rôle important dans la régulation des populations d'insectes ravageurs (Balvanera et al. 2006, Losey and Vaughan 2006, Björkman et al. 2010), ce qui se traduit par une réduction des dégâts causés par les herbivores (Mooney et al. 2010, Böhm et al. 2011, Giffard et al. *in press*) et une meilleure productivité primaire. Le lien entre diversité des plantes et régulation des populations de ravageurs a été formalisé par l'hypothèse des ennemis naturels (*the natural enemies hypothesis*, (Root 1973) qui comporte deux volets : cette hypothèse propose que la réduction de l'abondance des insectes ravageurs dans les cultures mixtes par rapport aux monocultures s'explique par ❶ une plus grande diversité et ❷ une plus grande efficacité des ennemis naturels.

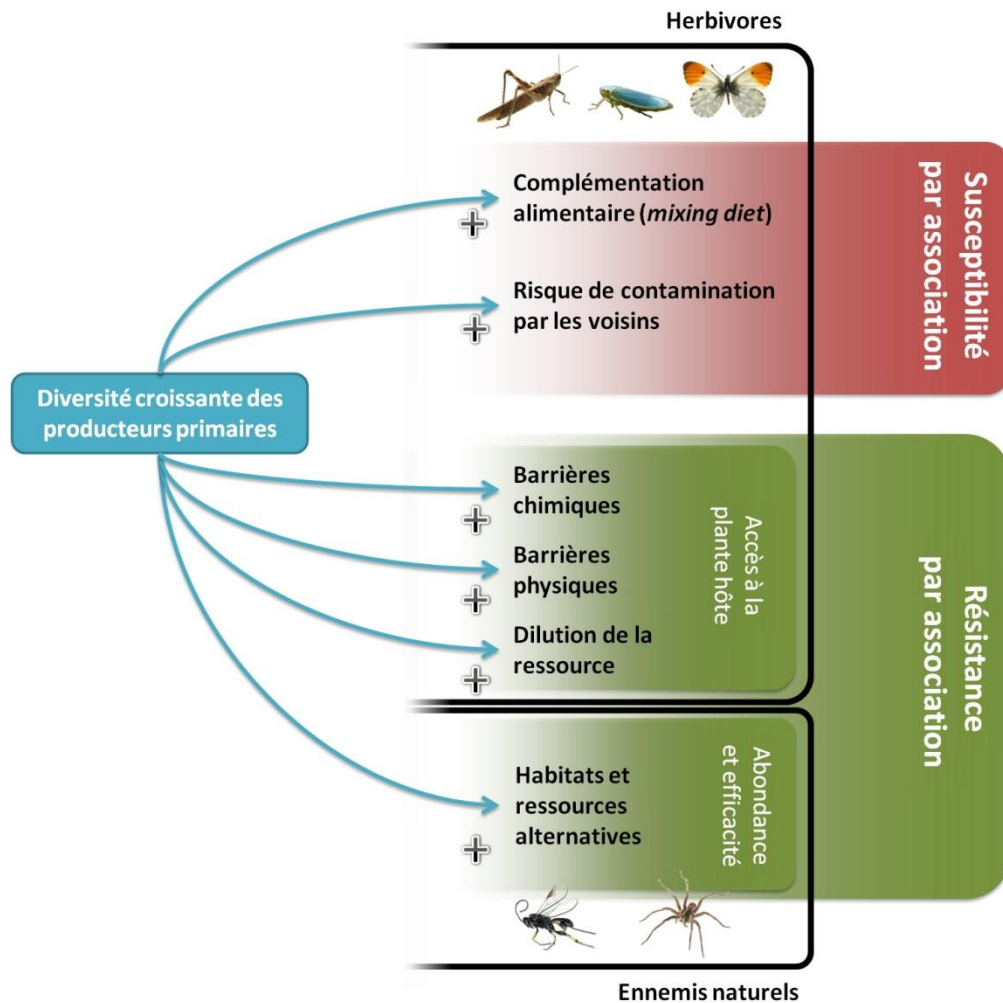
L'augmentation de la densité (Bommarco and Banks 2003, Sobek et al. 2009c, Scherber et al. 2010a) et de la richesse spécifique (Siemann et al. 1998, Haddad et al. 2009, Castagneyrol and Jactel 2012) ainsi que l'augmentation de la stabilité des communautés de prédateurs avec la diversité des producteurs primaires (Haddad et al. 2011) a reçu un grand nombre de confirmations expérimentales. Au contraire, la seconde prédiction de l'hypothèse des ennemis naturels (*i.e.* leur plus grande efficacité pour la régulation des populations de ravageurs dans les communautés végétales riches en espèces) n'a été que partiellement vérifiée (Riihimäki et al. 2005, Jactel et al. 2006, Schuldt et al. 2011) et les résultats actuels semblent contradictoires (Björkman et al. 2010, Scherber et al. 2010a) et varier selon l'écosystème (Zhang and Adams 2011) et l'échelle spatiale considérée (Zhang and Adams 2011). Plus que la diversité des plantes en soi, se serait la présence de certaines espèces végétales particulières qui conditionnerait l'efficacité du contrôle par le haut (*top-down*) des populations d'herbivores (Riihimäki et al. 2005, Zhang and Adams 2011).

La relation entre diversité des plantes et diversité des ennemis naturels peut être directe ou indirecte. L'effet direct s'explique par une augmentation de la complexité structurale de

l'habitat des ennemis naturels avec la diversité des plantes, un habitat plus complexe offrant plus de niches écologiques aux prédateurs et aux parasitoïdes (Langellotto and Denno 2004). L'effet indirect de la diversité des plantes sur la diversité des ennemis naturels fait intervenir la diversité des herbivores : la diversité des prédateurs et des parasitoïdes augmente en réponse à la diversité des herbivores, elle-même étant une réponse à la diversité des plantes (Scherber et al. 2010a, Castagneyrol and Jactel 2012).

### 1.2.4. Résistance ou susceptibilité par association : où en est on aujourd'hui ?

La Figure 5 propose une synthèse des effets de la diversité des producteurs primaires sur les insectes et fait le lien avec les conséquences attendues en termes de dégâts. Il en ressort que la diversité des plantes dans les communautés végétales peut conduire à une réduction (résistance par association) ou à une augmentation (susceptibilité par association) des dégâts causés par les herbivores. Ou placer le curseur entre ces deux effets ?



**Figure 5 : Bilan des effets de la diversité des producteurs primaires sur la phytophagie.** Le symbole '+' signifie 'favorise'. En vert les mécanismes conduisant à une réduction des dégâts (résistance par association), en rouge ceux conduisant à une augmentation des dégâts (susceptibilité par association).

En forêt, plus de 80 % des comparaisons des dégâts causés par les insectes ravageurs dans les monocultures par rapport aux dégâts observés sur les mêmes essences conduites en mélanges montrent une résistance par association (Jactel and Brockerhoff 2007). En suivant une approche similaire, Vehvilainen et al. (2007) ont rapporté des résultats globalement comparables mais plus nuancés : résistance et susceptibilité par association, ainsi que la magnitude de ces effets dépendent à la fois de l'espèce hôte et de la guildes trophique à laquelle appartiennent les herbivores considérés.

La force des méta-analyses est aussi leur faiblesse : elles généralisent (trop ?) les résultats obtenus par différents auteurs dans des contextes différents, sur des modèles différents (Whittaker 2010a). Ainsi, s'il est intéressant de pouvoir apporter une réponse synthétique à la question 'les forêts mélangées sont elles plus ou moins susceptibles que les peuplements monospécifiques vis-à-vis des insectes herbivores ?', la compréhension des mécanismes sous-jacents nécessite un examen plus approfondi.

De même que pour la productivité (cf. § 1.1.1), la composition des communautés végétales semble être un facteur déterminant de la relation entre diversité des producteurs primaires et phytophagie (Riihimaki et al. 2005, Scherber et al. 2006b, Unsicker et al. 2006). Le spectre d'hôte<sup>1</sup> des herbivores est également un élément déterminant (Jactel and Brockerhoff 2007). La résistance par association observée en forêt s'exerce essentiellement sur les insectes spécialistes (Figure 6A, p. 33) alors que dans le cas des généralistes, un nombre équivalent d'études ont rapporté des observations de résistance et de susceptibilité par association (Figure 6B, p. 33).

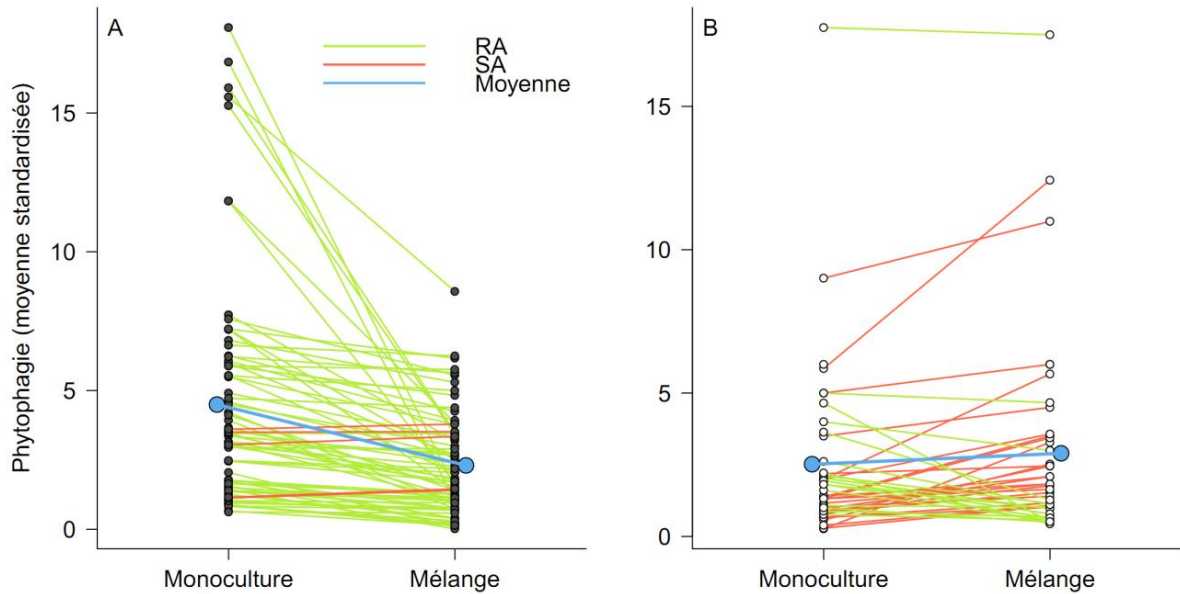
Tous les herbivores ne répondent pas de la même manière à la diversité des plantes (Vehvilainen et al. 2007). De plus, une espèce hôte peut être consommée par une grande variété d'herbivores. Par exemple, au Royaume Uni, plus de 1000 espèces d'insectes sont associées à la canopée du chêne pédonculé, 30 % d'entre elles étant des herbivores capables d'exploiter cette essence (Southwood et al. 2005). Ainsi, l'effet de la diversité des espèces végétales sur les dégâts d'un insecte ravageur donné ne reflète pas la totalité des dégâts causés par l'ensemble de la communauté des herbivores (Wielgoss et al. 2012).

De plus, rares sont les études qui ont comparé la production de biomasse le long d'un gradient de diversité végétale en présence ou en absence d'herbivores (Mulder et al. 1999, Scherber et al. 2006a, Stein et al. 2010) de sorte que les données expérimentales actuelles ne permettent pas de conclure que la relation diversité-résistance aux herbivores observée dans le cas des insectes ravageurs (Jactel and Brockerhoff 2007, Vehvilainen et al. 2007) peut être généralisée à l'ensemble des insectes herbivores (Cardinale et al. 2011).

---

<sup>1</sup> Par analogie avec les systèmes hôtes-parasites, le spectre d'hôte désigne le nombre d'espèce hôtes que peut exploiter un herbivore. Le spectre d'hôte est étroit pour les monophages et les oligophages (spécialistes) et au contraire large pour les polyphages (spécialistes).





**Figure 6 : Comparaison de la phytophagie entre monocultures et mélanges pour les insectes spécialistes (A) et les insectes généralistes (B).** L'axe des ordonnées compare la moyenne des dégâts causés par une espèce d'herbivore dans les monocultures à la moyenne des dégâts causés par le même herbivore, sur la même essence, mais en peuplement mélangé. Les moyennes ont été standardisées par l'écart-type des dégâts pour permettre une comparaison entre études ayant renseigné des dégâts dans des unités différentes. Les points gris représentent les cas individuels utilisés dans la méta-analyse de [Jactel et Brockerhoff \(2007\)](#). Les points bleus représentent la moyenne des effets standardisés calculées pour l'ensemble des cas individuels. RA : Résistance par Association ; SA : Susceptibilité par Association. Figure modifiée d'après [Jactel & Brockerhoff \(2007\)](#).

## 1.3. Changement d'échelle : les gènes des écosystèmes

### 1.3.1. Les gènes des écosystèmes

La diversité génétique est une des composantes de la biodiversité. Les développements récents de la génétique des communautés ([Agrawal 2003](#), [Whitham et al. 2003](#)) ont montré que les gènes des producteurs primaires jouent un rôle non négligeable dans la structuration des communautés végétales ([Booth and Grime 2003](#)) comme animales ([Wimp et al. 2005](#), [Crutsinger et al. 2006](#)) et dans le fonctionnement des écosystèmes ([Madritch and Hunter 2002](#), [Whitham et al. 2006](#)).

La notion de phénotype étendu ([Whitham et al. 2006](#)) décrit les conséquences de l'expression des gènes à un niveau d'organisation supérieur à celui de l'individu porteur de ces gènes (*i.e.* la communauté, l'écosystème). Chez les peupliers *Populus fremontii* et *P. angustifolia* et leurs hybrides, les communautés d'insectes diffèrent d'un arbre hôte à l'autre mais sont en

revanche d'autant plus similaires entre deux arbres hôtes que ces arbres sont génétiquement proches (Bangert et al. 2006). De plus, les communautés associées aux hybrides présentent des caractéristiques intermédiaires à celles associées aux deux espèces parentales (Whitham et al. 2006). Des résultats comparables ont été obtenus chez le chêne (Aguilar and Boecklen 1992), l'eucalyptus (Dungey et al. 2000, Barbour et al. 2009), le saule (Hochwender and Fritz 2004) et deux plantes herbacées modèles : *Solidago altissima* (Crutsinger et al. 2006, Crawford et al. 2007, Crutsinger et al. 2008a, Crutsinger et al. 2008b) et *Oenothera biennis* (Johnson and Agrawal 2005, Johnson et al. 2006). Ainsi, à chaque plante hôte, prise comme génotype originale, est associée une communauté originale d'Arthropodes (Figure 7A,C, p. 35). Les différences entre phénotypes étendus au sein d'une même espèce hôte sont essentiellement dues à un effet fort du génotype de la plante hôte sur les herbivores endophytes tels que les mineuses et les insectes cécidogènes<sup>2</sup> (Wimp et al. 2007, Tack et al. 2012), probablement du fait d'une relation plus étroite avec le génotype hôte que dans le cas des herbivores libres de se déplacer et d'exploiter plusieurs hôtes au cours de leur développement.

De la même manière que la diversité des animaux augmente avec la richesse spécifique des producteurs primaires (cf. § 1.2.1.a), la diversité des arthropodes (herbivores, prédateurs, détritivores) associés aux parties aériennes des plantes hôte augmente avec le nombre de génotypes hôtes dans les communautés végétales (Crutsinger et al. 2006, Johnson et al. 2006, Crutsinger et al. 2008b).

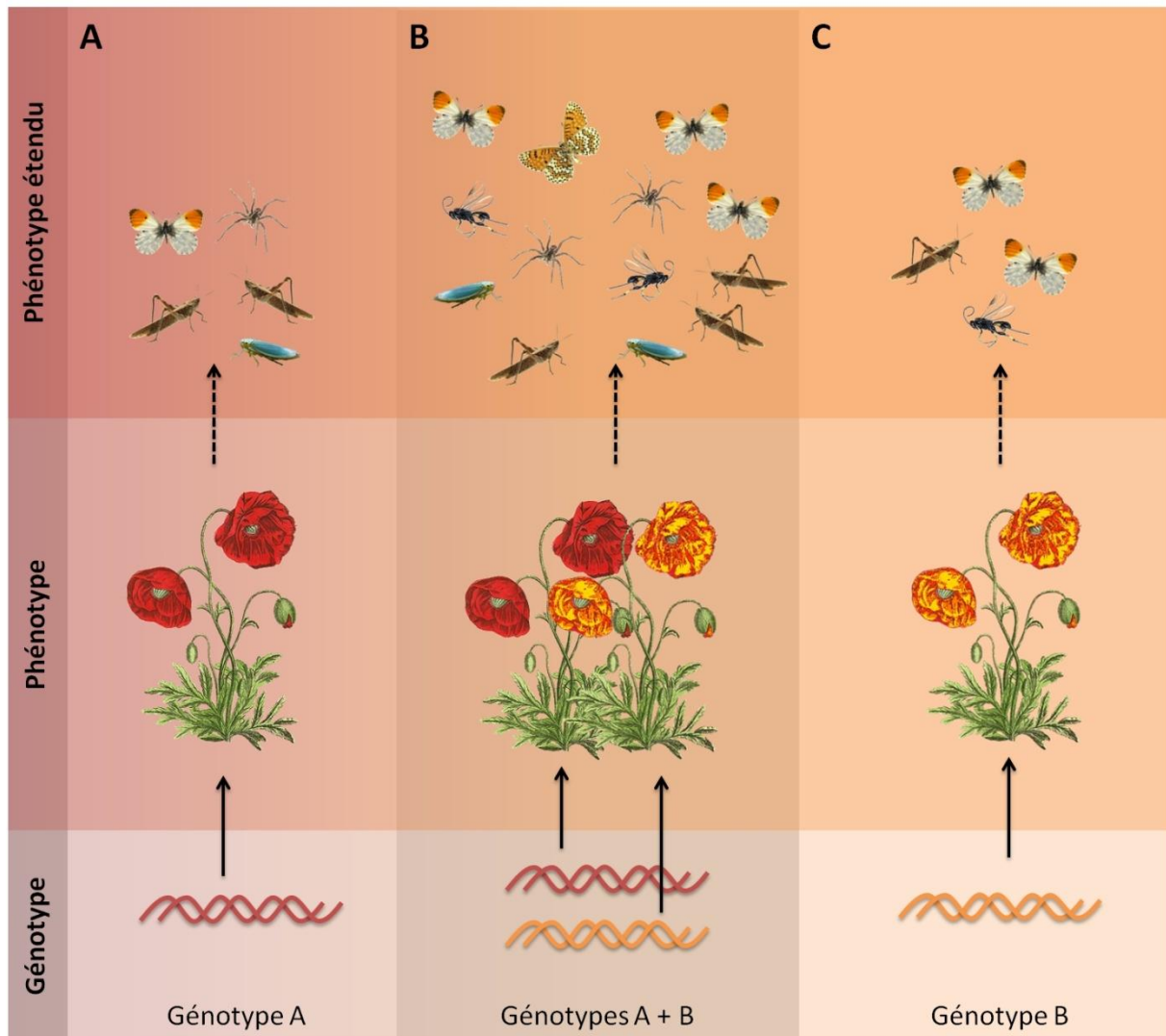
En comparant les effets de la diversité spécifique et intraspécifique sur les communautés d'herbivores associés à *Oenothera biennis*, Cook-Patton et al. (2011) ont montré que la plus grande diversité des arthropodes dans les mélanges de génotypes d'*O. biennis* s'explique par une plus grande abondance des arthropodes et non par la spécialisation des herbivores sur un génotype particulier (Figure 7, p. 35). Le lien entre abondance et diversité tient simplement au fait que la probabilité de rencontrer une espèce nouvelle augmente avec le nombre d'individus échantillonnés ('the more individuals hypothesis'). Dans une autre étude sur le même modèle biologique, l'augmentation de l'abondance des arthropodes avec la diversité intraspécifique a été attribuée à des effets additifs et non additifs (Johnson et al. 2006). Les effets additifs sont dus au fait que si chaque génotype supporte une certaine densité d'arthropodes, les effectifs s'additionnent lorsque le nombre de génotypes hôte augmente. Les effets non additifs observés pour les prédateurs et les omnivores associés à *Oenothera biennis* se traduisent par une abondance de ces arthropodes supérieure à celle attendue sur la base des communautés associées à chaque génotype hôte pris séparément, ce qui témoigne de propriétés émergentes de la diversité intraspécifique.

Au delà du rôle structurant de la diversité génétique pour les communautés animales et végétales, un nombre croissant d'études montre que les fonctions écosystémiques auxquelles participe la diversité spécifique (cf. § 1.1) sont également assurées par la diversité génétique (Figure 8, p. 36), qu'il s'agisse de productivité primaire (Reusch et al. 2005, Crutsinger et al. 2006, Cook-Patton et al. 2011) ou de stabilité des communautés (Booth and Grime 2003,

---

<sup>2</sup> Les insectes cécidogènes sont ceux responsables de la formation des galles.

Crutsinger et al. 2008c, Keith et al. 2010). L'effet de la diversité génétique et de la diversité spécifique sur la productivité primaire est comparable en magnitude et s'expliquent par un effet de complémentarité (cf. § 1.1.1b) aux deux échelles (Cook-Patton et al. 2011).



**Figure 7 : Structuration des communautés d'Arthropodes par le génotype de la plante hôte (A, C) et la diversité génétique dans la population de plante hôtes (B).** A,C. Communautés d'Arthropodes associées à un génotype particulier. B. Communauté d'Arthropodes associée à une population de plantes hôtes (représentée ici par deux génotypes). Avec le plus grand nombre d'individus associés au mélange de génotypes (Johnson et al. 2006), la probabilité de rencontrer des espèces nouvelles non présentes dans les monocultures augmente (Cook-Patton et al. 2011)

Fonctions écosystémiques	Diversité spécifique	Diversité génétique
<b>Productivité primaire</b>	<b>Productivité primaire ↗</b> (Tilman <i>et al.</i> 2001)	<b>Productivité primaire ↗</b> (Crutsinger <i>et al.</i> 2006)
<b>Stabilité</b> (structures et fonctions)	<b>De la productivité ↗</b> (Tilman <i>et al.</i> 2006)	<b>Résistance à l'invasion ↗</b> (Crutsinger <i>et al.</i> 2009 ) <b>Des communautés d'arthropodes ↗</b> (Keith <i>et al.</i> 2010)
	<b>Résistance à l'invasion ↗</b> (Knops <i>et al.</i> 1999) <b>Des communautés d'arthropodes ↗</b> (Haddad <i>et al.</i> 2011)	
Contrôle des ravageurs	<b>Prédation ↗</b> (Jactel <i>et al.</i> 2006, Dulaurent <i>et al.</i> 2012)	<b>Prédation par les oiseaux ↗</b> (Bailey <i>et al.</i> 2006)
Phytophagie	<b>Dégâts causés par les herbivores ↘</b> (Jactel et Brockerhoff 2007)	?????

**Figure 8 : Comparaison des effets d'une diversité génétique et spécifique croissante dans les populations de producteurs primaires sur les fonctions écosystémiques.** Bien que le contrôle des ravageurs et la phytophagie puissent être considérés comme relevant de la stabilité des écosystèmes, ils ont été représentés séparément sur cette figure pour faciliter le lien avec les paragraphes précédents.

Quelques rares auteurs ont montré le bénéfice que peuvent retirer les herbivores alimentés à partir de plusieurs plantes hôtes au sein d'une même espèce (Mody *et al.* 2007, Kotowska *et al.* 2010), mais aucun n'a évalué les conséquences de la diversité intraspécifique des plantes hôtes sur les dégâts occasionnés par les herbivores. A cet égard, le seul résultat disponible dans la littérature provient d'une étude menée sur des clones de saules (Peacock *et al.* 2001). Dans cette étude, une plus grande susceptibilité des parcelles monoclonales vis-à-vis de deux herbivores coléoptères spécialistes a été constatée, ce qui correspond à un cas de résistance par association. Or, compte tenu du fait que différents génotypes hôtes hébergent des communautés d'herbivores différentes (Barbour *et al.* 2009), la question des conséquences de la diversité génétique sur les dégâts causés par l'ensemble des herbivores reste posée, ce qui fera l'objet du CHAPITRE 4.

► **Idée principale :** La relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes décrite pour la diversité spécifique se vérifie également à l'échelle infraspécifique (*i.e.* génétique). Les mécanismes impliqués dans cette relation sont en partie les mêmes. ◀

### 1.3.2. Des gènes aux fonctions

---

Les corrélations rapportées entre diversité génétique et fonctions écosystémiques ne donnent pas d'information sur les mécanismes sous-jacents. Ainsi, concernant l'interrogation sur l'intérêt 'ultime' de se focaliser sur les gènes pour comprendre le fonctionnement des communautés et des écosystèmes (Bangert and Whitham 2007), on peut citer l'argumentaire de Stephen Jay Gould (Gould 2002) contre la théorie du gène égoïste :

**“Genes do not usually interact directly with the environment. Rather, they operate via the organisms that function as true agents in the ‘struggle for existence’.** [...] Of course genes influence organisms; one might even say, metaphorically to be sure, that genes act as blueprints to build organisms. But such statements do not substantiate the critically necessary claim that, therefore, genes interact directly with the environment when organisms struggle for existence. The issue before us — the venerable problem of "emergence" — is largely philosophical and logical, and only partly empirical. Genes would interact directly only if organisms developed no emergent properties. [...] but the issue is also quite settled (and was never really controversial): **organisms are stuffed full of emergent properties**”. (Gould 2002 p. 620)

Les gènes n'interagissant pas directement avec l'environnement des individus qui les expriment, la question des mécanismes reliant gènes, phénotype et phénotype étendu se pose. Ce qui revient à réexaminer les résultats rapportés précédemment (*cf.* § 1.3) sous l'angle des *traits* des organismes (McGill et al. 2006). Peu d'études ont directement étudié ces relations (Wimp et al. 2007, Whitlock et al. 2010). Chez le peuplier, Wimp et al. (2007) ont montré que la biochimie des feuilles, qui diffère d'un génotype hôte à l'autre, est le support des différences dans la structure des communautés d'insectes associées à différents hôtes. Côté plantes, les performances différentielles des génotypes de *Carex caryophyllea* s'expliquent par une variation interindividuelle des *traits* liés à la taille les individus (Whitlock et al. 2007, Whitlock et al. 2010).

### 1.3.3. Entre les gènes et les espèces : diversités fonctionnelle et phylogénétique

---

#### a) Retour (rapide) sur la productivité

La diversité fonctionnelle décrit la diversité des *traits* fonctionnels exprimés au sein d'une communauté<sup>3</sup>. Sa plus simple expression est la présence de certains groupes fonctionnels dans une communauté (e.g. Scherber et al. 2010b). Elle peut également être approchée de manière simple par le nombre de groupes fonctionnels associés (e.g. Siemann et al. 1998). Plusieurs indices mathématiques ont été développés pour décrire la diversité fonctionnelle en se basant sur un ensemble de *traits* quantitatifs et qualitatifs (Villéger et al. 2008, Laliberté and Legendre 2010, Cadotte et al. 2011). Ces indices permettent de quantifier la dispersion des

---

<sup>3</sup> Les indices de diversité fonctionnelle utilisent généralement des traits moyens par espèce. Or, rien ne s'oppose en théorie à ce que la diversité fonctionnelle puisse être estimée à partir de traits mesurés à l'échelle de l'individu (Violle et al. 2012). Cette approche permet de rassembler la variabilité intra- et interspécifique des traits en un seul indice synthétique.

traits d'une communauté dans un espace multidimensionnel. Autrement dit, de quantifier la dissemblance fonctionnelle entre les espèces associées.

Le nombre d'espèces associées n'apporte aucune information sur l'identité ni sur les fonctions des espèces associées. Ainsi, alors que la richesse spécifique est fonctionnellement neutre, la prise en compte de la diversité fonctionnelle apporte une dimension mécaniste à la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. Les *traits* fonctionnels déterminent comment les espèces interagissent entre elles et avec leur environnement, de sorte que les indices de diversité fonctionnelle quantifient la manière dont les espèces d'une communauté se partagent les ressources (Cadotte et al. 2011). Conformément à l'hypothèse d'une complémentarité dans l'utilisation de la ressource par des espèces fonctionnellement différentes (Figure 1), il a été constaté une augmentation de la productivité avec la diversité fonctionnelle (Flynn et al. 2011, Morin et al. 2011, Mouillot et al. 2011).

La ressemblance fonctionnelle et écologique entre deux espèces s'explique en partie par une ascendance commune. Par exemple, la plus grande similarité fonctionnelle constatée entre le pin maritime et le pin sylvestre qu'entre le pin maritime et le chêne pédonculé s'explique par le fait que le pin maritime et le pin sylvestre partagent un ancêtre commun apparu plus récemment au cours de l'histoire évolutive des végétaux que l'ancêtre commun au pin maritime et au chêne pédonculé. Dit autrement, la similarité fonctionnelle entre deux espèces est – au moins en partie – le reflet de la distance phylogénétique qui les sépare. (Srivastava et al. 2012)

Comme pour la diversité fonctionnelle, plusieurs indices ont été développés pour estimer la diversité phylogénétique d'une communauté (Faith 1992, Allen et al. 2009, Cadotte et al. 2010) mais ce n'est que récemment que ces indices ont été utilisés pour prédire la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (Cadotte et al. 2008, Cadotte et al. 2009, Pearse and Hipp 2009, Parker et al. 2010, Flynn et al. 2011, Ness et al. 2011, Parker et al. 2011). Diversité fonctionnelle et diversité phylogénétique ne sont pas complètement redondantes pour prédire la productivité des prairies (Flynn et al. 2011) mais certains auteurs ont proposé que, comme elle intègre la totalité des *traits* exprimés par les espèces, même ceux non pris en compte dans le calcul de la diversité fonctionnelle, la diversité phylogénétique devrait être le meilleur prédicteur de la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (Cadotte et al. 2009).

## b) *Quid* de l'effet des diversités fonctionnelle et phylogénétique sur la phytophagie ?

Les résultats de la génétique des communautés peuvent être étendus à une plus large échelle de diversité génétique. Deux arbres de la même espèce hébergent plus d'insectes en communs que deux arbres de deux espèces au sein d'un même genre, et plus encore que deux arbres d'un même genre au sein d'une même famille (Frenzel and Brandl 2001, Ødegaard et al. 2005). Ce conservatisme phylogénétique a des conséquences en termes de phytophagie, ce qui a pu être vérifié dans les cas des introductions d'espèces : les dégâts causés par les herbivores locaux sur les espèces introduites hors de leur aire de répartition sont plus importants lorsque

les espèces introduites sont phylogénétiquement proches des espèces natives de l'aire d'accueil (Pearse and Hipp 2009, Ness et al. 2011).

Ainsi, la balance entre résistance et susceptibilité par association (cf. § 0) peut être influencée par la proximité phylogénétique (Pearse and Hipp 2009, Ness et al. 2011) et fonctionnelle (Pearse and Hipp 2009) entre les espèces d'arbres associées. Les effets de résistance par association sont plus prononcés dans le cas des mélanges d'espèces associant conifères et feuillus que dans les mélanges de feuillus ou de conifères (Jactel and Brockerhoff 2007). Toutefois, le rôle de la diversité phylogénétique ou fonctionnelle dans les peuplements forestiers n'a reçu qu'un intérêt limité dans la littérature (Vialatte et al. 2010, Yguel et al. 2011) et n'a jamais été testé explicitement à ce jour.

► **Idées principales :** La prise en compte de l'identité des espèces associées au sein des communautés végétales, au travers d'une part de leur histoire évolutive (diversité phylogénétique) et de leurs caractères morphologiques, biochimiques ou physiologiques (diversité fonctionnelle) permet – ou du moins devrait permettre – une meilleure compréhension des bases mécanistes expliquant la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, et plus précisément la balance entre résistance et susceptibilité par association. ◀

## 1.4. Problématique de la thèse et système d'étude

### 1.4.1. Enjeux et problématiques de la thèse

Contrairement à la tendance mondiale qui est à la déforestation, la surface forestière de l'Europe et plus particulièrement de la France s'est accrue pendant la période 1995-2005 (FAO 2006). Cette augmentation s'explique par un accroissement de la surface occupée par les forêts de plantation qui sont essentiellement des peuplements monospécifiques (FAO 2006, 2007).

Paradoxalement, les pullulations répétées d'insectes ravageurs et les pertes économiques associées posent la question de la durabilité et de la rentabilité économique sur le long terme de ces peuplements forestiers monospécifiques dont la forêt des landes Gascogne est un exemple régional emblématique (Inventaire Forestier National 2010).

Par ailleurs, si les services écosystémiques rendus par la diversité des producteurs primaires sont maintenant bien établis dans les écosystèmes dominés par les plantes herbacées (cf. § 1.1), la question reste en grande partie ouverte en milieu forestier. Du fait de la durée de développement relativement lente des forêts en comparaison des prairies et des cultures agricoles, la majorité des connaissances sur la relation entre biodiversité et services

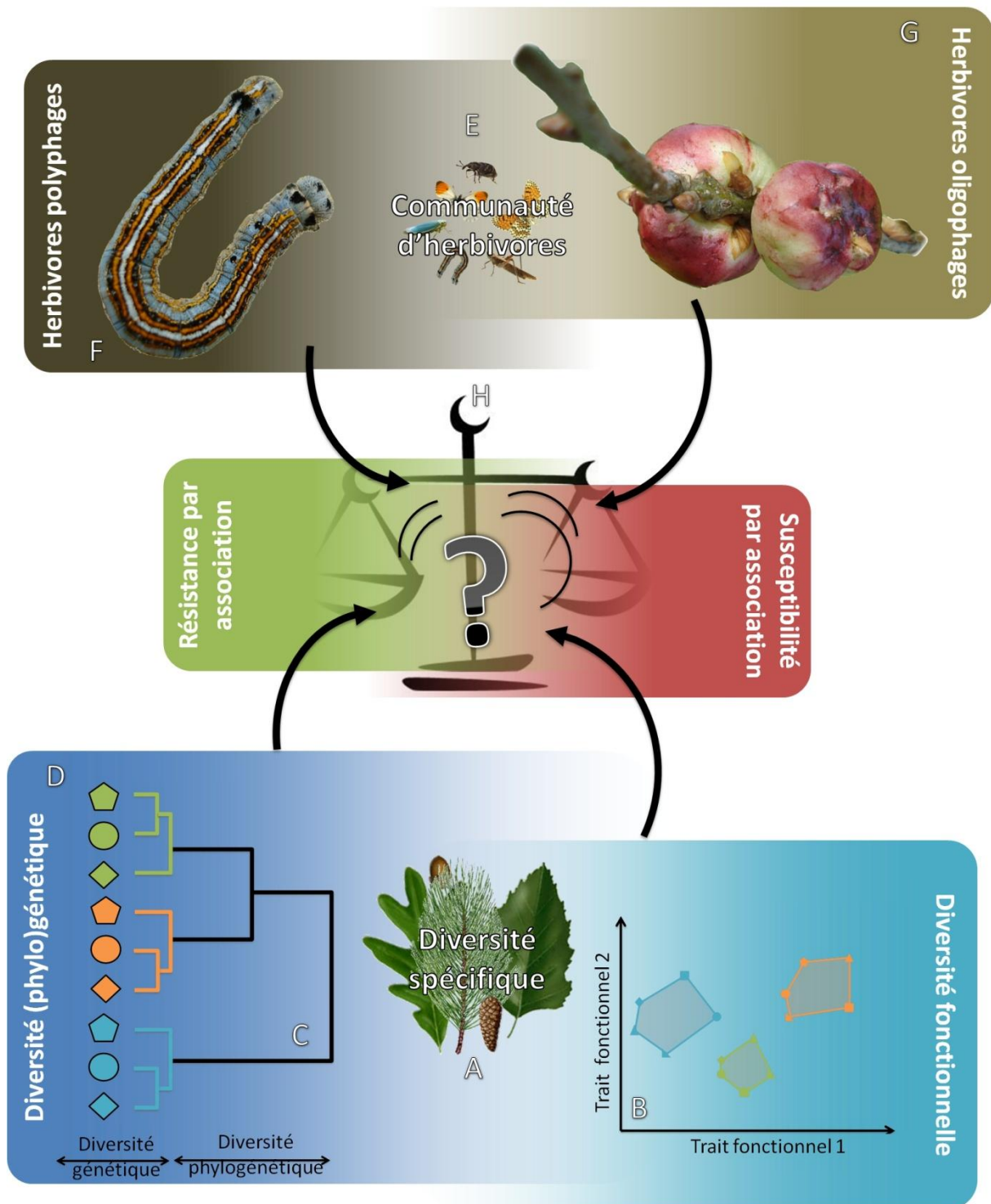
écosystémiques, en forêt, repose sur des approches observationnelles, et très peu sur des approches expérimentales.

Ainsi, si plusieurs études comparatives ont confirmé la corrélation positive entre diversité des essences et productivité d'une part (Vila et al. 2007, Paquette and Messier 2010) et résistance aux ravageurs d'autre part (Jactel and Brockerhoff 2007), certaines questions restent encore en suspens (Tableau 1, Figure 9 p. 41).

**Tableau 1 : Hypothèses testées au cours de cette thèse.**

Ce que l'on sait	Ce que l'on ignore (encore)	Hypothèses
La diversité des plantes favorise celle des herbivores et de leurs prédateurs	❶ Quelle est la magnitude de la dépendance des herbivores et des prédateurs vis-à-vis de la diversité des plantes ?	La diversité des plantes explique mieux la diversité des herbivores que celle des prédateurs. → CHAPITRE 2.  Cette relation s'explique par une dépendance fonctionnelle plus étroite des herbivores vis-à-vis des plantes. → CHAPITRE 2
La diversité spécifique tend à être le support d'une résistance par association	❷ Quelles sont les composantes de la diversité spécifique responsables de la résistance par association ?  ❸ Peut-on transposer les <i>patterns</i> et les <i>processus</i> de l'échelle spécifique à l'échelle intraspécifique ?	La résistance par association est d'autant plus forte que la diversité fonctionnelle est grande. → CHAPITRE 3  La résistance par association augmente avec la diversité phylogénétique. → CHAPITRE 3 Les effets de la diversité génétique, spécifique, fonctionnelle et phylogénétique sont plus marqués pour les herbivores spécialistes que pour les généralistes. → CHAPITRES 3 & 4  Les effets de la diversité génétique sont moins marqués que les effets de la diversité spécifique. → CHAPITRES 4 & 5
La résistance par association peut être expliquée par une accessibilité réduite à la ressource dans les peuplements mélangés	❹ Ces mécanismes opèrent-ils à l'échelle de la parcelle ou à l'échelle plus locale du voisinage immédiat des arbres ?	Entourés d'individus conspécifiques, les arbres sont plus apparents et plus accessibles aux herbivores, subissant plus de dégâts. → CHAPITRES 3 & 4



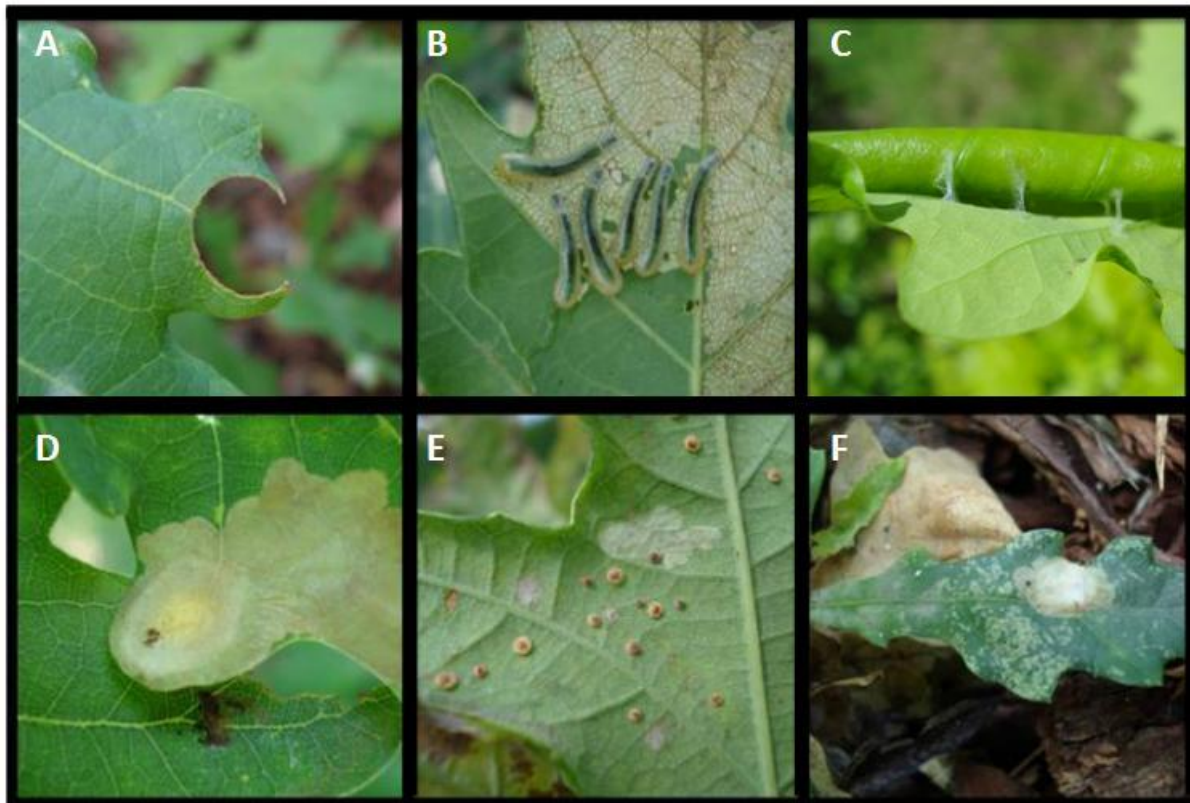


**Figure 9 : Quel sont les effets de la diversité génétique et spécifique sur la balance entre résistance et susceptibilité par association ?** Représentation schématique des problèmes abordés dans les différents CHAPITRES de la thèse. **A-D** : Effets ascendants (*bottom up*) de la diversité spécifique (**A**), fonctionnelle (**B**), phylogénétique (**C**) et génétique (**D**) sur la susceptibilité/résistance par association (**H**). **E-G** : Effets descendants (*top down*) de la communauté des herbivores (**E**) et des herbivores généralistes (**F**, *Malacosoma neustria*) et spécialistes (**G**, *Biorhiza pallida*) sur la résistance et la susceptibilité par association (**H**). **H** : Résistance et susceptibilité par association ont été symbolisées par une balance à deux plateaux. Les facteurs **A** à **G** et leurs interactions déterminent de quel coté penche la balance.

## 1.4.2. Choix méthodologiques

### a) Un modèle végétal mais pas de modèle animal

Les travaux rapportés dans les chapitres suivants ont été menés sur le chêne pédonculé qui a été utilisé comme essence modèle. Cette essence héberge une entomofaune particulièrement riche (Southwood et al. 2004, 2005). Les herbivores se nourrissant de feuilles peuvent être regroupés en six guildes trophiques en fonction du mode de consommation des tissus foliaires (Figure 10).



**Figure 10 : Les différentes guildes trophiques associées aux feuilles de chênes.** **A. Brouteurs (*Chewers*).** Ces insectes broutent le limbe, sans distinguer épiderme, parenchyme ni tissus conducteurs. Ici, la portion de limbe manquante a été sectionnée par une abeille de la famille des Megachilidae. **B. Squeletteurs (*Skeletonizers*).** Ces insectes rongent l'épiderme (généralement inférieur) et le parenchyme mais laissent les nervures intactes. Ici, des larves d'Hyménoptères du genre *Caliroa*. **C. Enrouleurs (*Leaf-rollers*).** Certains herbivores enroulent les feuilles et se développent dans le rouleau ainsi constitué, souvent en faisant des dégâts de type *squeletteurs*. **D. Mineuses (*Leaf-miners*).** Les mines sont les indices de la présence de larves de microlépidoptères ou de coléoptères se développant entre les deux épidermes de la feuille. En se développant, la larve consomme le parenchyme. La forme de la mine est caractéristique du genre ou de l'espèce de la larve qui l'a formée. Ici, *Tischeria ekebladella*. **E. Galles.** Ces structures correspondent à des anomalies de croissance des tissus végétaux. Leur formation est induite par le développement d'une larve endophyte (généralement une larve d'hyménoptère). **F. Suceurs de sève.** À côté de la mine de *Tischeria ekebladella*, les ponctuations claires sont dues au prélèvement de sève par les herbivores munis de pièces buccales de type piqueur-suceur (Homoptères et Hétéroptères).

## b) Une approche expérimentale à deux échelles

Deux dispositifs expérimentaux à long terme ont été mis en place par l'INRA pour permettre une étude des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. Deux composantes de la biodiversité ont été manipulées : la diversité génétique (dispositif *Communitree*) et la diversité spécifique (dispositif *Orphée*).

Afin d'éviter de confondre l'effet de la diversité génétique/spécifique en soi et l'effet de la composition des communautés végétales (cf. §1.1.1), les dispositifs *Communitree* et *Orphée* ont été établis à partir d'un nombre limité de génotypes ( $n=4$ ) et d'espèces ( $n=5$ ) respectivement, de manière à pouvoir, pour chaque niveau de diversité, tester l'effet de chaque composition de 1 à 5 espèces sur les fonctions écosystémiques. Les deux dispositifs ont été plantés dans la région des Landes de Gascogne après coupe à blanc et dessouchage des pins initialement en place. Un descriptif détaillé des deux sites est donné dans les [CHAPITRES 3 et 4](#), un aperçu rapide est proposé ci-dessous.

### **Manipulation de la diversité spécifique : le dispositif Orphée**

Cinq espèces natives des Landes de Gascogne (Pin maritime, *Pinus pinaster* ; Chêne pédonculé, *Quercus robur* ; Chêne tauzin, *Q. pyrenaica* ; Chêne vert, *Q. ilex* ; et Bouleau verruqueux, *Betula pendula*) ont été choisies pour installer le dispositif *Orphée*. Plusieurs raisons ont motivé le choix de ces essences :

- Ce sont des essences natives de la région. Elles sont par conséquent adaptées au climat et au sol, ce qui en fait des candidats potentiellement intéressants pour l'exploitation forestière en complément ou en tant qu'alternative à la monoculture de pin maritime.
- Elles présentent des traits fonctionnels contrastés (sempervirents vs décidus, feuillus vs conifères, débourrement précoce vs tardif) permettant de tester l'effet de la diversité fonctionnelle sur les fonctions écosystémiques.
- Certaines sont également présentes sur des dispositifs expérimentaux équivalents mis en place en Finlande (*Betula pendula*) et en Allemagne (*Quercus robur*), ce qui permet une comparaison de l'effet de la diversité spécifique sur le fonctionnement des écosystèmes le long d'un gradient latitudinal.
- Le pin maritime et le chêne pédonculé sont deux espèces modèles étudiées depuis de nombreuses années dans le laboratoire Biogeco.

Huit blocs ont été établis entre 2008 et 2009. Chaque bloc contient 32 parcelles unitaires (*plots*) correspondant aux 31 combinaisons de 1, 2, 3, 4 ou 5 espèces qu'il est possible de réaliser avec les cinq essences choisies. Le mélange à 5 espèces est répété dans chaque bloc, contenant donc 32 parcelles unitaires ([Figure 11, p. 44](#)).

Chaque *plot* contient 100 arbres (10 × 10 lignes) séparés par une distance de 2 m. Les parcelles unitaires, de 400 m<sup>2</sup> chacune, sont plantées à 3 m les unes des autres. Elles ont été établies selon un schéma substitutif plutôt qu'additif de sorte que la densité d'arbre par placette (*plot*) reste constante mais que la densité de chaque espèce diminue avec la richesse

spécifique. Toutes les espèces sont présentes dans des proportions équivalentes dans chaque placette (Figure 11C). Un mélange de pin et de bouleau contient par exemple 50 bouleaux et 50 pins. La répartition des arbres dans chaque plot est régulière et a été choisie de manière à ce que sur une même ligne, un arbre n'ait pas de voisin conspécifique dans les mélanges. Au final, le dispositif *Orphée* comprend 25600 arbres sur une superficie de 12 ha. L'ensemble du dispositif a été grillagé de manière à en exclure les ongulés.

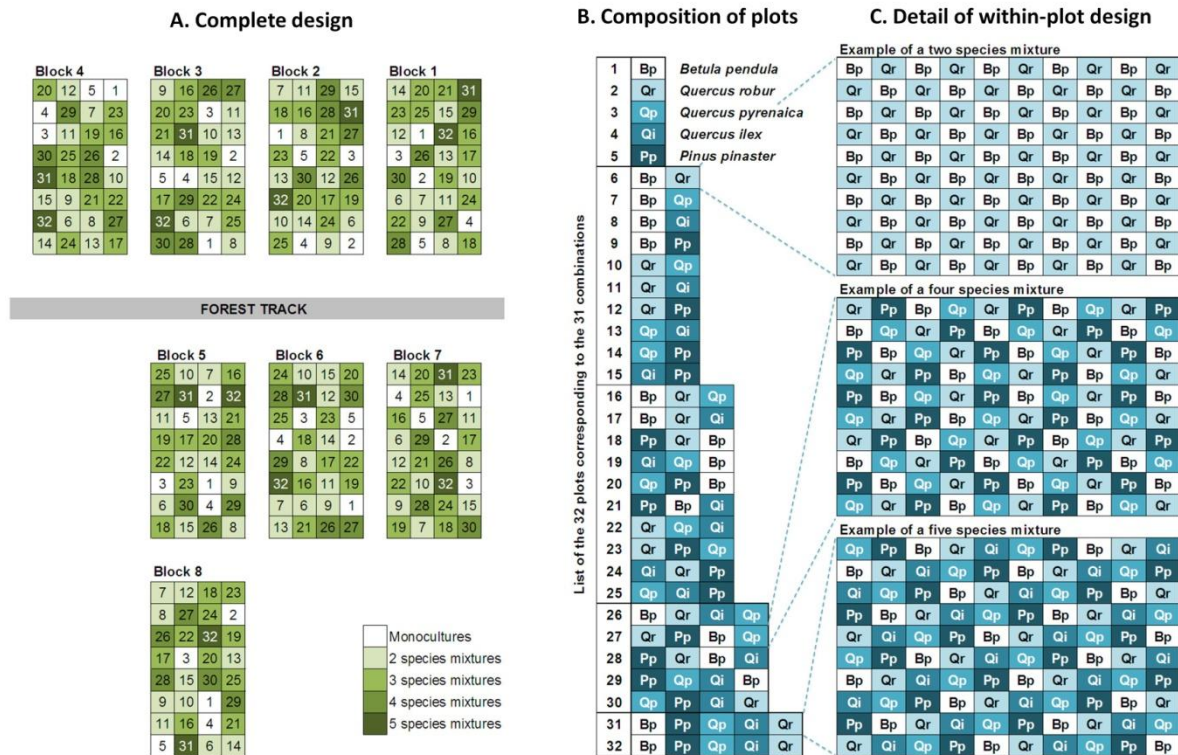


Figure 11 : Schéma représentant le dispositif Orphée. A. Carte du dispositif représentant la position des huit blocs et des 32 placettes. Les numéros de 1 à 32 attribués à chaque placette correspondent aux 32 combinaisons d'espèces (B). C. Détail du schéma de plantation de placettes associant 2, 4 et 5 espèces.

### Manipulation de la diversité génétique : le dispositif Communitree

En 2007, des glands ont été récoltés sur quatre chênes pédonculés adultes (désignés par la suite comme arbre mères) et mis à germer en pépinière. Le chêne pédonculé est une espèce monoïque : les deux sexes sont réunis sur un même individu. Les chênes ne s'autopollinisent pas mais les fleurs femelles d'un même arbre peuvent recevoir du pollen provenant de plusieurs pères différents. En conséquence, tous les plants issus d'un même arbre mère sont au moins des demi-frères. Par la suite, le terme de 'famille' sera utilisé pour désigner un groupe de demi-frères issus d'un même arbre mère.

En 2009, six blocs de 15 parcelles unitaires représentant chacune des 15 compositions de 1, 2, 3 ou 4 familles ont été établis sur une coupe rase. Chaque parcelle unitaire contient 12 plants ( $4 \times 3$ ) séparés les uns des autres par une distance de 20 cm. Chaque famille est représentée par le même nombre d'individus dans les différentes placettes (Figure 12). En conséquence, chaque famille est représentée par un nombre d'autant plus faible d'individus (12-3) que la diversité génétique est élevée. Au total, 1080 plants ont été transplantés dans un *common garden* grillagé de manière à exclure les mammifères herbivores.

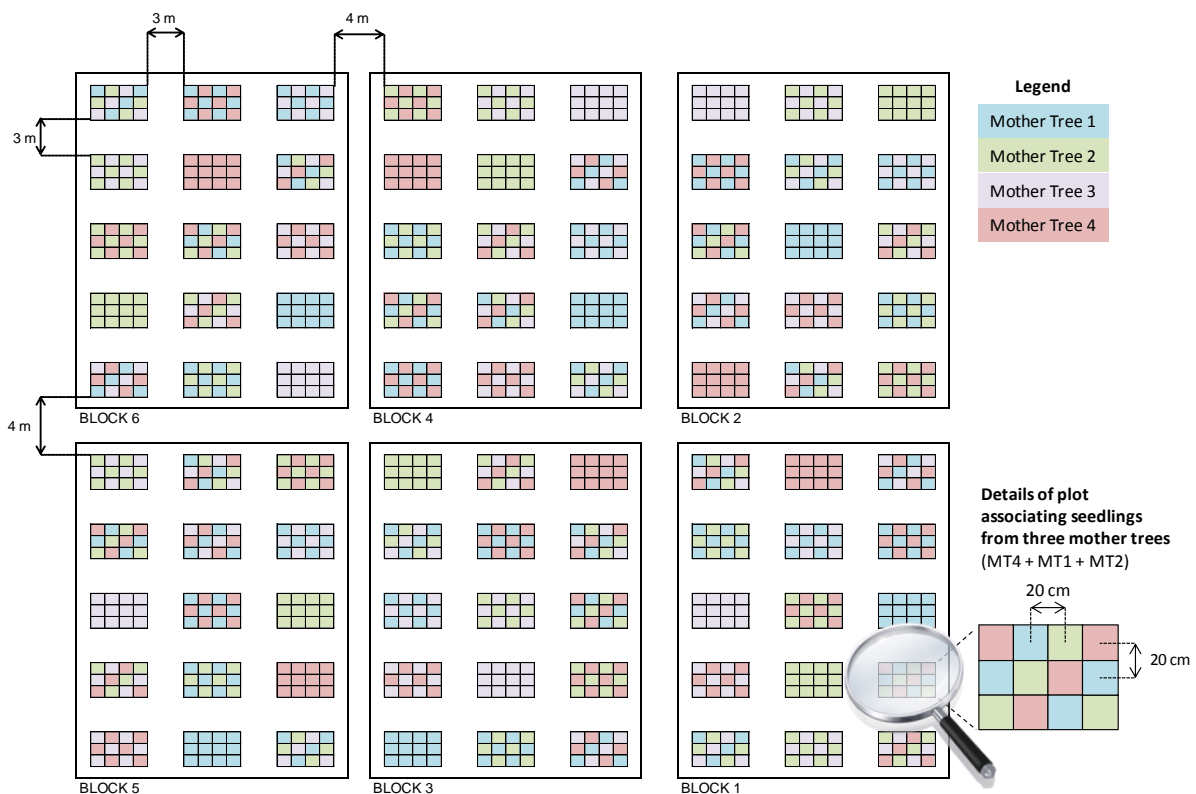


Figure 12 : Le dispositif *communitree*.

## 1.5. Références du chapitre 1

Agrawal, A. A. 2003. Community genetics: New insights into community ecology by integrating population genetics. *Ecology* 84:543-544.

Aguilar, J. M., and W. J. Boecklen. 1992. Patterns of Herbivory in the *Quercus-Grisea* X *Quercus-Gambelii* Species Complex. *Oikos* 64:498-504.

Ali, J. G., and A. A. Agrawal. 2012. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in plant science* In press.

Allen, B., M. Kon, and Y. Bar-Yam. 2009. A New Phylogenetic Diversity Measure Generalizing the Shannon Index and Its Application to Phyllostomid Bats. *American Naturalist* 174:236-243.

Andersson, M. N., M. C. Larsson, and F. Schlyter. 2009. Specificity and redundancy in the olfactory system of the bark beetle *Ips typographus*: Single-cell responses to ecologically relevant odors. *Journal of Insect Physiology* 55:556-567.

Andow, D. A. 1991. Vegetational Diversity and Arthropod Population Response. *Annual Review of Entomology* 36:561-586.

- Balvanera, P., A. B. Pfisterer, N. Buchmann, J. S. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli, and B. Schmid. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9:1146-1156.
- Bangert, R. K., G. J. Allan, R. J. Turek, G. M. Wimp, N. Meneses, G. D. Martinsen, P. Keim, and T. G. Whitham. 2006. From genes to geography: a genetic similarity rule for arthropod community structure at multiple geographic scales. *Molecular Ecology* 15:4215-4228.
- Bangert, R. K., and T. G. Whitham. 2007. Genetic assembly rules and community phenotypes. *Evolutionary Ecology* 21:549-560.
- Bañuelos, M.-J., and J. Kollmann. 2011. Effects of host-plant population size and plant sex on a specialist leaf-miner. *Acta Oecologica* 37:58-64.
- Barbour, R. C., J. M. O'Reilly-Wapstra, D. W. De Little, G. J. Jordan, D. A. Steane, J. R. Humphreys, J. K. Bailey, T. G. Whitham, and B. M. Potts. 2009. A geographic mosaic of genetic variation within a foundation tree species and its community-level consequences. *Ecology* 90:1762-1772.
- Barrett, L. G., and M. Heil. 2012. Unifying concepts and mechanisms in the specificity of plant-enemy interactions. *Trends in plant science* in press.
- Bernays, E. A., K. L. Bright, N. Gonzalez, and J. Angel. 1994. Dietary Mixing in a Generalist Herbivore: Tests of Two Hypotheses. *Ecology* 75:1997-2006.
- Bernays, E. A., and O. P. J. M. Minkenberg. 1997. Insect herbivores: different reasons for being a generalist. *Ecology* 78:1157-1169.
- Bertheau, C., E. G. Brockerhoff, G. Roux-Morabito, F. Lieutier, and H. Jactel. 2010. Novel insect-tree associations resulting from accidental and intentional biological 'invasions': a meta-analysis of effects on insect fitness. *Ecology Letters* 13:506-515.
- Björklund, N., G. Nordlander, and H. Bylund. 2005. Olfactory and visual stimuli used in orientation to conifer seedlings by the pine weevil, *Hyllobius abietis*. *Physiological Entomology* 30:225-231.
- Björkman, M., P. A. Hambäck, R. J. Hopkins, and B. Rämert. 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.
- Böhm, S. M., K. Wells, and E. K. V. Kalko. 2011. Top-Down Control of Herbivory by Birds and Bats in the Canopy of Temperate Broad-Leaved Oaks *Quercus robur*. *PLoS ONE* 6:e17857.
- Bommarco, R., and J. E. Banks. 2003. Scale as modifier in vegetation diversity experiments: effects on herbivores and predators. *Oikos* 102:440-448.
- Booth, R. E., and J. P. Grime. 2003. Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *Journal of Ecology* 91:721-730.
- Boppe, L. 1889. *Traité de sylviculture*. Berger-Levrault et Cie, Paris.
- Bruce, T. J. A., and J. A. Pickett. 2011. Perception of plant volatile blends by herbivorous insects: Finding the right mix. *Phytochemistry* 72:1605-1611.
- Bruce, T. J. A., L. J. Wadhams, and C. M. Woodcock. 2005. Insect host location: a volatile situation. *Trends in plant science* 10:269-274.
- Cadotte, M. W., B. J. Cardinale, and T. H. Oakley. 2008. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:17012-17017.
- Cadotte, M. W., K. Carscadden, and N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079-1087.
- Cadotte, M. W., J. Cavender-Bares, D. Tilman, and T. H. Oakley. 2009. Using Phylogenetic, Functional and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity. *PLoS ONE* 4:e5695 EP -
- Cadotte, M. W., T. Jonathan Davies, J. Regetz, S. W. Kembel, E. Cleland, and T. H. Oakley. 2010. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters* 13:96-105.
- Cardinale, B. J., K. L. Matulich, D. U. Hooper, J. E. Byrnes, E. Duffy, L. Gamfeldt, P. Balvanera, M. I. O'Connor, and A. Gonzalez. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98:572-592.
- Cardinale, B. J., D. S. Srivastava, J. E. Duffy, J. P. Wright, A. L. Downing, M. Sankaran, and C. Jouseau. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443:989-992.
- Cardinale, B. J., J. P. Wright, M. W. Cadotte, I. T. Carroll, A. Hector, D. S. Srivastava, M. Loreau, and J. J. Weis. 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.

- Castagneyrol, B., and H. Jactel. 2012. Unravelling plant-animals diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology* In press.
- Cook-Patton, S. C., S. H. McArt, A. L. Parachnowitsch, J. S. Thaler, and A. A. Agrawal. 2011. A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function. *Ecology* 92:915-923.
- Cornelissen, T., and A. Stiling. 2006. Does low nutritional quality act as a plant defence? An experimental test of the slow-growth, high-mortality hypothesis. *Ecological Entomology* 31:32-40.
- Cornelissen, T., and P. Stiling. 2008. Clumped distribution of oak leaf miners between and within plants. *Basic and Applied Ecology* 9:67-77.
- Crawford, K. M., G. M. Crutsinger, and N. J. Sanders. 2007. Host-plant genotypic diversity mediates the distribution of an ecosystem engineer. *Ecology* 88:2114-2120.
- Crutsinger, G. M., M. D. Collins, J. A. Fordyce, Z. Gompert, C. C. Nice, and N. J. Sanders. 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science* 313:966-968.
- Crutsinger, G. M., M. D. Collins, J. A. Fordyce, and N. J. Sanders. 2008a. Temporal dynamics in non-additive responses of arthropods to host-plant genotypic diversity. *Oikos* 117:255-264.
- Crutsinger, G. M., W. N. Reynolds, A. T. Classen, and N. J. Sanders. 2008b. Disparate effects of plant genotypic diversity on foliage and litter arthropod communities. *Oecologia* 158:65-75.
- Crutsinger, G. M., L. Souza, and N. J. Sanders. 2008c. Intraspecific diversity and dominant genotypes resist plant invasions. *Ecology Letters* 11:16-23.
- Cuevas-Reyes, P., M. Quesada, P. Hanson, R. Dirzo, and K. Oyama. 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology* 92:707-716.
- Devictor, V., J. Clavel, R. Julliard, S. Lavergne, D. Mouillot, W. Thuiller, P. Venail, S. Villegier, and N. Mouquet. 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47:15-25.
- Diaz, S., and M. Cabido. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16:646-655.
- Dulaurent, A.-M., A. J. Porte, I. van Halder, F. Vetillard, P. Menassieu, and H. Jactel. 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.
- Dungey, H. S., B. M. Potts, T. G. Whitham, and H. F. Li. 2000. Plant genetics affects arthropod community richness and composition: Evidence from a synthetic eucalypt hybrid population. *Evolution* 54:1938-1946.
- Edwards, K. F., K. M. Aquilino, R. J. Best, K. L. Sellheim, and J. J. Stachowicz. 2009. Prey diversity is associated with weaker consumer effects in a meta-analysis of benthic marine experiments. *Ecology Letters* 13:194-201.
- Faith, D. P. 1992. Conservation Evaluation and Phylogenetic Diversity. *Biological Conservation* 61:1-10.
- FAO. 2006. Global forest resources assessment 2005 - Progress towards sustainable forest management. Rome, Italy.
- FAO. 2007. State of the world's forests 2007. Rome.
- Finch, S., and R. H. Collier. 2000. Host-plant selection by insects: a theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 96:91-102.
- Floater, G. J., and M. P. Zalucki. 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.
- Flynn, D. F. B., N. Mirotnick, M. Jain, M. I. Palmer, and S. Naeem. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology* 92:1573-1581.
- Fox, J. W. 2005. Interpreting the "selection effect" of biodiversity on ecosystem function. *Ecology Letters* 8:846-856.
- Frenzel, M., and R. Brandl. 2001. Hosts as habitats: faunal similarity of phytophagous insects between host plants. *Ecological Entomology* 26:594-601.
- Giffard, B., Corcket E., L. Barbaro, and H. Jactel. in press. Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats. *Oecologia*:1-10.
- Glendinning, J. I. 2002. How do herbivorous insects cope with noxious secondary plant compounds in their diet? *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 104:15-25.

- Glendinning, J.I., Foley, C., Locant, I., and M. Rai. 2009. Induced preference for host plant chemicals in tobacco hornworm: contribution of olfaction and taste. *Journal of comparative Physiology A* 195:591-601.
- Gould, S. J. 2002. The structure of evolutionary theory, Harvard University Press edition.
- Goyer, R. A., G. J. Lenhard, and B. L. Strom. 2004. The influence of silhouette color and orientation on arrival and emergence of Ips pine engravers and their predators in loblolly pine. *Forest Ecology and Management* 191:147-155.
- Gripenberg, S., P. J. Mayhew, M. Parnell, and T. Roslin. 2010. A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters* 13:383-393.
- Haddad, N. M., G. M. Crutsinger, K. Gross, J. Haarstad, J. M. H. Knops, and D. Tilman. 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters* 12:1029-1039.
- Haddad, N. M., G. M. Crutsinger, K. Gross, J. Haarstad, and D. Tilman. 2011. Plant diversity and the stability of foodwebs. *Ecology Letters* 14:42-46.
- Hambäck, P. A., J. Ågren, and L. Ericson. 2000. Associational resistance: insect damage to purple loosestrife reduced in thickets of sweet gale. *Ecology* 81:1784-1794.
- Hector, A., and R. Hooper. 2002. Ecology - Darwin and the first ecological experiment. *Science* 295:639-640.
- Hector, A., J. Joshi, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, E. M. Spehn, L. Wacker, M. Weilenmann, E. Bazeley-White, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, P. W. Leadley, M. Loreau, C. P. H. Mulder, C. Nesshoover, C. Palmberg, D. J. Read, A. S. D. Siamantziouras, A. C. Terry, and A. Y. Troumbis. 2007. Biodiversity and ecosystem functioning: reconciling the results of experimental and observational studies. *Functional Ecology* 21:998-1002.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Hogberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Korner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Scherer-Lorenzen, E. D. Schulze, A. S. D. Siamantziouras, E. M. Spehn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi, and J. H. Lawton. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286:1123-1127.
- Hochwender, C. G., and R. S. Fritz. 2004. Plant genetic differences influence herbivore community structure: evidence from a hybrid willow system. *Oecologia* 138:547-557.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110:449-460.
- Inventaire Forestier National. 2010. La forêt française, les résultats issus des campagnes d'inventaire 2005 à 2009 : les résultats pour la région Aquitaine.
- Isbell, F., V. Calcagno, A. Hector, J. Connolly, W. S. Harpole, P. B. Reich, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, D. Tilman, J. van Ruijven, A. Weigelt, B. J. Wilsey, E. S. Zavaleta, and M. Loreau. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *477:199-202*.
- Jactel, H., G. Birgersson, S. Andersson, and F. Schlyter. 2011. Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia*:1-9.
- Jactel, H., and E. G. Brockerhoff. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10:835-848.
- Jactel, H., P. Menassieu, F. Vetillard, A. Gaulier, J. C. Samalens, and E. G. Brockerhoff. 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.
- Jobin, L. 1981. Observations on the development of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.), on Douglas-fir and western hemlock. *Canadian Forestry Service Research Notes* 1:29-30.
- Johnson, M. T. J., and A. A. Agrawal. 2005. Plant genotype and environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecology* 86:874-885.
- Johnson, M. T. J., M. J. Lajeunesse, and A. A. Agrawal. 2006. Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. *Ecology Letters* 9:24-34.



- Kagata, H., and T. Ohgushi. 2011. Ecosystem consequences of selective feeding of an insect herbivore: palatability-decomposability relationship revisited. *Ecological Entomology* 36:768-775.
- Karban, R., C. Karban, M. Huntzinger, I. Pearse, and G. Crutsinger. 2010. Diet mixing enhances the performance of a generalist caterpillar, *Platyrepia virginalis*. *Ecological Entomology* 35:92-99.
- Keith, A. R., J. K. Bailey, and T. G. Whitham. 2010. A genetic basis to community repeatability and stability. *Ecology* 91:3398-3406.
- Knops, J. M. H., D. Tilman, N. M. Haddad, S. Naeem, C. E. Mitchell, J. Haarstad, M. E. Ritchie, K. M. Howe, P. B. Reich, E. Siemann, and J. Groth. 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* 2:286-293.
- Koricheva, J., H. Vehvilainen, J. Riihimäki, K. Ruohomäki, P. Kaitaniemi, and H. Ranta. 2006. Diversification of tree stands as a means to manage pests and diseases in boreal forests: myth or reality? *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 36:324-336.
- Kotowska, A. M., J. F. Cahill, Jr., and B. A. Keddie. 2010. Plant genetic diversity yields increased plant productivity and herbivore performance. *Journal of Ecology* 98:237-245.
- Laliberte, E., and P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299-305.
- Langellotto, G., and R. Denno. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139:1-10.
- Letourneau, D. K., I. Armbricht, B. S. Rivera, J. M. Lerma, E. J. Carmona, M. C. Daza, S. Escobar, V. Galindo, C. Gutiérrez, S. D. López, J. L. Mejía, A. M. A. Rangel, J. H. Rangel, L. Rivera, C. A. Saavedra, A. M. Torres, and A. R. Trujillo. 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications* 21:9-21.
- Lewinsohn, T. M., and T. Roslin. 2008. Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters* 11:398-416.
- Loreau, M., and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72-76.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman, and D. A. Wardle. 2001. Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294:804-808.
- Losey, J. E., and M. Vaughan. 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience* 56:311-323.
- Madritch, M. D., and M. D. Hunter. 2002. Phenotypic diversity influences ecosystem functioning in an oak sandhills community. *Ecology* 83:2084-2090.
- Mauffette, Y., M. J. Lechowicz, and L. Jobin. 1984. Host preferences of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.), in southern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 13:53-60.
- McCann, K. S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405:228-233.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:178-185.
- McNair, C., G. Gries, and R. Gries. 2000. Cherry bark tortrix, *Enarmonia formosana*: Olfactory recognition of and behavioral deterrence by nonhost angio- and gymnosperm volatiles. *Journal of Chemical Ecology* 26:809-821.
- Mody, K., S. B. Unsicker, and K. E. Linsenmair. 2007. Fitness related diet-mixing by intraspecific host-plant-switching of specialist insect herbivores. *Ecology* 88:1012-1020.
- Mooney, K. A., D. S. Gruner, N. A. Barber, S. A. Van Bael, S. M. Philpott, and R. Greenberg. 2010. Interactions among predators and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:7335-7340.
- Morin, X., L. Fahse, M. Scherer-Lorenzen, and H. Bugmann. 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters* 14:1211-1219.
- Mouillot, D., S. Vileger, M. Scherer-Lorenzen, and N. W. H. Mason. 2011. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *PLoS ONE* 6.
- Mulder, C. P. H., J. Koricheva, K. Huss-Danell, P. Hogberg, and J. Joshi. 1999. Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. *Ecology Letters* 2:237-246.
- Ness, J. H., E. J. Rollinson, and K. D. Whitney. 2011. Phylogenetic distance can predict susceptibility to attack by natural enemies. *Oikos* 120:1327-1334.
- Novotny, V., and Y. Basset. 2005. Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272:1083-1090.

- Novotny, V., S. E. Miller, L. Baje, S. Balagawi, Y. Basset, L. Cizek, K. J. Craft, F. Dem, R. A. I. Drew, J. Hulcr, J. Leps, O. T. Lewis, R. Pokon, A. J. A. Stewart, G. Allan Samuelson, and G. D. Weiblen. 2010. Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 79:1193-1203.
- Ødegaard, F., O. H. Diserud, and K. Østbye. 2005. The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. *Ecology Letters* 8:612-617.
- Otway, S. J., A. Hector, and J. H. Lawton. 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of Animal Ecology* 74:234-240.
- Paine, C. E. T., N. Norden, J. Chave, P. M. Forget, C. Fortunel, K. G. Dexter, and C. Baraloto. 2011. Phylogenetic density dependence and environmental filtering predict seedling mortality in a tropical forest. *Ecology Letters* 15:34-41.
- Paiva, M. R., E. Mateus, M. H. Santos, and M. R. Branco. 2011. Pine volatiles mediate host selection for oviposition by *Thaumetopoea pityocampa* (Lep., Notodontidae). *Journal of Applied Entomology* 135:195-203.
- Paquette, A., and C. Messier. 2010. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography* 20:170-180.
- Parker, J. D., D. E. Burkepile, M. J. Lajeunesse, and E. M. Lind. 2011. Phylogenetic isolation increases plant success despite increasing susceptibility to generalist herbivores. *Diversity and Distributions* 18:1-9.
- Parker, J. D., J.-P. Salminen, and A. A. Agrawal. 2010. Herbivory enhances positive effects of plant genotypic diversity. *Ecology Letters* 13:553-563.
- Peacock, L., T. Hunter, H. Turner, and P. Brain. 2001. Does host genotype diversity affect the distribution of insect and disease damage in willow cropping systems? *Journal of Applied Ecology* 38:1070-1081.
- Pearse, I. S., and A. L. Hipp. 2009. Phylogenetic and trait similarity to a native species predict herbivory on non-native oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:18097-18102.
- Potts, S. G., B. Vulliamy, A. Dafni, G. Ne'eman, and P. Willmer. 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84:2628-2642.
- Potvin, C., and N. J. Gotelli. 2008. Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. *Ecology Letters* 11:217-223.
- Proches, S., F. Forest, R. Veldtman, S. L. Chown, R. M. Cowling, S. D. Johnson, D. M. Richardson, and V. Savolainen. 2009. Dissecting the plant-insect diversity relationship in the Cape. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51:94-99.
- Qian, H., W. D. Kissling, X. L. Wang, and P. Andrews. 2009. Effects of woody plant species richness on mammal species richness in southern Africa. *Journal of Biogeography* 36:1685-1697.
- Randlkofer, B., E. Obermaier, and T. Meiners. 2007. Mother's choice of the oviposition site: balancing risk of egg parasitism and need of food supply for the progeny with an infochemical shelter? *Chemoecology* 17:177-186.
- Reich, P. B., D. Tilman, F. Isbell, K. Mueller, S. E. Hobbie, D. F. B. Flynn, and N. Eisenhauer. 2012. Impacts of Biodiversity Loss Escalate Through Time as Redundancy Fades. *Science* 336:589-592.
- Reusch, T. B. H., A. Ehlers, A. Hammerli, and B. Worm. 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:2826-2831.
- Riihimäki, J., P. Kaitaniemi, J. Koricheva, and H. Vehviläinen. 2005. Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia* 142:90-97.
- Root, R. B. 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95-124.
- Roscher, C., V. M. Temperton, M. Scherer-Lorenzen, M. Schmitz, J. Schumacher, B. Schmid, N. Buchmann, W. W. Weisser, and E. D. Schulze. 2005. Overyielding in experimental grassland communities - irrespective of species pool or spatial scale. *Ecology Letters* 8:419-429.
- Scherber, C., N. Eisenhauer, W. W. Weisser, B. Schmid, W. Voigt, M. Fischer, E.-D. Schulze, C. Roscher, A. Weigelt, E. Allan, H. Beszler, M. Bonkowski, N. Buchmann, F. Buscot, L. W. Clement, A. Ebeling, C. Engels, S. Halle, I. Kertscher, A.-M. Klein, R. Koller, S. König, E. Kowalski, V. Kummer, A. Kuu, M. Lange, D. Lauterbach, C. Middelhoff, V. D. Migunova, A. Milcu, R. Müller, S. Partsch, J. S. Petermann, C. Renker, T. Rottstock, A. Sabais, S. Scheu, J. Schumacher, V. M. Temperton, and T. Tschamtké. 2010a. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468:553-556.
- Scherber, C., J. Heimann, G. Kohler, N. Mitschunas, and W. W. Weisser. 2010b. Functional identity versus species richness: herbivory resistance in plant communities. *Oecologia* 163:707-717.

- Scherber, C., A. Milcu, S. Partsch, S. Scheu, and W. W. Weisser. 2006a. The effects of plant diversity and insect herbivory on performance of individual plant species in experimental grassland. *Journal of Ecology* 94:922-931.
- Scherber, C., P. N. Mwangi, V. M. Temperton, C. Roscher, J. Schumacher, B. Schmid, and W. W. Weisser. 2006b. Effects of plant diversity on invertebrate herbivory in experimental grassland. *Oecologia* 147:489-500.
- Schoonhoven, L. M., J. J. A. v. Loon, and M. Dicke. 2005. *Insect-plant biology*, 2nd edition. Oxford University press, New York.
- Schuldt, A., S. Both, H. Bruelheide, W. Hardtle, B. Schmid, H. Z. Zhou, and T. Assmann. 2011. Predator Diversity and Abundance Provide Little Support for the Enemies Hypothesis in Forests of High Tree Diversity. *PLoS ONE* 6.
- Siemann, E., D. Tilman, J. Haarstad, and M. Ritchie. 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist* 152:738-750.
- Sobek, S., C. Scherber, I. Steffan-Dewenter, and T. Tscharntke. 2009. Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia* 160:279-288.
- Southwood, T. R. E., G. R. W. Wint, C. E. J. Kennedy, and S. R. Greenwood. 2004. Seasonality, abundance, species richness and specificity of the phytophagous guild of insects on oak (*Quercus*) canopies. *European Journal of Entomology* 101:43-50.
- Southwood, T. R. E., G. R. W. Wint, C. E. J. Kennedy, and S. R. Greenwood. 2005. The composition of the arthropod fauna of the canopies of some species of oak (*Quercus*). *European Journal of Entomology* 102:65-72.
- Srivastava, D. S., M. W. Cadotte, A. A. M. MacDonald, R. G. Marushia, and N. Mirotchnick. 2012. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters* in press:n/a.
- Stein, C., S. B. Unsicker, A. Kahmen, M. Wagner, V. Audorff, H. Auge, D. Prati, and W. W. Weisser. 2010. Impact of invertebrate herbivory in grasslands depends on plant species diversity. *Ecology* 91:1639-1650.
- Stenberg, J. A., and L. Ericson. 2007. Visual cues override olfactory cues in the host-finding process of the monophagous leaf beetle *Altica engstroemi*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 125:81-88.
- Tack, A. J. M., M. T. J. Johnson, and T. Roslin. 2012. Sizing up community genetics: it's a matter of scale. *Oikos* 121:481-488.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, and E. Siemann. 1997a. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277:1300-1302.
- Tilman, D., C. L. Lehman, and K. T. Thomson. 1997b. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:1857-1861.
- Tilman, D., P. B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke, and C. Lehman. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294:843-845.
- Tilman, D., P. B. Reich, and J. M. H. Knops. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441:629-632.
- Unsicker, S., A. Oswald, G. Köhler, and W. Weisser. 2008. Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore. *Oecologia* 156:313-324.
- Unsicker, S. B., N. Baer, A. Kahmen, M. Wagner, N. Buchmann, and W. W. Weisser. 2006. Invertebrate herbivory along a gradient of plant species diversity in extensively managed grasslands. *Oecologia* 150:233-246.
- Vehvilainen, H., J. Koricheva, and K. Ruohomaki. 2007. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* 152:287-298.
- Vehvilainen, H., J. Koricheva, K. Ruohomaki, T. Johansson, and S. Valkonen. 2006. Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. *Basic and Applied Ecology* 7:1-11.
- Verheyen, K., H. Bulteel, C. Palmborg, B. Olivie, I. Nijs, D. Raes, and B. Muys. 2008. Can complementarity in water use help to explain diversity-productivity relationships in experimental grassland plots? *Oecologia* 156:351-361.
- Vialatte, A., R. I. Bailey, C. Vasseur, A. Matocq, M. M. Gossner, D. Everhart, X. Vitrac, A. Belhadj, A. Ernoult, and A. Prinzing. 2010. Phylogenetic isolation of host trees affects assembly of local Heteroptera communities. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 277:2227-2236.
- Vila, M., J. Vayreda, L. Comas, J. Josep Ibanez, T. Mata, and B. Obon. 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* 10:241-250.

- Villéger, S., N. W. H. Mason, and D. Mouillot. 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology* 89:2290-2301.
- Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang, C. H. Albert, C. Hulshof, V. Jung, and J. Messier. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27:244-252.
- Ward, L. K., and D. F. Spalding. 1993. Phytophagous British insects and mites and their food-plant families: total numbers and polyphagy. *Biological Journal of the Linnean Society* 49:257-276.
- White, J. A., and T. G. Whitham. 2000. Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* 81:1795-1803.
- Whitham, T. G., J. K. Bailey, J. A. Schweitzer, S. M. Shuster, R. K. Bangert, C. J. Leroy, E. V. Lonsdorf, G. J. Allan, S. P. DiFazio, B. M. Potts, D. G. Fischer, C. A. Gehring, R. L. Lindroth, J. C. Marks, S. C. Hart, G. M. Wimp, and S. C. Wooley. 2006. A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics* 7:510-523.
- Whitham, T. G., W. P. Young, G. D. Martinsen, C. A. Gehring, J. A. Schweitzer, S. M. Shuster, G. M. Wimp, D. G. Fischer, J. K. Bailey, R. L. Lindroth, S. Woolbright, and C. R. Kuske. 2003. Community and ecosystem genetics: A consequence of the extended phenotype. *Ecology* 84:559-573.
- Whitlock, R., J. P. Grime, R. Booth, and T. Burke. 2007. The role of genotypic diversity in determining grassland community structure under constant environmental conditions. *Journal of Ecology* 95:895-907.
- Whitlock, R., J. P. Grime, and T. Burke. 2010. Genetic variation in plant morphology contributes to the species-level structure of grassland communities. *Ecology* 91:1344-1354.
- Whittaker, R. J. 2010. Meta-analyses and megamistakes: calling time on meta-analysis of the species richness productivity relationship. *Ecology* 91:2522-2533.
- Wielgoss, A., Y. Clough, B. Fiala, A. Rumede, and T. Tschardt. 2012. A minor pest reduces yield losses by a major pest: plant-mediated herbivore interactions in Indonesian cacao. *Journal of Applied Ecology* 49:465-473.
- Wimp, G. M., G. D. Martinsen, K. D. Floate, R. K. Bangert, and T. G. Whitham. 2005. Plant genetic determinants of arthropod community structure and diversity. *Evolution* 59:61-69.
- Wimp, G. M., S. Wooley, R. K. Bangert, W. P. Young, G. D. Martinsen, P. Keim, B. Rehill, R. L. Lindroth, and T. G. Whitham. 2007. Plant genetics predicts intra-annual variation in phytochemistry and arthropod community structure. *Molecular Ecology* 16:5057-5069.
- Wolters, V., J. Bengtsson, and A. S. Zaitsev. 2006. Relationship among species richness of different taxa. *Ecology* 87:1886-1895.
- Yguel, B., R. Bailey, N. D. Tosh, A. Vialatte, C. Vasseur, X. Vitrac, F. Jean, and A. Prinzing. 2011. Phytophagy on phylogenetically isolated trees: why hosts should escape their relatives. *Ecology Letters* 14:1117-1124.
- Zhang, Q.-H., and F. Schlyter. 2003. Redundancy, synergism, and active inhibitory range of non-host volatiles in reducing pheromone attraction in European spruce bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* 101:299-310.
- Zhang, Q.-H., and F. Schlyter. 2004. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology* 6:1-20.
- Zhang, Y., and J. Adams. 2011. Top-down control of herbivores varies with ecosystem types. *Journal of Ecology* 99:370-372.



## CHAPITRE 2

---

## 2. Quand la biodiversité augmente avec la biodiversité

---

► **Castagneyrol & Jactel** (2012) Unravelling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis, *Ecology*, *in press* ◀



## 2.1. Contexte de l'article

Face au déclin actuel de la biodiversité (Mace et al. 2005b, Millennium Ecosystem Assessment 2005, Barnosky et al. 2011), et compte tenu de l'importance de la biodiversité pour le fonctionnement des écosystèmes et le bien-être des sociétés humaines (Mace et al. 2005b, Millennium Ecosystem Assessment 2005, Keesing et al. 2010b, Mace et al. 2012), la mise en place de méthodes permettant d'associer rapidité et efficacité dans l'estimation de la biodiversité apparaît urgente. Il en est de même pour l'identification d'espèces dont la présence dans un habitat est révélatrice d'une biodiversité importante.

Deux grandes approches peuvent être utilisées pour réaliser un inventaire rapide de la biodiversité (*Rapid Biodiversity Assessment, RBA*) d'un habitat donné : une approche parataxinomique et une approche corrélative. La première approche consiste en la description d'unités parataxinomiques (*i.e.* des espèces morphologiques ne correspondant pas nécessairement des taxons valides) basées sur la morphologie des échantillons récoltés (Oliver and Beattie 1993, Krell 2004). La seconde consiste à déduire la richesse spécifique d'un taxon à partir de celle d'un autre taxon (Duelli and Obrist 1998, Báldi 2003, Duelli and Obrist 2003, Wolters et al. 2006a). Au sein d'un même ordre – par exemple l'ordre des coléoptères – le nombre de genre et le nombre de familles sont tous deux corrélés avec le nombre d'espèces (*e.g.* Báldi 2003, Wolters et al. 2006a), de sorte qu'il est possible d'estimer la richesse spécifique totale en se basant sur la diversité observée dans les niveaux taxinomiques supérieurs. Cette approche peut s'extrapoler aux corrélations entre un taxon et toutes les espèces d'un habitat (Duelli and Obrist 1998) ou entre taxons éloignés sur le plan phylogénétique (Wolters et al. 2006a).

Les plantes étant à la base des réseaux trophiques dans la majorité des écosystèmes, elles jouent un rôle fondamental dans la structure de la biodiversité (Lewinsohn and Roslin 2008, Scherber et al. 2010a). Dans cette étude, nous montrons que la diversité des plantes peut être utilisée comme un indicateur de la diversité des animaux. De manière générale, le nombre d'espèces animales est positivement corrélé au nombre d'espèces de plantes et ce quel que soit le taxon, l'habitat ou l'échelle spatiale considérés. En revanche, cette corrélation est plus forte lorsque elle est établie à partir d'inventaires de biodiversité réalisés dans plusieurs habitats (diversité  $\gamma$ , *e.g.* milieu forestier + prairie + bordure de champ cultivé) plutôt que dans un seul habitat (diversité  $\alpha$ , *e.g.* forêt ou prairie). Enfin, concernant les seuls arthropodes, la corrélation entre la richesse spécifique des plantes et celles des arthropodes est plus forte pour les herbivores et les pollinisateurs – qui dépendent directement des plantes pour leur alimentation – que pour prédateurs et les détritivores qui ne dépendent qu'indirectement de la ressources végétale. Il ressort de cette étude que l'inventaire de la diversité des végétaux sur différents sites (milieux perturbés/non perturbés, habitats forestiers/milieus ouverts...) peut être utilisé pour permettre la comparaison inter-sites de la diversité des animaux associés. En revanche, la possibilité d'utiliser cette approche corrélative pour évaluer l'évolution de la biodiversité dans le temps est discutée.

## 2.2. Unravelling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis

**Abstract.** In the face of unprecedented loss of biodiversity, cross-taxon correlates have been proposed as a means of obtaining quantitative estimates of biodiversity for identifying habitats of important conservation value. Habitat type, animal trophic level and the spatial extent of studies would be expected to influence the strength of such correlations. We investigated these effects, by carrying out a meta-analysis of 320 case studies of correlations between plant and animal species richnesses. The diversity of arthropods, herpets, birds and mammals significantly increased with plant diversity regardless of species habitat. However, correlations were stronger when plant and animal species richnesses were compared between habitats ( $\gamma$  diversity) than within single habitats ( $\alpha$  diversity). For arthropods, both the coefficient of correlation and the slope of the regression line were also greater for primary than for secondary consumers. These findings substantiate the use of plant species richness as an indicator of the diversity of animal taxa over space.

**Keywords:** Biodiversity, plant, animal,  $\alpha$  diversity,  $\gamma$  diversity, trophic level, correlation, meta-analysis

### 2.2.1. Introduction

---

The current loss of biodiversity (Mace *et al.* 2005a) has become a major environmental concern (Butchart *et al.* 2010). In addition to raising concern about the conservation of endangered species, this loss may have detrimental effects on the functioning of ecosystems (Hector and Bagchi 2007a) and on human well-being (Keesing *et al.* 2010a). Estimations of the number of species living in a given area should therefore improve the identification of habitats with the highest conservation value (Lewandowski *et al.* 2010) and of ecosystems at highest risk of dysfunction (Hector and Bagchi 2007a).

It is not possible to count all species (Novotny *et al.* 2006), but two approaches have been developed for the estimation of biodiversity: the use of surrogates and correlates. Surrogates are individual species that are easy to sample, the presence of which is thought to be predictive of the presence of other species in the community (Caro and O'Doherty 1999). Surrogate species are commonly used to identify areas for protection, but their presence or abundance rarely provides information about the numbers of associated species present (e.g. Noss 1990, Caro and O'Doherty 1999, Favreau *et al.* 2006). Cross-taxon correlates are more likely to provide quantitative estimates of biodiversity. This approach is based on the wide variety of biotic interactions between species and is illustrated by the observation that many species become extinct following the loss of other species, due to functional dependence between species (Koh *et al.* 2004). These ecological links have been used to substantiate the statistical correlations in species richness between different taxa occurring at the same site (Siemann 1998, Novotny *et al.* 2002, Dyer *et al.* 2007).



As herbivores feed on plants and predators eat herbivores, it has been hypothesized that animal diversity increases with increasing plant diversity. Some observational (Sobek et al. 2009b) and experimental (Siemann 1998, Haddad et al. 2009) studies have provided support for this hypothesis. If trophic interactions underlie this relationship, then the strength of correlations with plant diversity would also be expected to be lower for secondary consumers than for primary consumers (Scherber et al. 2010a). However, correlations between the species richnesses of different taxa may also result from common responses to the same evolutionary (*i.e.* same patterns of diversification) or environmental drivers at the regional (biogeographic processes) or local (dispersal abilities, abiotic constraints) scale (Belyea and Lancaster 1999).

Despite broad acceptance of the current view that animal species richness should increase with plant species richness (Wolters et al. 2006b, Lewinsohn and Roslin 2008), the strength of this correlation, its determinism and the relevance of plant species richness as a correlate for animal diversity are still a matter of debate (Vessby *et al.* 2002, Lewandowski *et al.* 2010, Santi *et al.* 2010). We identified five possible causes of inconstancy in magnitude of plant – animal species richness correlations: 1) as the species-area relationship differs between taxa, the spatial extent of the study may affect correlations between animal and plant species richnesses, (Jetz *et al.* 2009, Qian and Kissling 2010); 2) not all animal taxa are related to plants in the same way, with some animals requiring specific host plants (*e.g.* gall-producing insects) whereas others depend on the diversity of plant resources (*e.g.* ungulate mammals), potentially resulting in a ‘taxonomic bias’ in the plant-animal diversity correlation (Vessby *et al.* 2002, Grill *et al.* 2005, Jetz *et al.* 2009, Santi *et al.* 2010); 3) some habitats, such as woodlands, accommodate larger numbers of perennial plant species, allowing more stable trophic interactions between animal and plants. Biodiversity patterns would therefore also be expected to vary between habitats for a given taxon (*e.g.* Grill *et al.* 2005, Baur *et al.* 2007, Ding *et al.* 2008); 4) if such a ‘habitat bias’ exists, then the strength of correlations between plant and animal diversity may be habitat-dependent, accounting for differences in the conclusions drawn in studies comparing plant and animal diversity within ( $\alpha$  diversity) and between ( $\gamma$  and  $\beta$  diversity) habitats (Sobek et al. 2009b) and finally 5) as herbivores feed on plants whereas carnivores do not, plant diversity may explain a different part of variability of animal diversity, depending on the position of the animals in the food web (*i.e.* herbivores, predators and detritivores) (Siemann *et al.* 1998).

We present here the results of a meta-analysis of correlations between plant and animal species richness based on explicit hypotheses. More precisely, we tested five hypotheses: 1) the strength of correlations between plant and animal diversity varies with animal taxon and 2) is higher in perennial habitats (*i.e.* woodlands); 3) correlations are generally weaker for secondary than for primary consumers; 4) and for  $\alpha$  diversity than for  $\gamma$  diversity and 5) may depend on spatial scale. We found that, overall, animal species richness increased significantly with plant species richness. However, this relationship varied considerably with the trophic level of animals and with the way in which biodiversity was measured. These findings provide important information for our understanding of biodiversity patterns over space and may facilitate the development of relevant biodiversity indicators.

## 2.2.2. Materials and methods

---

### a) Data collection

We searched for published studies reporting correlations between plant species richness and animal species richness in the ISI Web of Science database, using various combinations of relevant terms, such as: ('plant' or 'vegetation' or 'grass' or 'herb' or 'forb' or 'shrub' or 'tree') and ('invertebrate' or 'mollusc' or 'snail' or 'slug' or 'arthropod' or 'spider' or 'insect' or 'coleoptera' or 'carab' or 'beetle' or 'weevil' or 'saproxylic beetle' or 'lepidoptera' or 'butterfly' or 'moth' or 'diptera' or 'hoverfly' or 'heteroptera' or 'bug' or 'aphid' or 'hymenoptera' or 'beetle' or 'pollinator' or 'parasitoid' or 'orthoptera' or 'grasshopper' or 'vertebrate' or 'herpet' or 'reptile' or 'amphibian' or 'snake' or 'bird' or 'mammal') and ('diversity' or 'richness'). We also surveyed the references cited in the articles we retrieved.

We first selected the articles retrieved that reported quantitative estimations of biodiversity (*i.e.* species richness, species diversity, Shannon's, Fisher's or Simpson's diversity index) for both plants and animals. This resulted in the selection of about 150 articles. However, data on marine and freshwater ecosystems were scarce, so we focused our survey of the literature on terrestrial ecosystems. As a means of ensuring unambiguous interpretation, we chose to include in the meta-analysis only studies that used species richness rather than any other form of biological diversity measurement. When results for animal and plant richness correlations were reported for several years in the same study, we used the averaged values of the correlation across years to avoid pseudo-replications.

### b) Calculating effect sizes with correlation coefficients

We quantified the relationship between plant and animal species richness by extracting correlation coefficient ( $r$ ) values from the text and tables. We used Pearson's, Kendall's and Spearman's correlations. If correlation coefficients were not directly available but could be calculated from a graph or a table, we extracted numerical values by digitizing the figure and plotting simple linear regressions, as in most published studies on this topic. We used Fisher's  $z$ -transformation to calculate an effect size for each individual study:

$$z = \frac{1}{2} \times \log \left( \frac{1+r}{1-r} \right)$$

The asymptotic variance of  $z$  ( $s_z^2$ ) was calculated as  $s_z^2 = 1/(n-3)$ , where  $n$  corresponds to the number of point data used in regressions, plotted on figures or reported by the authors (Borenstein *et al.* 2009). When missing,  $n$  values were retrieved from tables, appendixes or after digitizing figures (only visible data points were used). As the conditional variance is inversely related to  $n$ , studies with larger sample sizes had a greater weight. Unlike  $r$ , which must lie between  $-1$  and  $+1$ ,  $z$  ranges from  $-\infty$  to  $+\infty$ . A positive  $z$  value implies that there is a positive correlation between plant species richness and animal species richness.

We combined effect sizes across all studies to obtain the grand mean effect size (Gurevitch and Hedges 1999). The mean effect size  $z$  represents the weighted average of relationships between plant species richness and animal species richness. Effects were considered statistically significant if the 95% bias-corrected bootstrap confidence interval (hereafter referred to as CI) calculated with 9999 iterations did not include zero. Analyses were performed on Fisher's  $z$  statistics, but, for the sake of convenience, we back-transformed  $z$  values to obtain correlation coefficients ( $r$ ) in the 'results' section.

### c) Calculation of effect sizes with slope coefficients

In addition, we tested the strength of the relationship between plant and animal species richness (*i.e.* the rate of change in animal species richness for a given change in plant species richness), by calculating the slopes of the linear regressions between plant species richness and animal species richness and the standard deviation of these slopes. This analysis was restricted to arthropods, because too few published data were available for other taxa. Standardised regression slopes were generated by the weighted least squares approach (Bini *et al.* 2001, Becker and Wu 2007): we calculated a weighted mean of slopes ( $b$ ), by combining slopes  $b_i$  of each  $i^{\text{th}}$  study ranging from 1 to  $k$  as:

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

where  $w_i$  is the reciprocal of the variance of the slope of the  $i^{\text{th}}$  study:  $w_i = 1/s^2(b_i)$ .

The variance of combined slope  $b$  was calculated as:

$$s_b^2 = \frac{1}{\sum_{i=1}^k w_i}$$

Bootstrap procedures were used to estimate the confidence intervals around  $b$  (Rosenberg *et al.* 2000). This method has the same advantages and limitations as standard effect size calculation (Becker and Wu 2007).

### d) Documenting explanatory covariates

We tested the effect of four covariates on the magnitude of the relationship between plant and animal species richness.

**Spatial extent:** As described by Rahbek (2005), we defined the spatial extent as 'the inference space over which comparisons were made'. *A priori* categorization was avoided by treating spatial extent as a continuous variable. When this information was not provided in the publication, we estimated it as the area of the smallest rectangle encompassing all the sampled sites. Spatial extent (m<sup>2</sup>) was log<sub>10</sub>-transformed (Appendix 1, p. 175) to account for the considerable variation between individual studies. As specific meta-analyses showed no significant effect of spatial extent on plant-animal species richness correlations (see *Results*

§ 2.2.3), we reintroduced studies for which the sampled area could not be calculated but obviously fell into the range of spatial variation of other studies in the same analysis.

**Diversity metric:** As described by Whittaker (1960), we defined  $\alpha$  diversity as the number of species found in a given habitat, and  $\gamma$  diversity as the number of species found in a range of different habitats combined in a single study. We therefore qualified  $\alpha$  diversity studies as those reporting species richness in structurally and functionally equivalent patches of the same habitat (*e.g.* conifer stands, broadleaved stands, mixed stands within the woodland habitat). Conversely, case studies on species richness calculated across different habitats (*e.g.* in both grasslands and woodlands) were considered as  $\gamma$  diversity studies.

**Trophic level:** When unambiguous information about trophic levels was reported in individual studies (*e.g.* Siemann *et al.* 1998), arthropods were classified on the basis of four functional categories, referred as trophic levels for convenience: primary consumers ('herbivores'), secondary consumers ('predators'), detritivores and pollinators. We classified moths (Lepidoptera), Homoptera, Orthoptera, Chrysomelidae and Curculionidae as primary consumers and spiders and insect parasitoids (and the corresponding families) as secondary consumers. Several studies reported correlations between flowering plant species diversity and pollinators, including bees, hoverflies and butterflies. For the sake of consistency, butterflies (Lepidoptera) and Syrphidae were classified as pollinators in other case studies, because most of these insects pollinate flowers as adults, the stage sampled in the retrieved publications. Studies reporting on arthropods without clear distinction between trophic levels (*e.g.* ants and ground beetles can be carnivores or granivores) were not included in the analysis.

In some cases, several animal subtaxa (*e.g.* Lepidoptera and Coleoptera for arthropods) or subgroups of consumers (*e.g.* insect parasitoids and predators for secondary consumers) were considered in the same study and their species richnesses were correlated with the same plant species richness. These particular comparisons are therefore not truly independent. We avoided problems of non independence or pseudoreplication of observations in the meta-analysis, by calculating an average effect size at the publication-level (*e.g.* for arthropods or secondary consumers in the examples given). For this test, we used the method proposed by Borenstein *et al.* (2009) for multiple comparisons within a study (Appendix 2, p. 192). The outcome was almost identical to that obtained with the complete dataset, with a similar mean effect size per explanatory covariate (see 'results', § 2.2.3) and comparable effects of covariates (Appendix 2, p. 192). We therefore decided to use the 320 correlations, to maximize the retention of information and to benefit from a greater statistical power.

**Habitat type:** We defined 'habitat' as all environments with common ecological properties. We classified as 'woodlands' environments in which trees were the dominant plant species (including 'forests', 'woodlands', 'forested savannahs', 'scrublands' and 'forest understoreys'). Similarly, we classified as 'grasslands' environments in which plant communities were dominated by herbaceous species (including 'pastures', 'meadows' and

‘field margins’). Studies reporting plant-animal species richness correlations across different habitats were classified as “Multiple habitats” studies.

We avoided problems associated with confounding factors (e.g. if  $\alpha$  diversity studies were carried out only in woodlands, the effects of diversity metrics and habitat would be confounded), by constructing independent subsets of data to address specific questions. We carried out five different meta-analyses in a hierarchical approach (see ‘*results*’, § 2.2.3, and Appendix 1, p. 175). This avoided the need to use individual data points more than once in any given analysis (Whittaker 2010b).

The ‘spatial extent effect’ was tested separately for  $\gamma$  and  $\alpha$  diversity studies. For  $\gamma$  diversity, we plotted  $z$  values against spatial extent (log area) for each taxon separately. For  $\alpha$  diversity studies, regression analyses were carried out for each combination of two taxa (arthropods and birds) and two habitats (woodlands and grasslands) separately. Given the absence of a ‘spatial extent effect’ on the correlation between plant richness and arthropod or bird richness in  $\alpha$  and  $\gamma$  diversity studies (Table 2 in the ‘*results*’ section, § 2.2.3), this factor was not taken into account in further meta-analyses with these two taxa, and the corresponding studies were pooled.

We assessed the ‘habitat effect’ ( $\alpha$  diversity) on plant-animal richness correlations only for arthropods and birds, because too few publications were available for mammals and herpets. Given the absence of a significant ‘habitat effect’ (Figure 13 in the ‘*results*’ section, § 2.2.3), we pooled studies carried out in different habitats.

We then assessed the effect of the ‘biodiversity metric’ used on the correlation between plant and animal species richness, by comparing mean correlation values in  $\alpha$  vs  $\gamma$  diversity studies on arthropods and birds, regardless of habitat or spatial extent.

The ‘trophic level effect’ on correlations between plant and animal species richness was assessed with data for arthropods, by comparing primary consumers, secondary consumers, detritivores and pollinators. As the diversity metric used had a significant effect on correlations (Figure 13), we assessed the trophic level effect separately for  $\alpha$  and  $\gamma$  diversity studies. For the same reason, we assessed the taxon effect by comparing correlations between plant richness and the richness of arthropods and birds in  $\alpha$  diversity studies and the richness of arthropods, birds, herpets and mammals in  $\gamma$  diversity studies.

Finally, we decided to discard case studies on croplands ( $n= 10$ ), molluscs ( $n = 4$ ), earthworms and nematodes ( $n= 3$ ), because they were too few and not evenly replicated across classes of explanatory covariates (for example, all studies on croplands concerned the  $\alpha$  diversity of arthropods, making it impossible to separate habitat, taxon and biodiversity metric effects). Because cases of  $\gamma$  diversity in detritivore arthropods originated from only two studies, we did not use them for testing the trophic level effect in  $\gamma$  diversity studies in order to reduce the publication bias. This meta-analysis was therefore based on 320 case studies derived from 103 articles published between 1972 and 2010 (Appendices 1 and 3, p. 175 and 193).

We used a random effect model to test the effect of spatial extent, as a continuous variable, on effect size (Gurevitch and Hedges 1999). We used a mixed-effect model to assess between-class heterogeneity (for each covariate) and to evaluate the significance of the class effect (Gurevitch and Hedges 1999), assuming a fixed effect across classes and a random effect within classes (Borenstein *et al.* 2009). The classes were “woodland” and “grassland” for the “habitat” covariate, or “ $\alpha$ ” and “ $\gamma$ ” for the “diversity metric” covariate for example. The weighted mean effect size and a bias-corrected bootstrap confidence interval were then calculated for each class of covariate. We calculated the variation in effect size explained by the categorical model ( $Q_{\text{Between}}$  or  $Q_{\text{B}}$ ). This between-class heterogeneity was tested against a  $\chi^2$  distribution, to evaluate the significance of the class effect.

When multiple tests were carried out on the same data set, the resulting  $P$ -values were assessed against a Bonferroni-adjusted  $\alpha$  level.

We checked the data set for publication bias, with the weighted fail-safe number, as modified by Rosenberg (Rosenberg 2005). The fail-safe number is the number of non significant, unpublished or missing studies that would have to be added to a meta-analysis to convert the result of the meta-analysis from significant to non significant. The most common fail-safe number used is Rosenthal’s number. This test accounts for the lower publication frequency of studies with non significant results than of studies reporting significant results (Arnqvist and Wooster 1995). This number was compared with the conservative  $5k+10$  (Rosenberg *et al.* 2000), where  $k$  is the total number of individual comparisons. We also drew funnel plots, which we assessed by eye to identify potential publication bias and abnormalities in data structure (Rosenberg *et al.* 2000). All meta-analyses were conducted with Metawin 2.0 software (Rosenberg *et al.* 2000).

### 2.2.3. Results

---

Overall, our meta-analysis confirmed that there was a significant positive correlation between plant species richness and animal species richness, with a grand mean effect size ( $r$ ) of +0.45, which is significantly different from zero (CI = +0.40 to +0.49). More than 80% of the case studies (260 out of 320) reported positive correlations. On average, plant species richness accounted for 20% of the variability ( $r^2$ ) of animal diversity. Furthermore, the funnel plot identified no outliers, with no deficit of values close to zero, suggesting that our results were unlikely to be affected by publication bias. This lack of bias was confirmed by the high weighted Rosenthal’s number (315 027), which was about 200 times higher than the conservative value of 1610.

#### a) Effect of spatial extent on plant and animal species richness correlations

For studies on  $\alpha$  diversity, there was no significant effect of spatial extent on the coefficient of correlation between plant and animal species richness (Table 2) for any taxon (arthropods, birds and mammals) or any habitat (woodland or grassland). For  $\gamma$  diversity studies, spatial

extent had no significant effect on the coefficient of correlation between plant species richness and arthropod or bird species richness (Table 2), but it did have a significant and positive effect on correlations with herpet and mammal species richness. We therefore pooled the data for different spatial extents for arthropods and birds, to increase statistical power for further tests of covariates.

**Table 2 :** Effects of spatial extent ( $\log_{10}$  area,  $m^2$ ) on plant-animal species richness correlations, in  $\alpha$  and  $\gamma$  diversity studies involving arthropods, birds, herpets and mammals in woodlands or grasslands.

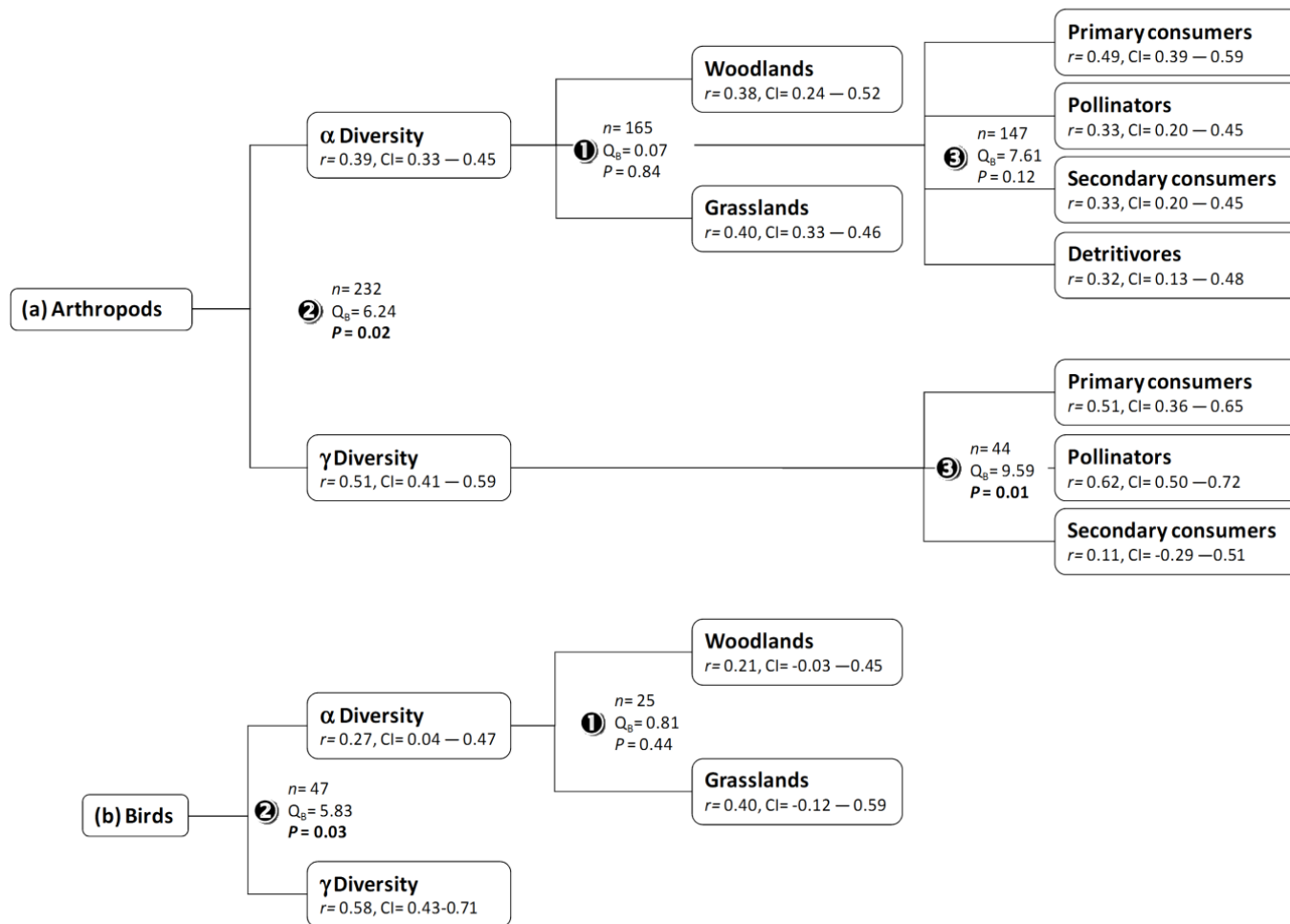
Diversity and taxa	Habitat	<i>N</i>	Range [ $\log_{10}(\text{area})$ ]	<i>Q</i>	<i>P</i> ( $\chi^2$ )
$\alpha$					
Arthropods	woodlands	69	7.0–10.5	1.34	0.25
	grasslands	85	4.2–11.4	0.01	0.91
Birds	woodlands	21	7.2–10.8	1.45	0.23
	grasslands	4	9.1–10.0	0.05	0.82
Mammals	woodlands	6	7.2–10.3	0.48	0.49
Herps	woodlands	4	7.2–9.3	1.54	0.21
$\gamma$					
Arthropods	multiple	64	5.2–12.8	0.11	0.73
Birds	multiple	22	6.5–13.0	1.29	0.26
Herps	multiple	10	8.6–13.0	17.74	<0.0001
Mammals	multiple	14	9.2–13.0	13.42	0.0003

### b) Effect of habitat on plant–animal species richness correlations

For birds or arthropods in  $\alpha$  diversity studies, the type of habitat (grasslands vs woodlands) had no significant effect on the coefficient of correlation between plant species richness and animal species richness (Figure 13). We could therefore pool studies carried out in woodland and grassland, to test for the effects of other covariates with greater statistical power.

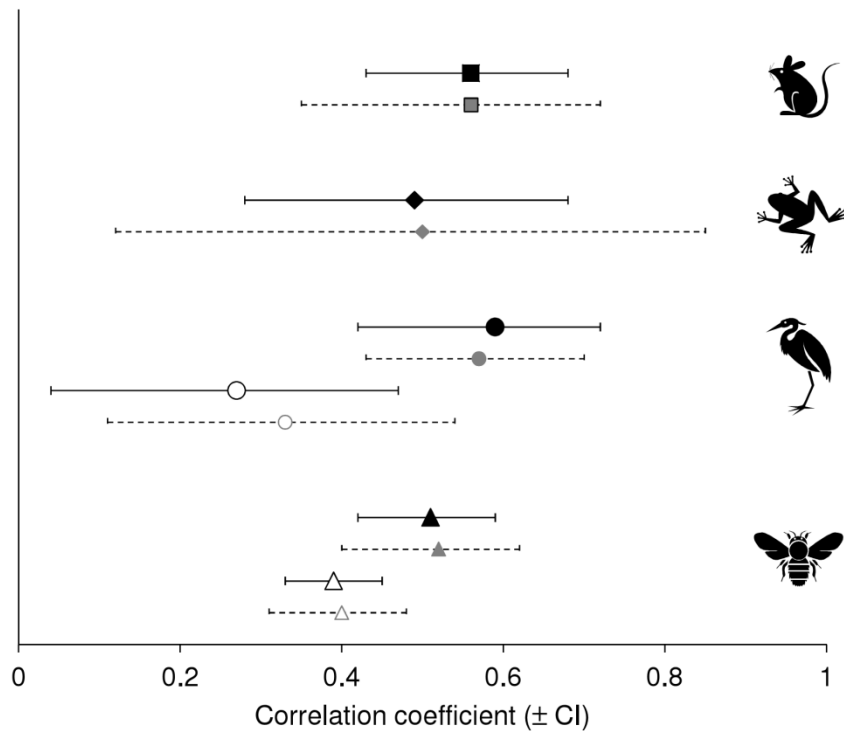
### c) Effect of taxon on plant-animal species richness correlations

When case studies on different habitats and spatial scales were pooled, there were no significant differences in plant-animal species richness correlation either between birds and arthropods in  $\alpha$  diversity studies ( $n= 190$ ,  $Q_B= 1.64$ ,  $P= 0.27$ , Figure 14) or between birds, arthropods, mammals and herpets in  $\gamma$  diversity studies ( $n= 116$ ,  $Q_B= 1.03$ ,  $P= 0.82$ , Figure 14, p. 65).



**Figure 13: Summary of the effects of (1) habitat, (2) diversity metric and (3) trophic level on correlations between plant richness and (a) arthropod and (b) bird species richness.**  $n$ : number of case studies;  $Q_B$ : Between-classes heterogeneity;  $P$ : p-value,  $r \pm CI$ : mean correlation coefficient  $\pm$  95% bias-corrected bootstrap confidence interval.





**Figure 14: Effect of the type of diversity metric on mean coefficients of correlation between plant and animal species richness:** for  $\alpha$  (open symbols) and  $\gamma$  (closed symbols) diversity studies on mammals (squares), birds (circles), herpets (diamonds) and arthropods (triangles) for the full dataset (solid lines) and for data averaged at the taxon level within each publication (dashed lines).

#### d) Effects of the biodiversity metric on plant-animal species richness correlations

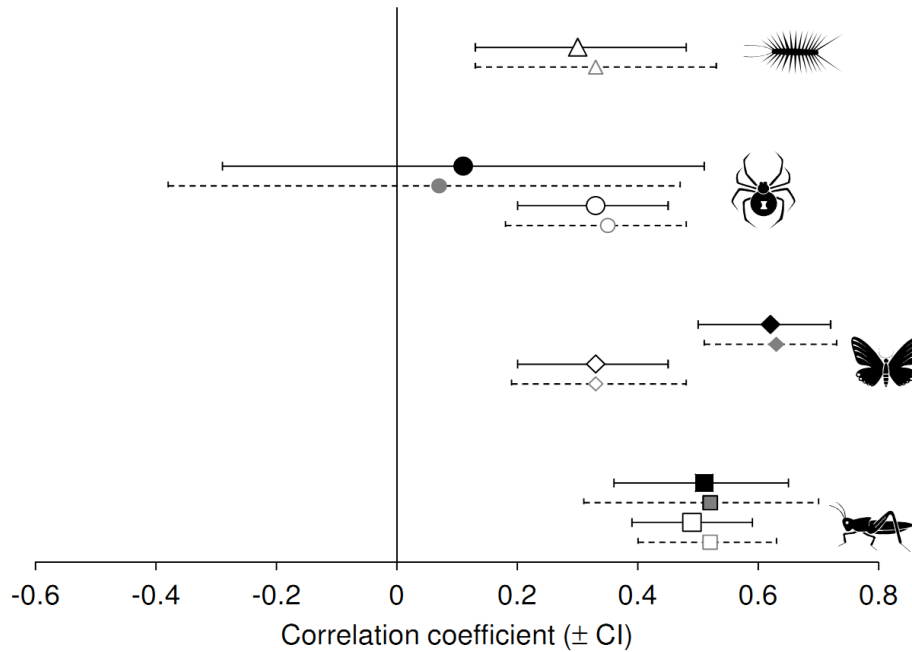
In both arthropods and birds, correlations between animal species richness and plant species richness were consistently stronger in  $\gamma$  diversity studies than in  $\alpha$  diversity studies (Figure 14). The effect of the biodiversity metric was significant for both arthropods and birds (Figure 13, p. 64).

We could not test the effect of biodiversity metrics for mammals and herpets, because there was a significant effect of spatial extent on correlations between plant richness and herpet or mammal richness in  $\gamma$  diversity studies and the range of spatial extent variation differed considerably between  $\alpha$  and  $\gamma$  diversity studies for these taxa,

#### e) Effects of arthropod trophic level on plant - arthropod species richness correlations

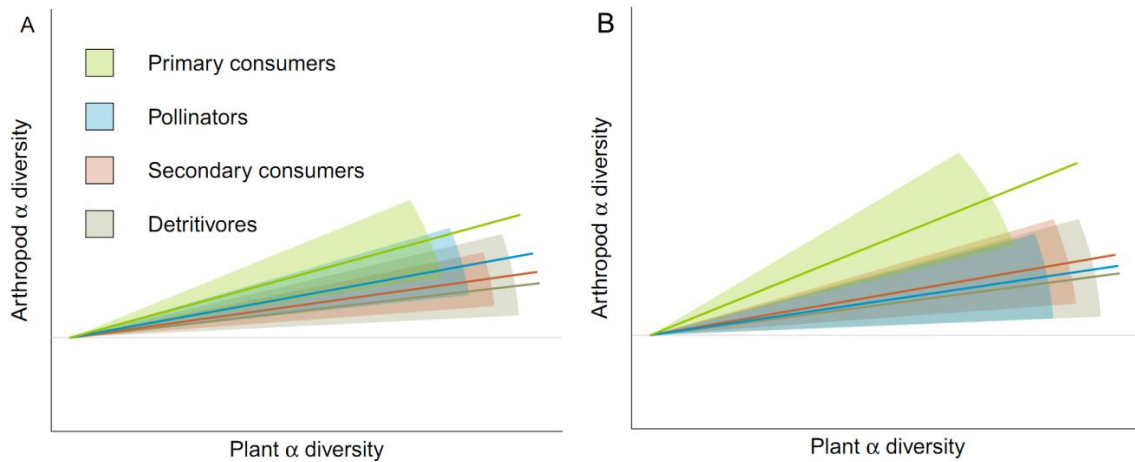
As the type of biodiversity measurement had a significant effect on correlations (Figure 13 p. 64), we analyzed the effect of trophic level on the correlations between arthropod species richness and plant species richness separately for  $\alpha$  and  $\gamma$  diversity studies.

The trophic level had a marginally significant effect on the correlation coefficient in  $\alpha$  diversity studies and a highly significant effect in  $\gamma$  studies (Figure 13 p. 64), with on average higher mean values for primary consumers (and pollinators in  $\gamma$  diversity studies) than for secondary consumers and detritivores (Figure 15).



**Figure 15: Effect of trophic level on mean coefficients of correlation between plant and arthropod species richness for  $\alpha$  diversity studies (open symbols) and  $\gamma$  (closed symbols) on: predators (circles), detritivores (triangles), herbivores (diamonds) and pollinators (squares), for the full dataset (solid lines) and for data averaged at the trophic level within each publication (dashed lines).**

In  $\alpha$  diversity studies the mean regression line slopes followed the same pattern, being steeper for primary consumers than for pollinators, secondary consumers and detritivores (Figure 16, p. 67), although differences were not significant ( $n=96$ ,  $Q_B=16.5$ ,  $P=0.16$ ). There were too few available data to test the effect of trophic level on slope values in  $\gamma$  diversity studies.



**Figure 16: Effect of trophic level on mean slopes of linear regressions between plant and arthropod species richness for (A) the full dataset and (B) for data averaged at the trophic level within each publication. Lines represent the weighted mean value of slopes. Lightly coloured areas represent the bias-corrected bootstrap confidence intervals of mean slopes.**

## 2.2.4. Discussion

In this study, based on a large plant-animal species richness dataset with more than 300 case studies, we provide strong evidence of a positive correlation between plant and animal diversity across a large range of taxa, habitats, spatial extents, and trophic levels, suggesting that the pattern observed is very general. Furthermore, our dataset does not seem to be subject to a publication bias, implying that negative correlations were as likely to be published as positive correlations. The correlation coefficient of 0.45 obtained is highly consistent with the findings of previous studies reporting correlations between plant and animal species richness of  $r = 0.22$  (Wolters et al. 2006b) to  $r = 0.56$  (Lewinsohn and Roslin 2008). However, we observed considerable variation in the magnitude of plant–animal richness correlations. The biodiversity metric used in ecological studies and the trophic level of the animal taxa emerged as two key factors accounting for differences in the magnitude of correlation. The correlations between plant and animal diversities across multiple habitats ( $\gamma$  diversity) were greater than those within a given habitat ( $\alpha$  diversity). The species richness of arthropods with a direct trophic link to plants, such as herbivores (primary consumers) and pollinators, displayed more extensive covariation with plant species richness than did that of arthropods with indirect trophic links, such as predators (secondary consumers) and detritivores. By contrast, we found no significant effect of the type of habitat in which species were sampled or of the spatial extent over which sampling took place in  $\alpha$  diversity studies.

### a) Bottom-up determinism vs response to similar environmental gradients

Plant-animal diversity correlations may result from two different, but non exclusive mechanisms: a common response to similar environmental factors (Hawkins and Porter 2003, Hawkins and Pausas 2004, Axmacher *et al.* 2009, Proches *et al.* 2009) or a functional dependence (Siemann *et al.* 1998, Potts *et al.* 2003, Zhao *et al.* 2006, Dyer *et al.* 2007,

Ebeling *et al.* 2008), which may be broken down into trophic interactions. Functional links between plants and animals may be explained by (i) trophic interactions through the effect of plant diversity on the amount and quality of food available for consumers (Potts *et al.* 2003, Ebeling *et al.* 2008, Haddad *et al.* 2009), (ii) non trophic interactions, plant diversity controlling the number of available ecological niches through habitat complexity (e.g. Brose 2003, Cuevas-Reyes *et al.* 2004, Haddad *et al.* 2009) and (iii) a combination of trophic and non trophic interactions (Zhao *et al.* 2006).

Reported findings concerning common responses of plant and animal diversities to similar environmental factors are inconsistent and may be taxon- and spatial extent-dependent (Jetz *et al.* 2009, Qian and Kissling 2010). Some studies have indicated that significant correlations between plant and animal diversities remain even after controlling for the effect of environmental factors (Qian and Ricklefs 2008, Qian and Kissling 2010), whereas others have reported opposite findings (Hawkins and Porter 2003, Hawkins and Pausas 2004) or have suggested that environmental variables are better than plant diversity at predicting animal diversity (Axmacher *et al.* 2009, Jetz *et al.* 2009, Proches *et al.* 2009). We were unable to test this hypothesis due to a lack of information about environmental conditions at the sampling sites.

Most herbivorous insect species are oligophagous, feeding on plants within a single genus or a single family (Ward and Spalding 1993, Novotny and Basset 2005). Thus, increasing plant diversity is very likely to lead to a greater diversity of food resources for herbivores, resulting in higher species richness for primary consumers. This higher diversity of primary consumers should in turn result in a higher diversity of consumers at the upper trophic levels (secondary and tertiary consumers), although the presence of generalist predators (with a larger niche breadth) and intra-guild predation could potentially decrease the magnitude of species richness correlations across trophic levels. For  $\alpha$  diversities, we found that the mean coefficient of regression of plant diversity against arthropod diversity was higher for arthropods with direct trophic links with plants (*i.e.* primary consumers and pollinators) than for arthropods that do not directly depend on plants for food (secondary consumers and detritivores). Moreover, the slopes of the regressions of arthropod species richness against plant species richness followed the same pattern related to dependence on plants for food (steeper slopes for primary consumers than for pollinators, secondary consumers and detritivores). Correlations between plant and arthropod species richness followed the same pattern in  $\gamma$  diversity studies. These results are consistent with previous studies indicating that secondary consumer species richness cannot be accounted for directly by plant species richness, being instead mediated by a cascading bottom-up effect of plant diversity *via* herbivore abundance and diversity (Haddad *et al.* 2009, Scherber *et al.* 2010a).

The correlation between plant and animal biodiversity may also be explained by top-down control, with animal diversity shaping plant diversity (Pearson and Dyer 2006). However, although the effect of grazing on plant diversity in grasslands has been extensively studied (reviewed in Olf and Ritchie 1998), that of herbivore species richness *per se* remains poorly investigated. Furthermore, recent experimental studies have suggested a cascading effect of

animal diversity, with an increase in natural enemy numbers decreasing herbivore diversity, with potential effects on plant abundance (Pearson and Dyer 2006).

## b) Diversity metrics

Correlations between animal and plant species richness were consistently higher in  $\gamma$  diversity studies than in  $\alpha$  diversity studies, regardless of animal taxon and trophic level (in arthropods). This pattern can be interpreted as indicating a lower level of data dispersion around the regression line. The measurement of correlations across different habitats, rather than within the same habitat, would therefore be expected to reduce the 'signal/noise' ratio. The estimation of animal species richness in a given habitat (*i.e.*  $\alpha$  diversity) may be biased by the sampling of generalist species, which are able to move between habitats. By contrast, the sampling of different habitats within the same area (*i.e.*  $\gamma$  diversity) would increase the likelihood of sampling specialist species specific to each particular habitat with no effect on the numbers of generalist species, thereby increasing the specialist/generalist ratio. If animal species specialize in a particular habitat because it provides specific plant resources, then the specialist/generalist ratio should control the strength of plant-animal richness correlations.

Furthermore, in  $\gamma$  diversity studies, the ranges of variation for both plant and animal species richness (86 – 1431 and 20 – 146, respectively) were, on average, wider than those in  $\alpha$  diversity studies (13 – 43 and 12 – 30, respectively). By stretching the diversity gradient, sampling in multiple habitats may therefore provide stronger correlations between plant and animal species richness (Rahbek 2005).

## c) Lack of difference between habitats or spatial extents

We compared the correlation between plant and animal  $\alpha$  diversities in woodlands and grasslands. Plant and animal species richness showed the same range of variation in both woodlands (11 to 41 species for plants, 13 to 31 for animals) and grasslands (16 to 44 species for plants, 11 to 29 for animals); there was therefore no sampling bias in our dataset that might have affected the coefficient of correlation between plant and animal species richness. We have suggested that animal trophic level is a substantial factor influencing the magnitude of this correlation, and there is no obvious reason why these trophic relationships should vary across natural habitats. This accounts for the lack of an effect of habitat on plant-animal diversity correlations.

Patterns of biodiversity may vary with spatial scale (Crawley and Hurrall 2001), because trophic interaction factors are expected to be the main drivers of species richness at the local level, whereas the regional species pool, habitat fragmentation and environmental constraints would be more important at larger scales. Hence, the effect of spatial scale on our understanding of species-richness patterns has been identified as a key issue in ecology (Rahbek 2005), and recent critics of meta-analyses on diversity–productivity relationships have pointed out the risks involved in the pooling of studies conducted at different spatial scales (Whittaker 2010b). We addressed this issue directly, by assessing the influence of the

spatial extent at which studies are carried out on the magnitude of plant–animal species richness correlations. We found no significant general effect of spatial extent (the effect was significant in  $\gamma$  diversity studies with herpets and mammals but the sample was too small for generalization), a finding consistent with previous studies showing that correlations between plant and vertebrate diversity remain significant even when accounting for confounding climatic and spatial factors (Qian and Ricklefs 2008, Qian and Kissling 2010), although some studies have reported the opposite finding (Hess *et al.* 2006, Jetz *et al.* 2009). This does not necessarily imply that spatial extent has no effect on either plant or animal diversity, but it suggests that the mechanisms linking plant and animal diversities operate in similar ways, to different extents.

#### d) Implications for biodiversity conservation

Ideally, a biodiversity indicator should be a correlate of species richness in multiple taxa, useful for continuous assessment, sufficiently sensitive to detect changes, easy and cost-effective to measure (Noss 1990). Plant species richness seems to possess most of these qualities and may therefore constitute a widely applicable biodiversity indicator. However, plant species richness explained on average only 20% of variance in animal species richness and the mean regression slope remained well below one, despite animal diversity being known to be greater than plant diversity in general (Mace *et al.* 2005a). Measurements of plant species richness should therefore not be seen as a predictor of absolute values of animal species richness, but rather as an indicator of potential diversity hot spots for animal taxa.

Habitat loss and degradation are among the principal causes of biodiversity loss (Reviewed in Mace *et al.* 2005a). Extinction debt describes the number of species in a given habitat that are expected to become extinct after an environmental disturbance until a new species community equilibrium is reached (Kuussaari *et al.* 2009). Extinction debt is more likely to occur for specialist than for generalist species and for species with long (*e.g.* trees and perennial plants) lifespans than for those with short (*e.g.* insects) lifespans (Kuussaari *et al.* 2009, Krauss *et al.* 2010). Animal diversity is therefore likely to decrease more rapidly than plant diversity after perturbation. Because of such differences in extinction debt probability, and despite the significant correlation between plant and animal species richness, temporal changes in plant species richness may not be used as a surrogate for changes of animal species richness. Nevertheless our study provides new evidence that plant species richness may be a valuable indicator of biodiversity over space.

#### **Acknowledgments**

We thank the two anonymous reviewers for their useful comments on an earlier version of the manuscript. The research reported here was conducted as part of the BACCARA project, which received funding from the European Commission's Seventh Framework Programme (FP7/ 2007-2013), under grant agreement no. 226299.

## 2.3. Références du chapitre 2

- Arnqvist, G., and D. Wooster. 1995. Metaanalysis - Synthesizing Research Findings in Ecology and Evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 10:236-240.
- Axmacher, J. C., G. Brehm, A. Hemp, H. Tunte, H. V. M. Lyaruu, K. Muller-Hohenstein, and K. Fiedler. 2009. Determinants of diversity in afro-tropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factors? *Journal of Biogeography* 36.
- Báldi, A. 2003. Using higher taxa as surrogates of species richness: a study based on 3700 Coleoptera, Diptera, and Acari species in Central-Hungarian reserves. *Basic and Applied Ecology* 4:589-593.
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. U. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, B. Mersey, and E. A. Ferrer. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *471:51-57*.
- Baur, B., C. Cremene, G. Groza, A. Schileyko, A. Baur, and A. Erhardt. 2007. Intensified grazing affects endemic plant and gastropod diversity in alpine grasslands of the Southern Carpathian mountains (Romania). *Biologia* 62:438-445.
- Becker, B. J., and M. J. Wu. 2007. The synthesis of regression slopes in meta-analysis. *Statistical Science* 22:414-429.
- Belyea, L. R., and J. Lancaster. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* 86:402-416.
- Bini, L. M., A. S. G. Coelho, and J. A. F. Dini-Filho. 2001. Is the relationship between population density and body size consistent across independent studies? A meta-analytical approach. *Revista Brasileira de Biologia* 61:1-6.
- Borenstein, M., L. V. Hedges, J. P. T. Higgins, and H. R. Rothstein. 2009. *Introduction to Meta-Analysis*, Wiley edition. John Wiley & Sons, Chichester.
- Brose, U. 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135:407-413.
- Butchart, S. H. M., M. Walpole, B. Collen, A. van Strien, J. P. W. Scharlemann, R. E. A. Almond, J. E. M. Baillie, B. Bomhard, C. Brown, J. Bruno, K. E. Carpenter, G. M. Carr, J. Chanson, A. M. Chenery, J. Csirke, N. C. Davidson, F. Dentener, M. Foster, A. Galli, J. N. Galloway, P. Genovesi, R. D. Gregory, M. Hockings, V. Kapos, J.-F. Lamarque, F. Leverington, J. Loh, M. A. McGeoch, L. McRae, A. Minasyan, M. H. Morcillo, T. E. E. Oldfield, D. Pauly, S. Quader, C. Revenga, J. R. Sauer, B. Skolnik, D. Spear, D. Stanwell-Smith, S. N. Stuart, A. Symes, M. Tierney, T. D. Tyrrell, J.-C. Vié, and R. Watson. 2010. *Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines*. *Science* 328:1164-1168.
- Caro, T. M., and G. O'Doherty. 1999. On the Use of Surrogate Species in Conservation Biology. *Conservation Biology* 13:805-814.
- Crawley, M. J., and J. E. Herral. 2001. Scale Dependence in Plant Biodiversity. *Science* 291:864-868.
- Cuevas-Reyes, P., M. Quesada, P. Hanson, R. Dirzo, and K. Oyama. 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology* 92:707-716.
- Ding, T. S., H. C. Liao, and H. W. Yuan. 2008. Breeding bird community composition in different successional vegetation in the montane coniferous forests zone of Taiwan. *Forest Ecology and Management* 255:2038-2048.
- Duelli, P., and M. K. Obrist. 1998. In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodiversity and Conservation* 7:297-309.
- Duelli, P., and M. K. Obrist. 2003. Biodiversity indicators: the choice of values and measures. *Agriculture Ecosystems & Environment* 98:87-98.
- Dyer, L. A., M. S. Singer, J. T. Lill, J. O. Stireman, G. L. Gentry, R. J. Marquis, R. E. Ricklefs, H. F. Greeney, D. L. Wagner, H. C. Morais, I. R. Diniz, T. A. Kursar, and P. D. Coley. 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448:696-U699.
- Ebeling, A., A. M. Klein, J. Schumacher, W. W. Weisser, and T. Tschardtke. 2008. How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? *Oikos* 117:1808-1815.
- Favreau, J., C. Drew, G. Hess, M. Rubino, F. Koch, and K. Eschelbach. 2006. Recommendations for Assessing the Effectiveness of Surrogate Species Approaches. *Biodiversity and Conservation* 15:3949-3969.
- Grill, A., B. Knoflach, D. Cleary, and V. Kati. 2005. Butterfly, spider, and plant communities in different land-use types in Sardinia, Italy. *Biodiversity and Conservation* 14:1281-1300.

- Gurevitch, J., and L. V. Hedges. 1999. Statistical issues in ecological meta-analyses. *Ecology* 80:1142-1149.
- Haddad, N. M., G. M. Crutsinger, K. Gross, J. Haarstad, J. M. H. Knops, and D. Tilman. 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters* 12:1029-1039.
- Hawkins, B. A., and J. G. Pausas. 2004. Does plant richness influence animal richness? the mammals of Catalonia (NE Spain). *Diversity and Distributions* 10:247-252.
- Hawkins, B. A., and E. E. Porter. 2003. Does Herbivore Diversity Depend on Plant Diversity? The Case of California Butterflies. *The American Naturalist* 161:40-49.
- Hector, A., and R. Bagchi. 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448:188-191.
- Hess, G. R., R. A. Bartel, A. K. Leidner, K. M. Rosenfeld, M. J. Rubino, S. B. Snider, and T. H. Ricketts. 2006. Effectiveness of biodiversity indicators varies with extent, grain, and region. *Biological Conservation* 132:448-457.
- Jetz, W., H. Krefl, G. Ceballos, and J. Mutke. 2009. Global associations between terrestrial producer and vertebrate consumer diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:269-278.
- Keesing, F., L. K. Belden, P. Daszak, A. Dobson, C. D. Harvell, R. D. Holt, P. Hudson, A. Jolles, K. E. Jones, C. E. Mitchell, S. S. Myers, T. Bogich, and R. S. Ostfeld. 2010. Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *468:647-652*.
- Koh, L. P., R. R. Dunn, N. S. Sodhi, R. K. Colwell, H. C. Proctor, and V. S. Smith. 2004. Species Coextinctions and the Biodiversity Crisis. *Science* 305:1632-1634.
- Krauss, J., R. Bommarco, M. Guardiola, R. K. Heikkinen, A. Helm, M. Kuussaari, R. Lindborg, E. Ockinger, M. Partel, J. Pino, J. Poyry, K. M. Raatikainen, A. Sang, C. Stefanescu, T. Teder, M. Zobel, and I. Steffan-Dewenter. 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters* 13:597-605.
- Krell, F. T. 2004. Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies - pitfalls and applicability of 'morphospecies' sorting. *Biodiversity and Conservation* 13:795-812.
- Kuussaari, M., R. Bommarco, R. K. Heikkinen, A. Helm, J. Krauss, R. Lindborg, E. Öckinger, M. Partel, J. Pino, F. Rodà, C. Stefanescu, T. Teder, M. Zobel, and I. Steffan-Dewenter. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 24:564-571.
- Lewandowski, A. S., R. F. Noss, and D. R. Parsons. 2010. The Effectiveness of Surrogate Taxa for the Representation of Biodiversity. *Conservation Biology* 24:1367-1377.
- Lewinsohn, T. M., and T. Roslin. 2008. Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters* 11:398-416.
- Mace, G. M., H. Masundire, J. Baillie, T. H. Ricketts, T. M. Brooks, M. Hoffmann, S. Stuart, A. Balmford, A. Purvis, B. Reyers, J. Wang, C. Revenga, E. T. Kennedy, S. Naeem, R. Alkemade, T. Allnutt, M. Bakarr, W. Bond, J. Chanson, N. Cox, G. Fonseca, C. Hilton-Taylor, C. Loucks, A. Rodrigues, W. Sechrest, A. J. Stattersfield, B. van Rensburg, and C. Whiteman. 2005. Biodiversity. Pages 77-122 in R. Hassan, R. Scholes, and N. Ash, editors. *Ecosystems and human well-being : current state and trends : findings of the Condition and Trends Working Group*. Island press, Washington, USA.
- Mace, G. M., K. Norris, and A. H. Fitter. 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution* 27:19-26.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being. Biodiversity synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4:355-364.
- Novotny, V., and Y. Basset. 2005. Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272:1083-1090.
- Novotny, V., Y. Basset, S. E. Miller, G. D. Weiblen, B. Bremer, L. Cizek, and P. Drozd. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416:841-844.
- Novotny, V., P. Drozd, S. E. Miller, M. Kulfan, M. Janda, Y. Basset, and G. D. Weiblen. 2006. Why Are There So Many Species of Herbivorous Insects in Tropical Rainforests? *Science* 313:1115-1118.
- Olf, H., and M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13:261-265.



- Oliver, I., and A. J. Beattie. 1993. A Possible Method for the Rapid Assessment of Biodiversity. *Conservation Biology* 7:562-568.
- Pearson, C. V., and L. A. Dyer. 2006. Trophic diversity in two grassland ecosystems. *Journal of insect science* 6:25:available online: [insectscience.org/6.25](http://insectscience.org/6.25).
- Potts, S. G., B. Vulliamy, A. Dafni, G. Ne'eman, and P. Willmer. 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84:2628-2642.
- Proches, S., F. Forest, R. Veldtman, S. L. Chown, R. M. Cowling, S. D. Johnson, D. M. Richardson, and V. Savolainen. 2009. Dissecting the plant-insect diversity relationship in the Cape. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51:94-99.
- Qian, H., and W. D. Kissling. 2010. Spatial scale and cross-taxon congruence of terrestrial vertebrate and vascular plant species richness in China. *Ecology* 91:1172-1183.
- Qian, H., and R. E. Ricklefs. 2008. Global concordance in diversity patterns of vascular plants and terrestrial vertebrates. *Ecology Letters* 11:547-553.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8:224-239.
- Rosenberg, M. S. 2005. The file-drawer problem revisited: a general weighted method for calculating fail-safe numbers in meta-analysis. *Evolution* 59:464-468.
- Rosenberg, M. S., D. C. Adams, and J. Gurevitch. 2000. MetaWin: Statistical software for meta-analysis. Version 2.0. in S. Associates, editor., Sunderland, MA, USA.
- Santi, E., S. Maccherini, D. Rocchini, I. Bonini, G. Brunialti, L. Favilli, C. Perini, F. Pezzo, S. Piazzini, E. Rota, E. Salerni, and A. Chiarucci. 2010. Simple to sample: Vascular plants as surrogate group in a nature reserve. *Journal for Nature Conservation* 18:2-11.
- Scherber, C., N. Eisenhauer, W. W. Weisser, B. Schmid, W. Voigt, M. Fischer, E.-D. Schulze, C. Roscher, A. Weigelt, E. Allan, H. Beszler, M. Bonkowski, N. Buchmann, F. Buscot, L. W. Clement, A. Ebeling, C. Engels, S. Halle, I. Kertscher, A.-M. Klein, R. Koller, S. Konig, E. Kowalski, V. Kummer, A. Kuu, M. Lange, D. Lauterbach, C. Middelhoff, V. D. Migunova, A. Milcu, R. Muller, S. Partsch, J. S. Petermann, C. Renker, T. Rottstock, A. Sabais, S. Scheu, J. Schumacher, V. M. Temperton, and T. Tscharntke. 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468:553-556.
- Siemann, E. 1998. Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology* 79:2057-2070.
- Siemann, E., D. Tilman, J. Haarstad, and M. Ritchie. 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist* 152:738-750.
- Sobek, S., M. M. Gossner, C. Scherber, I. Steffan-Dewenter, and T. Tscharntke. 2009. Tree diversity drives abundance and spatiotemporal beta-diversity of true bugs (Heteroptera). *Ecological Entomology* 34:772-782.
- Vessby, K., B. Soderstrom, A. Glimskar, and B. Svensson. 2002. Species-richness correlations of six different taxa in Swedish seminatural grasslands. *Conservation Biology* 16:430-439.
- Ward, L. K., and D. F. Spalding. 1993. Phytophagous British insects and mites and their food-plant families: total numbers and polyphagy. *Biological Journal of the Linnean Society* 49:257-276.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279-338.
- Whittaker, R. J. 2010. Meta-analyses and megamistakes: calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology* 91:2522-2533.
- Wolters, V., J. Bengtsson, and A. S. Zaitsev. 2006a. Relationship among species richness of different taxa. *Ecology* 87:1886-1895.
- Wolters, V., J. Bengtsson, and A. S. Zaitsev. 2006b. Relationship among the species richness of different taxa. *Ecology* 87:1886-1895.
- Zhao, S. Q., J. Y. Fang, C. H. Peng, and Z. Y. Tang. 2006. Relationships between species richness of vascular plants and terrestrial vertebrates in China: analyses based on data of nature reserves. *Diversity and Distributions* 12:189-194.





## CHAPITRE 3

---

### 3. Effets de la diversité spécifique des arbres sur la phytophagie

---

► **Castagneyrol B., Giffard B., Péré C., & Jactel H.**, *Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory*, soumis à *Journal of Ecology* (18/06/2012) ◀



## 3.1. Contexte de l'article

Le rôle de la biodiversité comme support du fonctionnement des écosystèmes est maintenant bien établi par de nombreux travaux expérimentaux (e.g. 1998, Tilman et al. 2001, Tilman et al. 2006) et de (presque aussi) nombreuses méta-analyses (e.g. Balvanera et al. 2006, Cardinale et al. 2006, Jactel and Brockerhoff 2007, Cardinale et al. 2011, Zhang et al. 2012). Un fort déséquilibre entre écosystèmes peut néanmoins être noté, avec une prépondérance des travaux menés sur les communautés végétales herbacées (Cardinale et al. 2011). Du fait de la vitesse de croissance plus lente et de la longévité plus importante des arbres comparées à celles des plantes herbacées, la manipulation expérimentale de la diversité végétale est plus complexe en milieu forestier. Toutefois, les premiers dispositifs expérimentaux mis en place au cours de la dernière décennie commencent à livrer des résultats intéressants qui, sans infirmer complètement les observations rapportées précédemment sur la relation entre diversité des arbres et résistance des forêts aux herbivores, relancent le débat sur la magnitude de cet effet et sur les mécanismes impliqués. (Vehvilainen and Koricheva 2006, Vehvilainen et al. 2006, Potvin and Gotelli 2008, Schuldt et al. 2010, Plath et al. 2011, Schuldt et al. 2011, Plath et al. 2012).

L'objectif premier du travail présenté ici était de tester l'effet de la diversité des arbres et de la composition des assemblages d'espèces sur la résistance des forêts aux insectes herbivores. Plusieurs caractéristiques des peuplements forestiers covariant avec la richesse spécifique (concentration de chaque espèce, structure verticale des peuplements...), nous avons ensuite cherché à déterminer quelle(s) composante(s) liées à la diversité des arbres pouvaient le mieux rendre compte des dégâts causés par les herbivores sur le chêne pédonculé.

Les travaux présentés dans ce chapitre sont le résultat de recherches menées dans le cadre du projet européen BACCARA<sup>4</sup> (*Biodiversity and Climate Change : A Risk Analysis*) et s'appuient sur le dispositif expérimental ORPHEE qui fait partie du réseau mondial TeeDivNet<sup>5</sup> de sites expérimentaux manipulant la diversité des arbres en forêt. Le protocole décrit dans la section Matériels et Méthodes est le résultat d'une collaboration avec les différents partenaires impliqués dans le projet.

Nous montrons que l'augmentation de la diversité spécifique à l'échelle de la parcelle n'a pas d'effet sur les herbivores généralistes, mais se traduit par une diminution de l'abondance des insectes spécialistes. Cette résistance par association s'explique principalement par une dilution de la ressource des herbivores dans les parcelles diversifiées. La prise en compte d'une échelle plus locale (*i.e.* un arbre et ses plus proches voisins), suggère que les effets de la diversité spécifique observés à l'échelle de la parcelle seraient en réalité dus à un « traitement caché » rarement pris en compte : l'apparence des arbres, qui est positivement corrélée avec les niveaux d'attaques par les herbivores généralistes et avec l'abondance des spécialistes. L'effet de la diversité des arbres sur la phytophagie s'expliquerait alors par le fait qu'une plus grande diversité spécifique se traduit par une augmentation de la probabilité d'associer au

---

<sup>4</sup> <http://www.baccara-project.eu/>

<sup>5</sup> <http://www.treedivnet.ugent.be/>

chêne des essences à croissance rapide, ce qui a pour effet de réduire la taille relative des chênes par rapport à celle de leurs voisins, et par la même l'apparence des arbres hôtes.

## 3.2. Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory

### Abstract

Regulation of herbivores is one of the services provided by plant diversity in terrestrial ecosystems. Tree diversity has been proposed to reduce insect herbivory in forests but recent studies reported opposite patterns and showed that tree diversity can trigger associational resistance or susceptibility and mechanisms that underlie the tree diversity-resistance relationship are still debated.

We assessed insect herbivory on pedunculate oak saplings (*Quercus robur*) in a large scale experiment where we manipulated tree diversity and identity by mixing oak, birch and pine species. We observed no effect of tree diversity at the plot scale on damage by generalist herbivores while the abundance of specialists significantly decreased with tree diversity. The magnitude of such associational resistance increased with host dilution thus supporting the 'resource concentration hypothesis'.

At a smaller scale we estimated tree apparency as the difference in total height between focal oak saplings and their nearest neighbouring trees. Oak infestation by specialist herbivores significantly decreased with lower tree apparency. Because the probability of having taller neighbours increased with tree diversity, notably due to higher probability of incorporating faster growing non host trees such as birches and pines, tree apparency can be viewed as a "hidden", sampling effect of tree diversity.

These findings suggest that higher host dilution and lower tree apparency are two main mechanisms explaining associational resistance in young trees. They also highlight the fact that insufficient consideration of plant size as covariate may lead to misleading interpretations about the biodiversity – resistance relationship.

### 3.2.1. Introduction

---

The relationship between biodiversity and ecosystem functioning (BEF) remains a key issue in ecology (Cardinale et al. 2011). Productivity and stability in terrestrial ecosystems have been shown to increase with plant species richness (e.g. Tilman et al. 2006, Haddad et al. 2011). Although most BEF studies have so far focused on grasslands (Cardinale et al. 2011), an increasing body of evidence is showing similar functional relationship in forest ecosystems (Vila et al. 2007, Nadrowski et al. 2010). However these studies mainly focused on the producer level and paid less attention to interactions among multiple trophic levels (but see Scherber et al. 2010). According to many observations in crop systems, plant diversity can decrease the rate of herbivory on focal plants, *i.e.* lead to associational resistance to herbivores

(Barbosa et al. 2009). Similarly, trees are in general less prone to forest insect damage when growing in mixtures than in monospecific (pure) forests (Jactel and Brockerhoff 2007).

Two main hypotheses have been proposed to explain associational resistance: the natural enemies and the resource concentration hypotheses (Root 1973). The first hypothesis posits that natural enemies of herbivores (mainly predators and parasitoids) are more abundant (Andow 1991, Bommarco and Banks 2003), more diverse (Castagneyrol and Jactel 2012) and more effective for controlling herbivore populations (Riihimaki et al. 2005; Jactel et al. 2006) in plant species rich communities. The resource concentration hypothesis (Root 1973) states that herbivores are more likely to find their host plant when it is concentrated because of a higher probability of immigration to, and a lower probability of emigration from monospecific patches (Hambäck et al. 2000).

The resource concentration hypothesis has received controversial support in the literature (Otway et al. 2005; Heiermann and Schütz 2008; Sholes 2008; Haddad et al. 2009; Björkman et al. 2010; Bañuelos and Kollmann 2011; Plath et al. 2012) and should not be considered independently of mechanisms involved in host finding by herbivores. Plant species richness may contribute to deter the ability of herbivores to locate their host through a decrease in host apparency, what can be defined as the probability for a plant to be found by herbivores (Endara and Coley 2011). As most of herbivores feed on a limited host range (Barone 1998, Novotny and Basset 2005), increasing plant species richness comes together with higher occurrence of non host plants for herbivores. Non host plants can reduce host apparency through disruption of host finding by visual (Floater and Zalucki 2000, Dulaurent et al. 2012) and chemical (McNair et al. 2000, Jactel et al. 2011) cues. Conversely to associational resistance, associational susceptibility corresponds to higher herbivory damage in diverse plant communities than in monocultures (Barbosa et al. 2009). It may result from (i) a spillover of herbivores from more to less preferred species because of resource depletion (White and Whitham 2000) or (ii) from a better fitness of generalist herbivores feeding on a mix of several host species (Unsicker et al. 2008, Karban et al. 2010). Associational resistance would be more likely to occur for specialist herbivores while for insect generalists, associational resistance and susceptibility were found to be equally frequent in forests (Jactel and Brockerhoff 2007).

The alternative between associational resistance and susceptibility seems to depend not only on herbivores' diet breadth but also on plant species composition. The identity of plant species assembled in communities determines the ability of herbivores to shift from one host to the other. Two host species within the same genus tend to support more similar herbivore communities than two host species from different families (Frenzel and Brandl 2001; Ødegaard et al. 2005; Novotny et al. 2010). This has important consequences in terms of herbivory as the loss of fitness for herbivores that shift on another plant increases with the phylogenetic distance between the new and the former host (Bertheau et al. 2010), making associational resistance more likely to occur with associations of less related plant species (Jactel and Brockerhoff 2007, Pearse and Hipp 2009). Phylogenetic diversity within communities recently emerged as a key component of biodiversity and a better predictor of

the biodiversity-ecosystem functioning relationship than species richness (Cadotte et al. 2008, Cadotte et al. 2010). Because it integrates the whole evolutionary history of species, phylogenetic diversity may be considered as a proxy for functional diversity, which quantifies the similarity between communities based on species functional traits (Cadotte et al. 2011). Recent studies suggested that associational susceptibility is more likely to occur within plant communities assembling more phylogenetically related species (Jactel and Brockerhoff 2007; Pearse and Hipp 2009; Ness et al. 2011; Yguel et al. 2011). However, although functional and phylogenetic diversities often covary, they may have distinct effects on ecosystem functions such as productivity (Flynn et al. 2011) and herbivory (Pearse and Hipp 2009).

Until recently most of studies on the diversity-resistance relationship in forests were based on observational data (but see Vehvilainen and Koricheva 2006; Vehvilainen et al. 2006). However, diversity gradients observed in forest ecosystems often ignore confounding factors such as environmental (*e.g.* climate) or management influences (Nadrowski et al. 2010). It is therefore increasingly acknowledged that experiments that both control for species diversity and identity may help to disentangle the underlying mechanisms behind the BEF relationship. However, even well designed experiments cannot avoid all confounding factors, defined by Huston (1997) as “hidden treatments in ecological experiments”. For example, increasing plant species richness comes together with higher dilution of individual species in substitutive designs.

In the present study, we designed a large scale field experiment (12 ha) to test the following hypotheses: (1) tree species diversity provides associational resistance (AR) to forest insects, (2) the magnitude of AR increases with functional or phylogenetic diversity of trees, (3) the effects of tree species richness and composition are stronger for specialist insect herbivores than for generalists. Consistently with classical approaches in biodiversity experiments, we first tested these hypotheses at the plot scale, focusing on pedunculate oaks. Because of species-specific differences in tree growth, increasing tree diversity resulted in higher probability of associating species growing faster than oaks (*i.e.* taller trees) what might represent a hidden treatment. We therefore calculated an index of tree apparency based on the height of individual focal oak trees and their nearest neighbours and used a statistical modeling approach to test a fourth hypothesis (4) that the effect of tree diversity on insect herbivory is mainly mediated by tree apparency.

### 3.2.2. Materials and methods

---

#### a) Experimental design

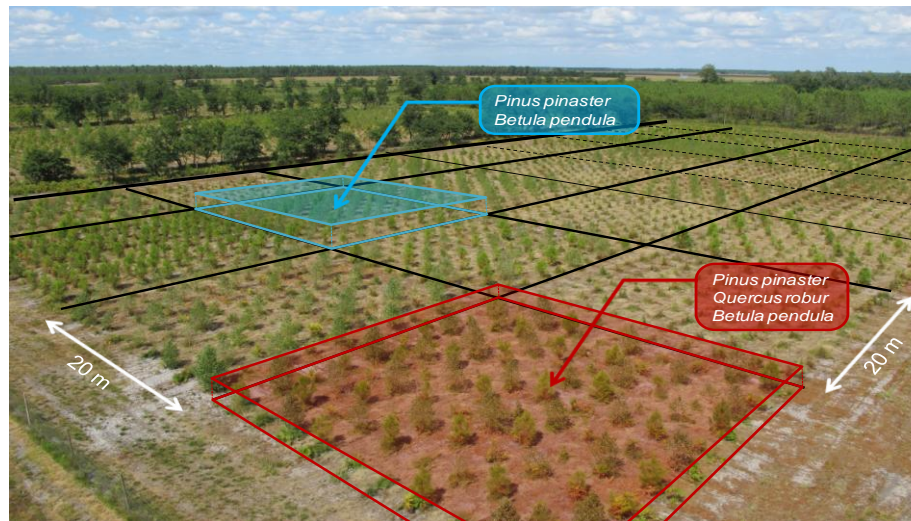
This study was carried out 40 km south of Bordeaux (44°440 N, 00°460 W) on the ORPHEE experiment which belongs to the worldwide Tree Diversity Network (TreeDivNet<sup>6</sup>). The experimental plantation was established in 2008 on a clear cut of former maritime pine stands. Stumps were removed and the site, characterized by a sandy podzol, was ploughed and fertilized with phosphorus and potassium before planting. A total of 25600 trees from five

---

<sup>6</sup> <http://www.treedivnet.ugent.be/>



native species (European birch, *Betula pendula*; pedunculate oak, *Quercus robur*; Pyrenean oak, *Quercus pyrenaica*, holm oak, *Quercus ilex*; and maritime pine, *Pinus pinaster*) were planted within a 12 ha area (Figure 17).



**Figure 17: Global view of the block 1 showing how trees and plots are arranged through space.** Picture taken in August 2010 after the herbaceous vegetation around individual trees was mowed. See also Figure 11 p. 44 for a more detailed representation of the experimental design.

Eight blocks were established, with 32 plots in every block, corresponding to the 31 possible combinations of one to five species with an additional replication of the combination with five species. Each plot contained 10 rows of 10 trees planted 2 m apart, resulting in 100 trees per plot with a plot area of 400 m<sup>2</sup>. Tree species mixtures were established according to a substitutive design, keeping tree density equal across plots. Within plots, individual trees from different species were planted in a regular alternate pattern, so that a tree from a given species had at least one neighbour from all other species within a 2m radius (Figure 11, p. 44). The understorey vegetation was mowed once a year. Plots were separated by a distance of 3 m and randomly distributed within blocks. Blocks were 100 × 175 m and the entire experimental site was fenced to prevent grazing by mammalian herbivores.

## b) Herbivory assessment on pedunculate oak

We focussed on the 17 plots that contained *Q. robur* (*i.e.* one plot of each of the 16 possible combinations of 1 to 5 species plus an additional 5-species mixture). Five pedunculate oak saplings were randomly chosen within the core area of each plot corresponding to the 36 inner trees. The two outer rows of each plot were excluded to avoid edge effects. Herbivory was assessed once a year in July, by visual inspection of 20 leaves. Two branches were selected at random at the top and two at the bottom of each sapling. At each height, five leaves were sampled at the tip of one branch and five at the base of the other branch in order to assess both young and old leaves. A total of 425 saplings (5 trees × 17 plots × 5 blocks) were then surveyed in 2010 and 2011 (hereafter referred as *focal trees*).

Damage by insect herbivores was assigned to three different trophic guilds: *chewers* (mostly adult Curculionidae or Chrysomelidae, Lepidoptera larvae and grasshoppers), *skeletonisers* (adult grasshoppers and Tenthredinoidea larvae), and *leaf miners* (mostly Microlepidoptera). It is worth noting that specialist chewers of oak trees were not observed during the two field seasons and that insects we observed feeding on oaks were mostly polyphagous (*i.e.* known to feed on plants from different families). Almost no damage from leaf rollers and gall-makers were observed. Skeletonisers were rare. We therefore pooled damage made by skeletonisers and chewers and classified them as damage by “generalist herbivores”. The percent leaf area removed (LAR) by generalist herbivores was estimated for each leaf using six classes (0%, 1–5%, 6–15%, 16–25%, 26–50%, 51–75% and >75%) and then averaged per sapling using the median of each class. For the sake of consistency, leaf damage was assessed by the same person in 2010 and 2011 (BC).

Leaf miners were identified at the genus level based on the location and the shape of mines. The most abundant genera were *Phyllonorycter spp.* (found on 42.5 % of saplings), *Ectoedemia spp.* (42.2 %), *Stigmella spp.* (37.4 %), *Profenusa spp.* (18.3 %) and *Tisheria spp.* (13 %). Within these genera, European species are considered as oligophagous since they can only develop on a narrow range of *Fagaceae* species. Some can also feed on *Castanea sativa*, but this tree species was not present in the study area. Leaf miners were then classified as “specialist herbivores”. Damage by leaf miners was frequent but small in terms of affected leaf area. We therefore used the total density of leaf mines per focal tree (number of mines per sampled leaves summed at the tree level) to quantify damage made by these specialist herbivores.

### c) Quantifying tree species diversity

#### ***Effects of tree diversity at the plot scale***

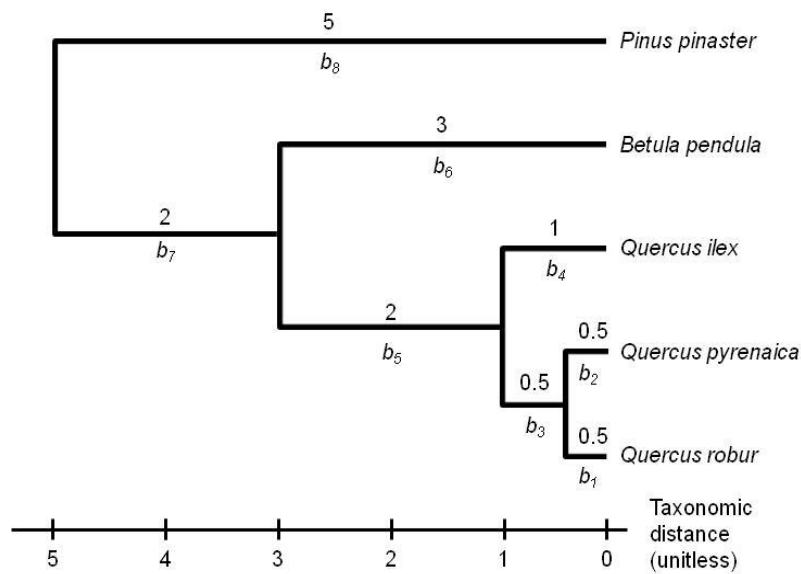
Our main objective was to test the effects of tree diversity on insect herbivory on pedunculate oak saplings. The experiment was designed to allow an explicit test of the effect of tree species richness and species assemblages on herbivory. In addition to tree species richness, we used seven variables to quantify tree diversity: 1) a categorical variable with each species composition as a category, 2) proportions of *Q. robur*, 3) proportion of deciduous oak species (*Q. robur* + *Q. pyrenaica*), 4) proportion of all oak species (*Q. robur* + *Q. pyrenaica* + *Q. ilex*), 5) proportion of pines, 6) Phylogenetic Diversity (PD) and 7) Functional Diversity (FD). All variables but ‘composition’ were treated as continuous (Table 3, p. 88). Proportions of *Quercus robur*, *Q. robur* + *Q. pyrenaica* and all oak species were converted into dilution (1 – proportion) to be consistent with our objective of testing the effect of increasing diversity which resulted in increased dilution of host trees. Variables 2-4 were chosen to allow testing the resource concentration hypothesis. Proportion of pine (Variable 5) was used to test a possible effect of non host trees on both generalist and specialist herbivores.

Phylogenetic diversity was used in order to combine information of tree species diversity (richness and relative abundance) and evolutionary similarity between associated tree species. Recent studies focusing on ecological consequences of phylogenetic diversity emphasized the

need to account for the relative abundance of species within communities to calculate phylogenetic diversity (Allen et al. 2009; Cadotte et al. 2010; Ness et al. 2011). Abundance weighted Phylogenetic Diversity (PD) was therefore calculated using the *Phylogenetic Entropy* index developed by Allen *et al.* (2009). This index is derived from the Shannon's diversity index and accounts for the relative abundance of species within plots and within the local neighbours:

$$PD = - \sum_{b \text{ of } T} l_b \times p_b \times \ln p_b$$

where  $T$  is a rooted phylogenetic tree for the community,  $l_b$  is the length of branch  $b$  and  $p_b$  is the proportion of individuals in the community “descending” from the branch  $b$  (*i.e.* of all species attached as “leaves” to the branch  $b$ , see Figure 18).



**Figure 18 : Phylogenetic tree used to compute phylogenetic distances.** Branch length are based on taxonomic distances and were attributed following Poulin and Mouillot (2003).

Because the common ancestor of pines and oaks was much older than the common ancestor of oaks, using the divergence time from the common ancestor of two species as a measure of branch length would have resulted in PD values very close to the percentage of pine trees in the mixtures. We therefore defined branch length using the taxonomic distances (Figure 18) defined in Poulin and Mouillot (2003). Using this method, PD accounts for the branching pattern of the tree (Faith 1992) and gives higher values to plots containing pines.

Herbivory patterns may be also explained by plant functional diversity. We used the *FDis* metrics developed by Laliberté and Legendre (Laliberté and Legendre 2010) which is the mean distance in multidimensional trait space of individual species to the centroid of all species. We choose this index because it is unaffected by species richness and can be calculated for two species mixtures. *FDis* ranges between zero (all species have the same traits) and one (maximal trait dissimilarity between species). *FDis* was computed with the

dbFD function in the FD package in R using traits known to potentially influence choice and performance of insect herbivores (Agrawal and Fishbein 2006, Jactel et al. 2012): Specific Leaf Area (SLA), leaf surface, leaf lifespan, N foliar content, P foliar content, maximum tree height and resistance to drought (see appendix, p. 199). We used mean trait values averaged per species and collected from the LEDA database (Kleyer et al. 2008) and those provided by the BACCARA<sup>7</sup> and the REINFFORCE<sup>8</sup> European projects.

### ***Effects of tree diversity at the neighbourhood scale***

As we described herbivory at the tree level and measured individual tree height, we could also define tree diversity around each individual sampled oak sapling. Hereafter, we refer to the neighbourhood scale to describe to the eight closest neighbours of focal trees, within a 2.83 m radius ( $\sqrt{2}$ ). Because of the regular planting design within plots, the tree species compositions were almost the same for both the plot and the neighbourhood scales, with the exception of five-species mixtures and some of four-species mixtures where some focal trees had no conspecific neighbour (Figure 11, p. 44).

The manipulation of tree diversity had consequences for the vertical structure of plots. Because pines and birches grew faster than oak trees, increasing tree species diversity resulted in higher diversity of tree heights within plots, resulting in a more complex vertical structure of plots. We took advantage of this variability to test the effect of tree apparency on herbivory. Tree apparency was considered as a proxy of tree accessibility by foraging insect herbivores. We used the total height of focal trees ( $H_F$ ) at the end of the growing season as a first surrogate of tree apparency. However, even tall trees may be poorly apparent when surrounded by taller trees, as it was the case when oaks were surrounded by birches or pines. We thus also used the total height of the eight closest neighbours ( $H_{Ni}$ ) to calculate another index of tree apparency ( $\Delta H_d$ ) which accounted for the mean difference in tree heights between focal and neighbour trees, weighted by the distance ( $d$ ) between the focal tree ( $F$ ) and each of its neighbouring trees ( $N$ ):

$$\Delta H_d = \frac{1}{8} \times \sum_{i=1}^8 \frac{H_F - H_{Ni}}{d_{F,Ni}}$$

Negative values of  $\Delta H_d$  indicated that the focal tree was on average smaller (less apparent) than its neighbours.

### **d) Statistical analyses**

To test the effects of tree diversity and tree apparency on insect herbivory, mixed models were preferred to ANOVA models because they allow including multiple nested random effects terms (Zuur et al. 2009) to account for spatial (*e.g.* 17 non independent plots within

<sup>7</sup> <http://www.baccara-project.eu/>

<sup>8</sup> <http://reinfforce.iefc.net/>

blocks) and temporal (two repeated measures on the same individual trees, in 2010 and 2011) autocorrelations.

At the plot scale, response variables (% Leaf Area Removed, LAR, and density of leaf mines) were averaged across the five sampled oak saplings per plot and per year. At the neighbourhood scale, response and explanatory variables were estimated for each focal sapling and we therefore used individual oaks as replicates. We consequently declared different random effect structures for the analyses performed at different scales. At the plot scale, we declared blocks and plots as nested random effects (the effect of year was included within the random effect of plot). At the neighbourhood scale, the declared random effects were Block/Plot/Year (*i.e.* year nested within plot, nested within block) to account for temporal and spatial autocorrelation between measures performed in saplings within the same block, plot and year.

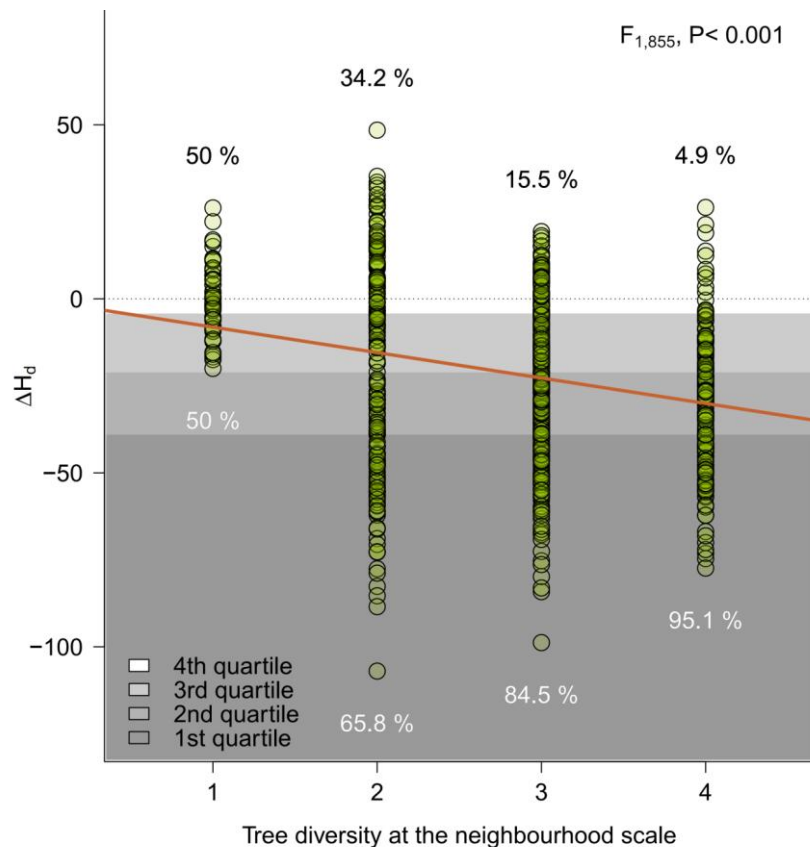
Prior to analyses, continuous explanatory variables were centred (*i.e.* subtracting the sample mean from all observations) and reduced (*i.e.* dividing centred variables by their sample standard deviation) in order to make model coefficients comparable within and between models (Schielzeth 2010). Centring variables also makes main effects biologically interpretable even when involved in interactions (Schielzeth 2010).

Because of the regular design of the ORPHEE experiment, variables describing tree diversity at the plot or the neighbourhood scales were not independent. Yet, introducing colinear explanatory variables in multivariate models can cause inaccurate model parameterization and exclusion of relevant predictors during model selection (Graham 2003). To address the problem of colinearity among variables, we built separated univariate models for each explanatory variable for generalist and specialist herbivores separately and calculated the Akaike's Information Criterion (AIC) for each model. The use of AIC is an information-theoretic approach of model selection that allows comparing models describing the same output variable, but with different explanatory variables (Burnham and Anderson 2002). We could not compare AIC of models performed at the plot or neighbourhood scales because of different random effect structures. At the plot scale, we retained the variable that gave the lowest AIC (Table 3, p. 88) to model the response of generalist and specialist herbivores (Burnham and Anderson 2002).

At the neighbourhood scale, we also performed separate univariate models for variables describing tree diversity and tree apparency and used the AIC to identify the variable that best explained herbivory, also separately for specialists and generalists.

The effect of tree apparency may depend on tree diversity. The height of focal trees and tree diversity components were not correlated by construction. When focal tree height was identified as tree apparency component that best described herbivory, it could be directly tested in interaction with the best tree diversity explanatory variable identified at the plot scale. Contrary to  $H_F$ ,  $\Delta H_d$  was not independent from tree diversity and may be considered as a 'hidden treatment' (Figure 19). Birches and most of pines were taller than pedunculate oaks and the probability of including birches and/or pines increased with tree species richness. To

test the possible interaction between tree diversity and apparency, we decomposed separately each variable and then tested the effect of  $\Delta H_d$  on the response variable within each level of the best tree diversity variable, the standardization of variables allowing comparisons between the different models (Schielzeth 2010). Symmetrically, we divided the whole dataset into four subsets based on quartiles of  $\Delta H_d$ . distribution and we tested the effect of tree diversity on herbivory for each quartile.



**Figure 19: Correlation between host dilution (*i.e.* tree diversity) and apparency. Percentage values above and below dots correspond to the percentage of focal oaks taller ( $\Delta H_d > 0$ ) and smaller ( $\Delta H_d < 0$ ) than their neighbours, respectively. Solid line represents the linear regression of  $\Delta H_d$  against host dilution ( $F_{1,845} = 257.6$ ,  $P < 0.001$ ). Decreasing grey density represents the four quartiles for  $\Delta H_d$ .**

Leaf damage by generalist herbivores was analysed using the *lme* procedure (Pinheiro et al. 2011) in R (R Development Core Team 2010). A *logit* transformation was applied to proportion data (% Leaf Area Removed, LAR) to meet the assumptions of statistical tests (Warton and Hui 2010). The total density of leaf miners was analysed with the *lmer* function in the *lme4* R package (Bates et al. 2011) specifying a Poisson error for count data.

### 3.2.3. Results

---

#### a) Herbivory response to tree diversity at the plot scale

Herbivory by generalist herbivores did not respond significantly to any variable of tree diversity at the plot scale (Table 3, p. 88, Figure 20A, p. 89). Even the dilution of oak species, which was identified as best explanatory variable (Table 3, p. 88), had no significant effect ( $F_{1,79} = 1.42$ ,  $P = 0.238$ , Figure 20B, p. 89).

Contrary to generalists, the abundance of leaf miners significantly decreased with increasing tree diversity at the plot scale (Figure 20C, p. 89), whatever the variable used, with the exception of species composition ( $z = 0.39$ ,  $P = 0.699$ ). The dilution of deciduous oak species (*i.e.* *Quercus robur* + *Q. ilex*) was the best explanatory variable ( $z = -3.34$ ,  $P < 0.001$ , Table 3, p. 88, Figure 20D, p. 89). The mean abundance of leaf miners per plot therefore significantly decreased with tree diversity because of greater dilution of host trees in more diverse plots.

#### b) Herbivory response to tree diversity and tree apparency at the neighbourhood scale

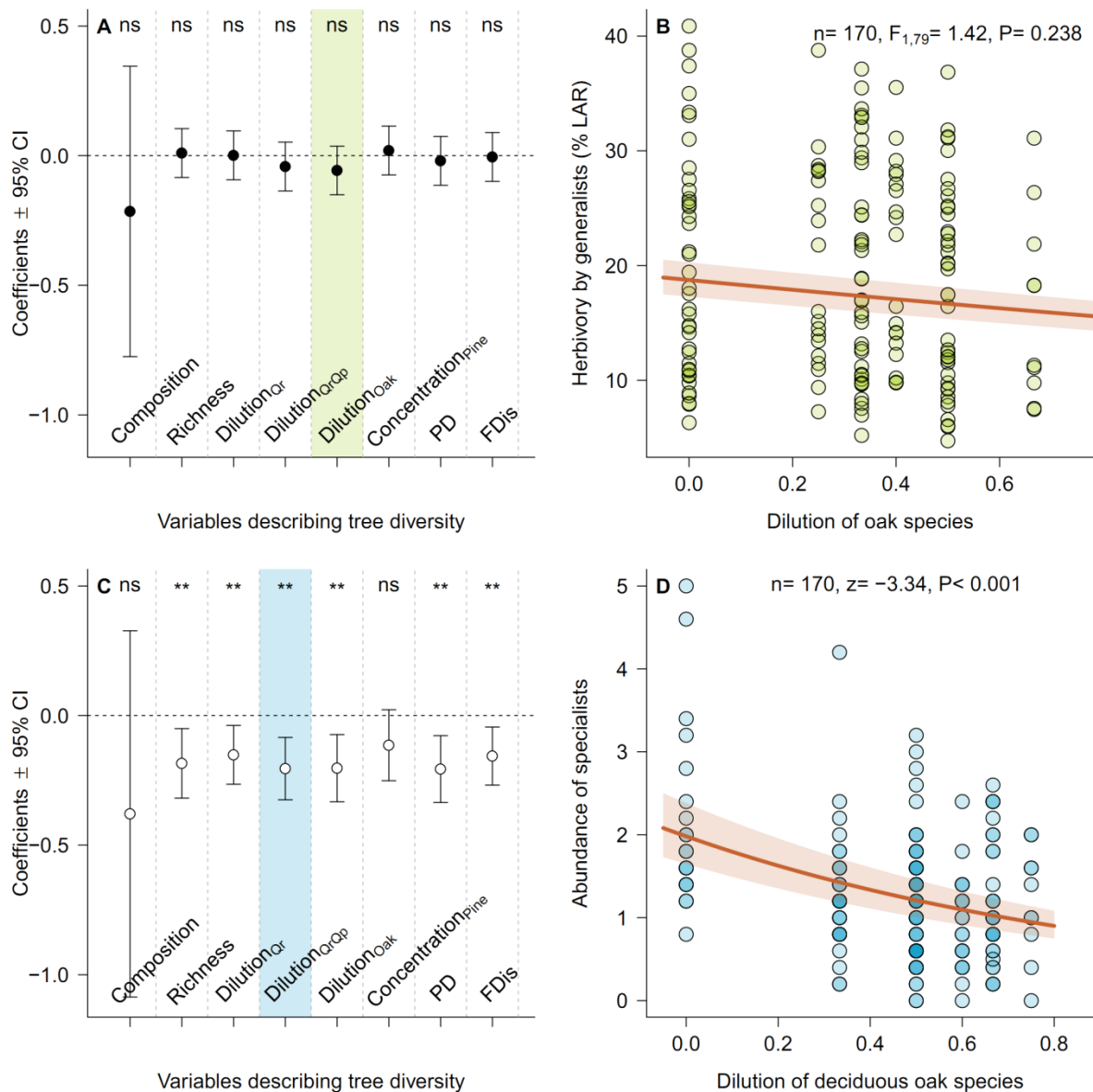
Responses of insect herbivory to tree diversity variables at the neighbourhood scale were similar to those observed at the plot scale. For generalist herbivores none of the eight diversity variables had a significant effect (Figure 21A, p. 90). In contrast, abundance of specialist herbivores significantly decreased with tree diversity whatever the diversity variable but for tree species composition (Figure 21C, p. 90).

For generalist herbivores, tree apparency, either described as tree height ( $F_{1,676} = 41.91$ ,  $P < 0.001$ ) or  $\Delta H_d$  ( $F_{1,676} = 8.12$ ,  $P = 0.004$ ) had a significant positive effect on herbivory, taller and more apparent saplings being more prone to damage than less apparent ones (Figure 21B, p. 90). The selection of variables based on AIC retained focal tree height as the best tree apparency explanatory variable (Table 3, p. 88). We introduced each of the best variables previously selected on the basis of AIC comparisons (*i.e.* dilution of oak species at the plot scale and individual saplings' height) in a single model to test the interaction between diversity and apparency effects. There was no significant interaction between tree height and oak dilution ( $F_{1,675} < 0.01$ ,  $P = 0.990$ ) indicating that taller saplings consistently experienced more damage by generalist insects, whatever the diversity of surrounding trees (Figure 21B, p. 90).

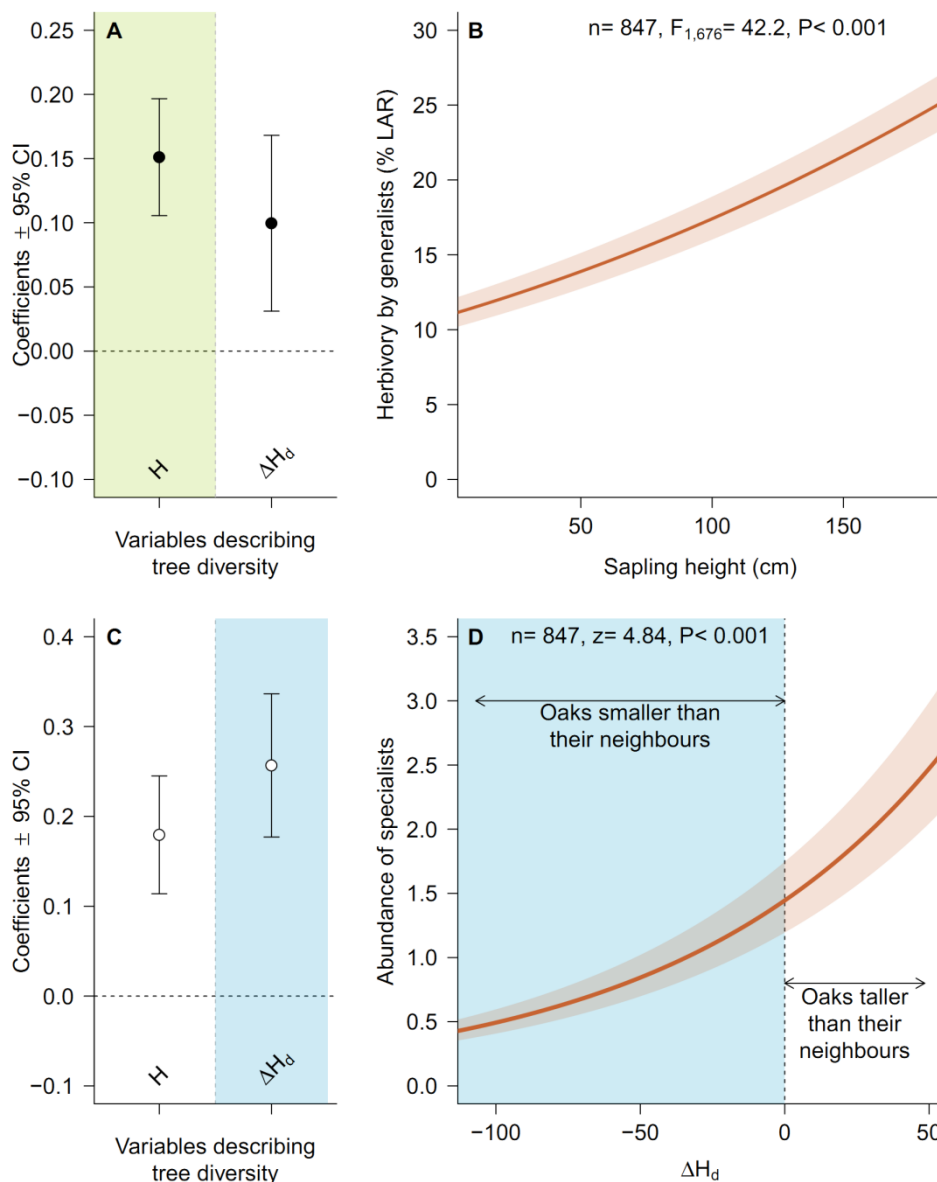
**Table 3: List and type of variables describing tree diversity and tree apparency that were introduced separately in univariate mixed models.** Corresponding AIC values are reported for both generalist and specialist insect herbivores. AIC values that appear in bold characters correspond to the best models (with the lowest AIC).

Spatial scale	Variables	Range, type and number of values	AIC for specialists	AIC for generalist herbivores
Plot				
	Tree species richness (S)	1 – 5 (5 discrete values)	86.4	331.4
	Species composition (Composition)	16 discrete values	103.7	352.1
	Dilution of <i>Q. robur</i> (Dilution <sub>Qr</sub> )	0.2 – 1 (5 discrete values)	87.5	331.4
	Dilution of <i>Q. robur</i> + <i>Q. pyrenaica</i> (Dilution <sub>QrQp</sub> )	0.25 – 1 (6 discrete values)	<b>83.3</b>	330.6
	Dilution of <i>Quercus</i> sp. (Dilution <sub>Oak</sub> )	0.33 – 1 (6 discrete values)	84.4	<b>330.0</b>
	Proportion of pines (Concentration <sub>Pine</sub> )	0 – 0.5 (5 discrete values)	91.0	331.3
	Phylogenetic Diversity (PD)	0 – 4.39 (16 continuous values)	84.0	331.2
	Functional dispersion (FDis)	0 – 2.38 (13 discrete values)	87.0	331.4
Neighbourhood				
	S	1 – 4 (4 discrete values)	1452.4	1829.8
	Composition	20 discrete values	1451.8	1858.2
	Dilution <sub>Qr</sub>	0 – 1 (5 discrete values)	1449.5	1829.8
	Dilution <sub>QrQp</sub>	0 – 1 (7 discrete values)	1445.0	1829.6
	Dilution <sub>Oak</sub>	0.25 – 1 (6 discrete values)	1446.0	1828.8
	Concentration <sub>Pine</sub>	0 – 0.5 (4 discrete values)	1458.0	1829.8
	PD	0 – 4.39 (20 continuous values)	1448.8	1829.6
	FDis	0 – 2.44 (15 discrete values)	1450.4	1829.7
	Focal tree height ( $H_F$ )	10 – 181 (400 continuous values)	1433.7	<b>1788.5</b>
	Tree apparency ( $\Delta H_d$ )	-107 – 49 (400 continuous values)	<b>1424.3</b>	1822.0





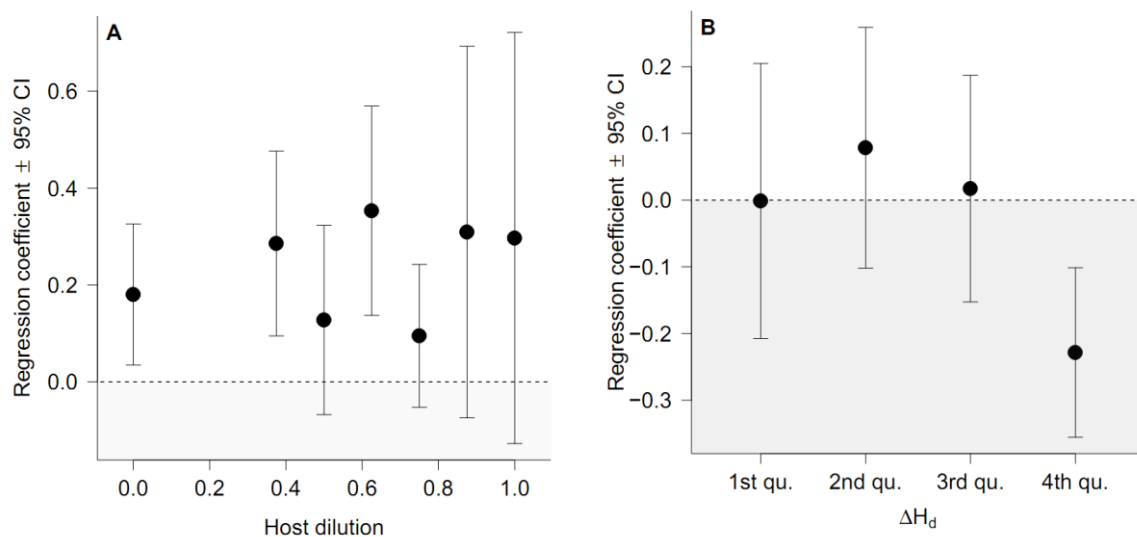
**Figure 20: Response of (A,B) herbivory by generalist herbivores and (C,D) specialist herbivores (leaf miners) to tree diversity components at the plot scale. A,C:** Estimated coefficients of regression and their 95% CI for each variable used to describe tree diversity. Variable corresponding to the best univariate model (*i.e.* lowest AIC) is represented within a shaded area and correspond to the *x*-axis in **B** and **D**. Labels used in **A** and **C** correspond to variables described in Table 1. Coefficient values **A** shown were obtained with standardized and transformed variables. In **B** and **D**, the color density of data points is proportional to the degree of overlapping. Solid line and shaded area show prediction from LMM (**B**) and GLMM (**D**) and their 95% confidence interval (CI) and were drawn with values extracted from **A** and **C**, respectively. Response and explanatory variables have been back transformed for the sake of clarity.



**Figure 21: Response of (A,B) herbivory by generalist herbivores and (C,D) specialist herbivores to tree diversity and apparency components at the neighbourhood scale. A,C:** Estimated coefficients of regression and their 95% CI for each variable used to describe tree diversity and apparency. Variable corresponding to the best univariate model (*i.e.* lowest AIC) is represented within a shaded area and correspond to the  $x$ -axis in **B** and **D**. Labels correspond to variables described in Table 1. Coefficient values shown were obtained with standardized and transformed variables. In **B** and **D**, because of the high number of datapoints ( $n = 847$ ), we plotted only the prediction from LMM (**B**) and GLMM (**D**) and their 95% confidence interval to make the Figure easier to read. Response and explanatory variables have been back transformed for the sake of clarity.

Model comparisons based on AIC identified  $\Delta H_d$  as the best variable to explain the abundance of specialist herbivores (*i.e.* leaf miners) at the neighbourhood scale (Table 3, p. 88). We observed a significant increase in leaf miner infestation with increasing oak saplings apparency ( $z= 6.31$ ,  $P < 0.001$ , Figure 21D, p. 90). This suggests that leaf miners abundance was not related to tree diversity *per se* but to the local structural heterogeneity produced by tree diversity.

As tree apparency ( $\Delta H_d$ ) and tree diversity were highly correlated (Figure 19), we carried out separate GLMMs and tested the effect of  $\Delta H_d$  on abundance of leaf miners for each level of dilution of deciduous oak species. Abundance of leaf miners was always positively correlated with  $\Delta H_d$ , but this effect was only significant for the lowest levels of host dilution (except for host dilution = 0.5, Figure 22A). Symmetrically, we tested the effect of host dilution on abundance of leaf miners for each quartile of  $\Delta H_d$  and found that the decrease in abundance of leaf miners with host dilution was only significant for the fourth quartile of  $\Delta H_d$ , *i.e.* for more apparent trees ( $z= -3.53$ ,  $P < 0.001$ , Figure 22B). These results suggest a complementary effect of tree dilution and tree apparency, with AR due to dilution when saplings were very apparent and AR due to low sapling apparency when dilution was low.



**Figure 22: Effect of tree apparency on abundance of specialist herbivores for each level of oak dilution (A) and effect of deciduous oaks dilution (*Quercus robur* + *Q. pyrenaica*) for each quartile of tree apparency (B) at the neighborhood scale.** Coefficients and their 95% confidence intervals (CI) are given for Poisson GLMMs and represent the regression slopes. Coefficients for which the 95% CI intercepts the dashed lines ( $y=0$ ) were not significantly different from zero.

### 3.2.4. Discussion

---

In this study, we show that tree diversity triggers different responses from generalist and specialist insect herbivores. Associational resistance to specialist herbivores significantly increased with tree diversity while its effect was null on generalist herbivores. However, the most important result is that the observed effect of tree diversity on specialist herbivores is ultimately explained by differences in tree height that were incidentally produced when we manipulated tree diversity. We also found that generalist herbivores caused more damage on taller saplings. For both generalist and specialist herbivores, host plant apparency therefore emerged as main driver of herbivory.

#### a) The greater apparency, the higher herbivory

Plant apparency is broadly defined as the likelihood to be found by herbivores (Feeny 1970, Endara and Coley 2011). Apparency can be divided into two components: plant lifespan (as long living species, trees are more likely to be found by herbivores than annual plants) and plant accessibility. In this study, we focused on the latest component and quantified tree apparency as (i) the absolute size of individual seedlings (height) and (ii) the mean difference between individual tree height and the height of its closest neighbours. This latest metric was used because even tall trees may be poorly apparent if they are surrounded by taller neighbours.

We observed that damage by generalist herbivores was positively correlated to, and better explained by, the absolute height of individual host trees while the abundance of specialists was better predicted by the difference in size between focal trees and their neighbours. This difference may reflect different mechanisms that underlie host colonization by the two categories of herbivores. According to the ‘appropriate landing hypothesis’ (Finch and Collier 2000), host selection by insects is a sequential process involving first attraction from the distance by chemical and visual cues and then a ‘should I stay or should I go’ decision based cues that provide information about feed quality (Finch and Collier 2000). Because generalist herbivores can tolerate a wider range of host qualities, it is likely that their host colonization process is not merely mediated by host attractants. Two non exclusive mechanisms may then explain why taller trees suffered more damage by generalist herbivores than smaller ones: high saplings may be easier to reach (Floater and Zalucki 2000), or they may provide herbivores with more suitable feeding resources (Lawton 1983, Herms and Mattson 1992). The growth-differentiation balance hypothesis states that plant cannot simultaneously allocate resource to growth and defense (Herms and Mattson 1992). Thus faster growing individuals may produce lower levels of defenses such as secondary metabolites, thus experiencing higher herbivory. Accordingly, herbivore density on plants has been demonstrated to be higher on fast growing plants, which is known as “the plant vigor hypothesis” (Cornelissen et al. 2008). In addition, we observed in our experiment that oaks saplings produced up to four successive generations of leaves during the growing season and that taller saplings had more regrowth than smaller. A possible explanation for the positive correlation between sapling height and herbivory may thus be a greater provision of young leaves (Lawton 1983) that are

more palatable because of high water and nitrogen contents and low tannin concentration (Murakami and Wada 1997, Tikkanen and Julkunen-Tiitto 2003, Murakami et al. 2005).

In contrast, leaf miners are generally distributed in a non random way, neither between (Cornelissen and Stiling 2006) nor within trees, which suggests an active selection of oviposition sites by females. We observed a significant increase in abundance of leaf miners with the relative size of oak saplings compared to the size of their neighbours, which is consistent with previous studies that reported a lower infestation of host trees hidden by non host trees (Floater and Zalucki 2000), probably because non host trees disrupt visual (Dulaurent et al. 2012).

## b) Tree diversity and resistance to specialist herbivores

In the present study, we did not show any significant effect of tree diversity *per se* on herbivory by generalist herbivores, while it triggered associational resistance from specialists. This finding is consistent with the results of the meta-analyse by Jactel and Brockerhoff (2007) which showed a consistent reduction in damage by oligophagous insects in more diverse forests while the effect of tree diversity on polyphagous herbivores was more variable. In other studies, oak trees have been observed to be more prone to damage in mixed than in pure stands (Vehvilainen et al. 2007). Two main reasons may account for these discrepancies: (i) we considered damage caused by the whole community of free-feeding herbivores rather than by a single herbivore species, (ii) we focused on saplings and not on mature trees.

Most of previous studies focused on damage caused by one or few particular herbivore species (e.g. Jactel et al. 2006; Heiermann and Schütz 2008). If this approach allows identifying mechanisms involved in the diversity-resistance relationship (Jactel et al. 2005, Dulaurent et al. 2012), it is not the most relevant for estimating the effects of tree diversity on resistance to herbivores from a plant perspective since several herbivore species can feed on a single host tree (Southwood et al. 2004, Wielgoss et al. 2012). Herbivores that feed on the same plant may or may not interact, and direct and indirect interactions can range from competition via biomass removing or induced defense to facilitation through physiological weakening or induction of new flushes (see Kaplan and Denno 2007 for a review). As a consequence, the effect of plant diversity on a single herbivore species may have opposite effects on another species (Plath et al. 2012), resulting in a non predictable overall effect of plant diversity on total herbivory. Indeed, when considering the whole community of herbivorous insects, the effect of tree diversity on herbivory damage can be null (Schuldt et al. 2010; Plath et al. 2011) or range from associational susceptibility (Schuldt et al. 2010) to associational resistance (Plath et al. 2011) depending on tree species. To date, the diversity-resistance hypothesis received few unequivocal support from experiments that compared primary productivity in presence or absence of herbivores along a gradient of plant species richness (Cardinale et al. 2011).

Second, trees are not herbs and forests are long living ecosystems in which herbivore communities associated with particular host trees change with ecological succession (Jeffries et al. 2006) and host ontogeny (Lawton 1983; Campos et al. 2006; Thomas et al. 2011). As

plant resistance to herbivores also changes with plant ontogeny (Boege and Marquis 2005; Barton and Koricheva 2010; Boege et al. 2011), mechanisms involved in the diversity-resistance relationship may also be different in seedlings and adult trees. The fact that we did not observe any effect of tree diversity on herbivory by generalists does not question the validity of the diversity-resistance relationship for these insects; rather, it highlights the need to carry out long term experiments to complete our understanding of the complex interactions between tree diversity and resistance to herbivores.

### c) Which component of tree diversity is relevant to associational resistance?

Seminal studies that focused on the biodiversity-ecosystem functioning (BEF) relationship used two metrics to describe plant diversity: species richness and number of functional groups (e.g. Siemann et al. 1998; Hector et al. 1999; Tilman et al. 2006). Recent development in this field of research emphasized the need to account for the identity of associated species, which is possible with Functional Diversity (FD) and Phylogenetic Diversity (PD) indices (Cadotte et al. 2009, Cadotte et al. 2011). For example, it has been shown that insect herbivory on oaks decreased with the phylogenetic distance to their neighbour (Pearse and Hipp 2009, Yguel et al. 2011). This result is consistent with the higher resistance of mixed forest stands associating coniferous *and* broadleaved trees instead of only coniferous *or* broadleaved species reported by Jactel and Brockerhoff (2007). However we could not confirm the prominent role of phylogenetic diversity on associational resistance in our experiment, since, it was a slightly less relevant predictor of the abundance of specialist herbivores than host dilution.

The significant effect of host dilution on abundance of leaf miners is consistent with the ‘resource concentration hypothesis’ which states that specialist herbivores concentrate in patches where their resource is abundant, because of a higher probability to immigrate to and a lower probability to emigrate from such patches (Root 1973, Hambäck et al. 2000). However this prediction has received controversial support (Heiermann and Schütz 2008; Björkman et al. 2010). For example, Bañuelos and Kollmann (2011) found that the abundance of *Phytomyza ilicis*, a leaf miner feeding on holly trees (*Ilex aquifolium*), decreased with increasing host density.

We also detected a “hidden treatment” that might change our vision of the diversity effect. In our experiment, tree apparency covaried with tree species assemblages as a result of differences in growth rates among species. Growth rate was higher in birch and pine than in oak, hence oak sapling apparency mainly depended on the presence or absence of birches and/or pines in their neighbourhood. The probability of including faster growing species as neighbours of pedunculate oaks increased with tree diversity, resulting in a possible hidden treatment behind tree diversity. Interestingly, this finding is analogous to the demonstration of a “dominance” or “sampling” effect in BEF studies where increasing plant diversity resulted in higher probability of incorporating plant species exercising a dominant contribution to ecosystem processes (Huston 1997, Loreau and Hector 2001). In our case the sampling effect would concern the incorporation of fast growing species in tree assemblages.

Although tree apparency appeared as a better variable than host dilution for explaining the reduced herbivory by specialist insects in more diverse tree communities (Table 1), the two mechanisms were not mutually exclusive. They rather complemented each other to provide associational resistance, with a main effect of low tree apparency when focal saplings were not sufficiently diluted among non host trees (Figure 22A) and a main effect of dilution when focal saplings were too apparent (Figure 22B).

If our experimental study provides new evidence for the diversity – resistance relationship, with lower damage by insect specialists in more diverse tree species assemblages, the main contribution of this work was to decompose the diversity effect into two main complementary mechanisms. The first relates to host dilution among non host plants, which increased with increasing tree species richness. The second corresponds to lower tree apparency due to the presence of taller, because faster growing, non host trees. Both mechanisms operate at the short spatial scale, in the close vicinity of focal trees (Table 1), both may have resulted in disruption of host location and colonization, and both depended more on the presence of particular non host species (sampling effect). These findings highlight the fact that insufficient consideration of plant size as covariate may lead to misleading interpretations about the existence of such effects of biodiversity, particularly during the regeneration phase of forests. They also have implications for the design of new planted forests which are mainly managed as monocultures. The complementation of tree species grown for wood production with pioneer species growing faster may provide effective physical protection against pest insects while producing additional biomass. However, long term studies are needed to determine the consequences of herbivory reduction on forest productivity throughout the entire tree lifespan.

#### *Acknowledgements*

We are grateful to the Experimental Unit of INRA Pierroton which established and still maintain the ORPHEE experiment. The research reported here was conducted as part of the BACCARA and the FunDiv Europe projects, which received funding from the European Commission's Seventh Framework Programme (FP7/ 2007-2013), under grant agreement no. 226299 and 265171 respectively.

### 3.3. Références

- Agrawal, A. A., and M. Fishbein. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* 87:132-149.
- Allen, B., M. Kon, and Y. Bar-Yam. 2009. A New Phylogenetic Diversity Measure Generalizing the Shannon Index and Its Application to Phyllostomid Bats. *American Naturalist* 174:236-243.
- Andow, D. A. 1991. Vegetational Diversity and Arthropod Population Response. *Annual Review of Entomology* 36:561-586.
- Balvanera, P., A. B. Pfisterer, N. Buchmann, J. S. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli, and B. Schmid. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9:1146-1156.
- Bañuelos, M.-J., and J. Kollmann. 2011. Effects of host-plant population size and plant sex on a specialist leaf-miner. *Acta Oecologica* 37:58-64.

- Barbosa, P., J. Hines, I. Kaplan, H. Martinson, A. Szczepaniec, and Z. Szendrei. 2009. Associational Resistance and Associational Susceptibility: Having Right or Wrong Neighbors. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:1-20.
- Barone, J. A. 1998. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 67:400-409.
- Bates, D., M. Maechler, and B. Bolker. 2011. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. in.
- Bertheau, C., E. G. Brockerhoff, G. Roux-Morabito, F. Lieutier, and H. Jactel. 2010. Novel insect-tree associations resulting from accidental and intentional biological 'invasions': a meta-analysis of effects on insect fitness. *Ecology Letters* 13:506-515.
- Bommarco, R., and J. E. Banks. 2003. Scale as modifier in vegetation diversity experiments: effects on herbivores and predators. *Oikos* 102:440-448.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach, New-York.
- Cadotte, M. W., B. J. Cardinale, and T. H. Oakley. 2008. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:17012-17017.
- Cadotte, M. W., K. Carscadden, and N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079-1087.
- Cadotte, M. W., J. Cavender-Bares, D. Tilman, and T. H. Oakley. 2009. Using Phylogenetic, Functional and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity. *PLoS ONE* 4:e5695 EP - .
- Cadotte, M. W., T. Jonathan Davies, J. Regetz, S. W. Kembel, E. Cleland, and T. H. Oakley. 2010. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters* 13:96-105.
- Cardinale, B. J., K. L. Matulich, D. U. Hooper, J. E. Byrnes, E. Duffy, L. Gamfeldt, P. Balvanera, M. I. O'Connor, and A. Gonzalez. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98:572-592.
- Cardinale, B. J., D. S. Srivastava, J. E. Duffy, J. P. Wright, A. L. Downing, M. Sankaran, and C. Jouseau. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443:989-992.
- Castagneyrol, B., and H. Jactel. 2012. Unravelling plant-animals diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology* In press.
- Cornelissen, T., G. W. Fernandes, and J. Vasconcellos-Neto. 2008. Size does matter: variation in herbivory between and within plants and the plant vigor hypothesis. *Oikos* 117:1121-1130.
- Cornelissen, T., and A. Stiling. 2006. Does low nutritional quality act as a plant defence? An experimental test of the slow-growth, high-mortality hypothesis. *Ecological Entomology* 31:32-40.
- Dulaurent, A.-M., A. J. Porte, I. van Halder, F. Vetillard, P. Menassieu, and H. Jactel. 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.
- Endara, M. a.-J., and P. D. Coley. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* 25:389-398.
- Faith, D. P. 1992. Conservation Evaluation and Phylogenetic Diversity. *Biological Conservation* 61:1-10.
- 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.
- Finch, S., and R. H. Collier. 2000. Host-plant selection by insects: a theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96:91-102.
- Floater, G. J., and M. P. Zalucki. 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.



- Flynn, D. F. B., N. Mirotchnick, M. Jain, M. I. Palmer, and S. Naeem. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology* 92:1573-1581.
- Graham, M. H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84:2809-2815.
- Haddad, N. M., G. M. Crutsinger, K. Gross, J. Haarstad, and D. Tilman. 2011. Plant diversity and the stability of foodwebs. *Ecology Letters* 14:42-46.
- Hambäck, P. A., J. Ågren, and L. Ericson. 2000. Associational resistance: insect damage to purple loosestrife reduced in thickets of sweet gale. *Ecology* 81:1784-1794.
- Herms, D. A., and W. J. Mattson. 1992. The Dilemma of Plants: to Grow or Defend? *Quarterly Review of Biology* 67:283-335.
- Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110:449-460.
- Jactel, H., G. Birgersson, S. Andersson, and F. Schlyter. 2011. Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia*:1-9.
- Jactel, H., E. Brockerhoff, and P. Duelli. 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. Pages 235-262 in *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*.
- Jactel, H., and E. G. Brockerhoff. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10:835-848.
- Jactel, H., J. Petit, M.-L. Desprez-Loustau, S. Delzon, D. Piou, A. Battisti, and J. Koricheva. 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology* 18:267-276.
- Jeffries, J. M., R. J. Marquis, and R. E. Forkner. 2006. Forest age influences oak insect herbivore community structure, richness, and density. *Ecological Applications* 16:901-912.
- Kaplan, I., and R. F. Denno. 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* 10:977-994.
- Karban, R., C. Karban, M. Huntzinger, I. Pearse, and G. Crutsinger. 2010. Diet mixing enhances the performance of a generalist caterpillar, *Platyrepia virginalis*. *Ecological Entomology* 35:92-99.
- Caliberté, E., and P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299-305.
- Lawton, J. H. 1983. Plant Architecture and the Diversity of Phytophagous Insects. *Annual Review of Entomology* 28:23-39.
- Loreau, M., and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72-76.
- McNair, C., G. Gries, and R. Gries. 2000. Cherry bark tortrix, *Enarmonia formosana*: Olfactory recognition of and behavioral deterrence by nonhost angio- and gymnosperm volatiles. *Journal of Chemical Ecology* 26:809-821.
- Murakami, M., and N. Wada. 1997. Difference in leaf quality between canopy trees and seedlings affects migration and survival of spring-feeding moth larvae. *Canadian Journal of Forest Research* 27:1351-1356.
- Murakami, M., K. Yoshida, H. Hara, and M. J. Toda. 2005. Spatio-temporal variation in Lepidopteran larval assemblages associated with oak, *Quercus crispula*: the importance of leaf quality. *Ecological Entomology* 30:521-531.
- Nadrowski, K., C. Wirth, and M. Scherer-Lorenzen. 2010. Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2:75-79.
- Novotny, V., and Y. Basset. 2005. Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272:1083-1090.
- Pearse, I. S., and A. L. Hipp. 2009. Phylogenetic and trait similarity to a native species predict herbivory on non-native oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:18097-18102.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and the R Development Core Team. 2011. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models, R package version 3.1-102.

- Plath, M., S. Dorn, J. Riedel, H. Barrios, and K. Mody. 2012. Associational resistance and associational susceptibility: specialist herbivores show contrasting responses to tree stand diversification. *Oecologia*:1-11.
- Plath, M., K. Mody, C. Potvin, and S. Dorn. 2011. Establishment of native tropical timber trees in monoculture and mixed-species plantations: Small-scale effects on tree performance and insect herbivory. *Forest Ecology and Management* 261:741-750.
- Potvin, C., and N. J. Gotelli. 2008. Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. *Ecology Letters* 11:217-223.
- Poulin, R., and D. Mouillot. 2003. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. *Parasitology* 126:473-480.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, in, Vienna, Austria.
- Root, R. B. 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95-124.
- Schiele, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1:103-113.
- Schuldt, A., M. Baruffol, M. Böhnke, H. Bruelheide, W. Härdtle, A. C. Lang, K. Nadrowski, G. v. Oheimb, W. Voigt, H. Zhou, and T. Assmann. 2010. Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology* 98:917-926.
- Schuldt, A., S. Both, H. Bruelheide, W. Härdtle, B. Schmid, H. Z. Zhou, and T. Assmann. 2011. Predator Diversity and Abundance Provide Little Support for the Enemies Hypothesis in Forests of High Tree Diversity. *PLoS ONE* 6.
- Siemann, E., D. Tilman, J. Haarstad, and M. Ritchie. 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist* 152:738-750.
- Southwood, T. R. E., G. R. W. Wint, C. E. J. Kennedy, and S. R. Greenwood. 2004. Seasonality, abundance, species richness and specificity of the phytophagous guild of insects on oak (*Quercus*) canopies. *European Journal of Entomology* 101:43-50.
- Tikkanen, O.-P., and R. Julkunen-Tiitto. 2003. Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata*. *Oecologia* 136:244-251.
- Tilman, D., P. B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke, and C. Lehman. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294:843-845.
- Tilman, D., P. B. Reich, and J. M. H. Knops. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441:629-632.
- Unsicker, S., A. Oswald, G. Köhler, and W. Weisser. 2008. Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore. *Oecologia* 156:313-324.
- Vehvilainen, H., and J. Koricheva. 2006. Moose and vole browsing patterns in experimentally assembled pure and mixed forest stands. *Ecography* 29:497-506.
- Vehvilainen, H., J. Koricheva, and K. Ruohomäki. 2007. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* 152:287-298.
- Vehvilainen, H., J. Koricheva, K. Ruohomäki, T. Johansson, and S. Valkonen. 2006. Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. *Basic and Applied Ecology* 7:1-11.
- Vila, M., J. Vayreda, L. Comas, J. Josep Ibanez, T. Mata, and B. Obon. 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* 10:241-250.
- Warton, D. I., and F. K. C. Hui. 2010. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology* 92:3-10.
- White, J. A., and T. G. Whitham. 2000. Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* 81:1795-1803.

Wielgoss, A., Y. Clough, B. Fiala, A. Rumede, and T. Tschardtke. 2012. A minor pest reduces yield losses by a major pest: plant-mediated herbivore interactions in Indonesian cacao. *Journal of Applied Ecology* 49:465-473.

Yguel, B., R. Bailey, N. D. Tosh, A. Vialatte, C. Vasseur, X. Vitrac, F. Jean, and A. Prinzing. 2011. Phytophagy on phylogenetically isolated trees: why hosts should escape their relatives. *Ecology Letters* 14:1117-1124.

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

Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. Walker, A. A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York.



## CHAPITRE 4



---

### 4. Diversité génétique et susceptibilité par association chez le chêne pédonculé

---

► **Castagneyrol, Lagache, Giffard, Kremer & Jactel**, Genetic diversity increases insect herbivory on oak saplings, accepté par *PlosOne* avec révisions mineures (15/06/2012) ◀



## 4.1. Contexte de l'article

Les effets de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes sont maintenant bien connus pour ce qui est de la diversité spécifique (Hooper et al. 2005, 2006, Cardinale et al. 2011). Les travaux récents menés dans le cadre de la génétique des communautés (Whitham et al. 2006, Whitham et al. 2012) ont montré que la diversité génétique au sein d'une population semble jouer le même rôle que la diversité spécifique dans les communautés (Cook-Patton et al. 2011), en termes de productivité (Crutsinger et al. 2006, Cook-Patton et al. 2011), de stabilité des communautés (Booth and Grime 2003, Crutsinger et al. 2008c) et des fonctions écosystémiques (Reusch et al. 2005) comme en termes de recyclage de la matière organique (Madritch and Hunter 2002, Madritch and Hunter 2005).

Parallèlement à ces études, le génotype des plantes hôtes et la diversité génétique dans les populations de plantes hôtes sont apparus comme des facteurs déterminants pour l'assemblage des communautés d'arthropodes associés aux végétaux (Whitham et al. 2003, Johnson and Agrawal 2005, Johnson et al. 2006, Crawford et al. 2007, Crutsinger et al. 2008b). Ces études sont restées essentiellement descriptives et le lien entre diversité génétique chez la plante et structure des communautés d'insectes herbivore d'une part et phytophagie d'autre part n'a reçu qu'un intérêt limité (Peacock and Herrick 2000, Peacock et al. 2001, Kotowska et al. 2010, Genung et al. 2012a), de sorte que la question de la possibilité de transposer la relation diversité des arbres-résistance aux herbivores dans leur ensemble, de l'échelle spécifique à l'échelle infraspécifique, reste posée.

Dans cet article, en nous basant sur la manipulation expérimentale de la diversité génétique dans des assemblages synthétiques de génotypes chêne pédonculé, nous montrons que l'effet de la diversité génétique s'exerce différemment sur les insectes endophages (les mineuses) et sur les exophages (essentiellement des larves de Lépidoptères, des Coléoptères et des Orthoptères) : alors que les dégâts occasionnés par l'ensemble des herbivores exophages tendent à augmenter avec la taille des plantes hôtes et la diversité génétique (susceptibilité par association), les herbivores endophages semblent ne répondre qu'à la taille des plantes hôtes. En appliquant aux dégâts la méthode de partition de l'effet net de la biodiversité développé par Loreau et Hector (Loreau and Hector 2001) dans le cadre de la relation biodiversité-productivité, nous montrons que l'effet net de la diversité génétique sur la phytophagie totale à l'échelle de la population s'explique par une augmentation généralisée des dégâts et non par la contribution de certains génotypes particulièrement sensibles ou au contraire résistants vis-à-vis des herbivores. Sur la base de cette observation, nous discutons des mécanismes possibles à l'origine de la susceptibilité par association liée à la diversité génétique chez le chêne pédonculé.

## 4.2. Genetic diversity increases insect herbivory on oak saplings

### Abstract

*Background.* A growing body of evidence from community genetics studies suggests that ecosystem functions supported by plant species richness can also be provided by genetic diversity within plants. This is not yet true for the diversity-resistance relationship as it is still unclear how insect herbivory responds to genetic diversity in host plant populations.

*Methodology and Principal Findings.* We developed a manipulative field experiment based on a synthetic community approach, with 15 mixtures of one to four oak (*Quercus robur*) half-sib families. We quantified genetic diversity at the plot level by genotyping all oak saplings and assessed overall damage caused by exophagous and endophagous herbivores along a gradient of increasing genetic diversity. Damage due to exophagous herbivores increased with the genetic diversity in oak sapling populations as a result of higher levels of damage in mixtures than in monocultures for all families (complementarity effect) rather than because of the presence of more susceptible oak genotypes in mixtures (selection effect). Assemblages of different oak genotypes would benefit polyphagous herbivores via improved host patch location, spill over among neighbouring saplings and diet mixing. By contrast, genetic diversity was a poor predictor of the abundance of endophagous herbivores, which increased with sapling apparency.

*Synthesis.* Genetic diversity increases the susceptibility of oak saplings population to herbivory, principally because of increased damage by exophagous insect herbivores. The results suggest that plant species diversity may provide stronger associational resistance than plant genetic diversity.

*Keywords:* biodiversity, associational susceptibility, community genetics, generalist, herbivory, intraspecific diversity, leaf-miners, relatedness, *Quercus*.

### 4.2.1. Introduction

---

Over the last decades, the role that plays biodiversity in ecosystem functioning (Millennium Ecosystem Assessment 2005) has emerged as a key issue in ecology (Hooper et al. 2005, Unsicker et al. 2008, Bertheau et al. 2010). Although a majority of studies have focussed on the effect of plant diversity on primary production (Cardinale et al. 2011), a growing attention is being paid on other ecosystem services provided by biodiversity such as pest regulation. The diversity – resistance hypothesis states that species rich plant communities would suffer less feeding damage by herbivores than plant monocultures (Andow 1991, Balvanera et al. 2006, Jactel and Brockerhoff 2007). However two opposite effects of plant diversity on herbivory have been observed (Barbosa et al. 2009). A given focal plant species can experience more damage when associated with other plant species that are more attractive or



palatable for herbivores (White and Whitham 2000, Barbosa et al. 2009). This pattern is known as associational susceptibility (AS) and seems to mainly involve generalist herbivore species (Jactel and Brockerhoff 2007). Conversely, a focal plant species can have less herbivore damage (*i.e.* associational resistance, AR) when the presence of non conspecific neighbours (i) reduces host plants concentration and the probability to be located by specialist herbivores (Root 1973); (ii) provides physical or chemical barriers to host colonisation (Finch and Collier 2000, Floater and Zalucki 2000, Jactel et al. 2012) and (iii) increases the abundance, the diversity and/or the efficiency of natural enemies (Hambäck et al. 2000, Riihimäki et al. 2005, Jactel et al. 2006, Castagneyrol and Jactel 2012). Several meta-analyses have shown that AR is more frequent than AS but the balance between these two mechanisms is likely to depend on the identity of host plant species, herbivore feeding guilds or the way herbivory is assessed (abundance of herbivores vs biomass removed) (Andow 1991, Jactel and Brockerhoff 2007, Vehviläinen et al. 2007, Barbosa et al. 2009).

Intraspecific diversity (*i.e.* genetic diversity) is a key component of biodiversity. Recent research in the field of community genetics has shown that host plant genotype is one of the ecological filters shaping the structure of insect species assemblages (e.g. Bangert et al. 2006, Whitham et al. 2006, Wimp et al. 2007) and that insect species diversity is correlated with the genetic diversity in host plant populations (Johnson et al. 2006, Crawford et al. 2007, Crutsinger et al. 2008b). The question of the effects of genetic diversity on ecosystem functioning has also attracted considerable interest in recent years. It has been shown that most of the ecosystem functions provided by species diversity are also supported by genetic diversity, including plant productivity (Crutsinger et al. 2006, Cook-Patton et al. 2011) nutrient cycling (Madritch and Hunter 2002), temporal stability (Booth and Grime 2003, Reusch et al. 2005, Gamfeldt and Kallstrom 2007) and resistance to invasion (Crutsinger et al. 2008b). Despite the similarity between the effects of plant species and plant intraspecific diversity on ecosystem properties, the mechanisms underlying the biodiversity-ecosystem functioning relationship may be different at the two scales. For example, Cook-Patton *et al.* (Cook-Patton et al. 2011) showed that the increase in arthropod species richness with plant genetic diversity is mediated by arthropod abundance while resource specialisation is the main factor explaining the increase in arthropod species richness with plant species richness. It is therefore necessary to verify whether the ecological processes leading to associational resistance or susceptibility to herbivores still remain for the assemblages of host plant genotypes.

If a growing body of studies is dealing with the effect of the identity of plant genotype on herbivory (Tikkanen et al. 2003, Silfver et al. 2009, Smith et al. 2011), the relationship between host genetic diversity and resistance to herbivores has received much less attention (Parker et al. 2010). In addition, the few studies that addressed this topic focused on damage caused by individual pest species (Peacock and Herrick 2000, Peacock et al. 2001, Kotowska et al. 2010) and not by the community of herbivores.

Generalist insect herbivores (such as grasshoppers and many leaf chewers) are known to develop better on plant species mixtures due to food resources complementation or toxins dilution, a phenomenon known as dietary mixing (Bernays et al. 1994, Karban et al. 2010). Some recent studies have reported similar effects for mixtures of plant genotypes (Mody et al. 2007, Kotowska et al. 2010). Generalist herbivores are then expected to cause higher damage in genotype mixtures. According to the host concentration hypothesis (Root 1973), specialist herbivores are more likely to immigrate to and less prone to emigrate from monospecific patches of their host plant. Specialist herbivores are then also expected to be more abundant in monocultures of host plant genotypes and cause more damage. However Crawford et al. (2007) showed an increase in the density of a specialist gall maker with the genetic diversity of host populations. This could be due to rapid adaptation of specialist herbivores to individual host genotypes (Mopper et al. 2000). It is therefore still uncertain whether plant genetic diversity might have different effects on herbivores with different diet breadth or feeding behaviour (Kaplan and Denno 2007, Ali and Agrawal 2012).

With a few exceptions (Madritch and Hunter 2002, Madritch and Hunter 2005, Tack et al. 2010, Tack and Roslin 2011), studies on the functional consequences of genetic diversity for ecosystem functioning have focused on hybrids (Dungey et al. 2000, Hochwender and Fritz 2004, Wimp et al. 2007) or clones (Johnson and Agrawal 2005, Crawford et al. 2007, Barbour et al. 2009, Cook-Patton et al. 2011, Utsumi et al. 2011, see Tack et al. 2012 for a review). Because these studies were designed so as to increase the contrast between plant genotypes they may not be relevant to more complex processes occurring *in natura* (Tack et al. 2012). We present here one of the first attempt to assess the effect of current intraspecific plant diversity on natural insect herbivory. Using an experimental plantation of pedunculate oak saplings, we tested the following hypotheses: (i) the genetic diversity of young trees tends to increase insect herbivory (*i.e.* associational susceptibility) and (ii) the magnitude of the effect depends on host specialization of insect herbivores, being higher for more generalist species. To test these hypotheses we designed a common garden experiment with 90 synthetic mixtures of oak saplings composed of one to four half-sib families. We genotyped all saplings and evaluated the amount of damage caused by exophagous insect herbivores (less specialized) and endophagous leaf miners (more specialized) on each individual sapling. We assessed the level of genetic diversity in each mixture and estimated the correlation between diversity and insect herbivory.

## 4.2.2. Materials and methods

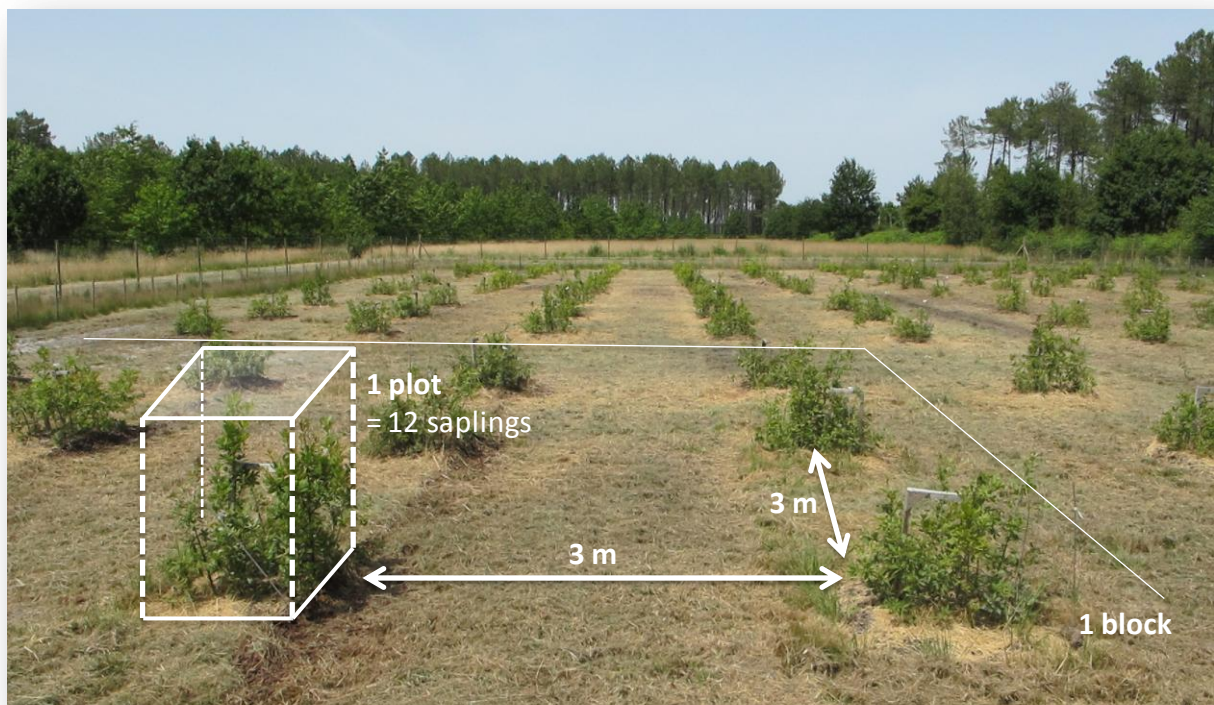
---

### a) Experimental design

In autumn 2007, we collected acorns from the canopy of four mature pedunculate oaks (*Quercus robur*), referred to hereafter as ‘mother trees’, sampled at random within a 10 km radius at a site 40 km south of Bordeaux (44°440 N, 00°460 W). In March 2008, we sowed the acorns at the nursery of the forest research centre of the French National Institute for Agricultural Research (INRA), to produce four half-sib families of oak seedlings. The

seedlings were grown in individual pots containing peat and were treated with fungicide and insecticide during the first growing season (*i.e.* 2008), to prevent damage before planting. In March 2009, the seedlings were transplanted to a clearing surrounded by pine trees (*Pinus pinaster*) and broadleaved species (*Quercus robur*, *Quercus rubra* and *Betula pendula*).

Six different blocks were established, with 15 plots in every block, each plot corresponding to one of the 15 possible combinations of one ( $n=4$  plots, *i.e.* one per family), 2 ( $n=6$ ), 3 ( $n=4$ ) and 4 ( $n=1$ ) families per plot. Each plot contained four rows of three seedlings; the seedlings were 0.2 m apart and the plot area was 0.8 m<sup>2</sup>. Within each plot, oak families were planted at equal density in a regular alternate pattern, such that seedlings from the same family were never adjacent in mixed plots. The plots were separated by a distance of 3 m and were randomly distributed within the blocks. Blocks were 14 m × 6 m in size and were located 4 m apart (Figure 12, p. 45 and Figure 23).



**Figure 23: Overview of the experiment.** See also the Figure 12, p. 45 for a more complete schematic view.

The experimental site was fenced to prevent grazing by mammalian herbivores. The herbaceous plants growing between plots were removed by mowing, twice yearly. Pine bark chips were spread on the soil of each plot to control the vegetation and limit evaporation. Plots were watered during the summer of 2009, to minimise seedling mortality. In August 2011, 25 out of the 1080 planted seedlings were dead (*i.e.* 1055 survived).

## b) Herbivory assessment

Insect herbivory was assessed by the visual inspection of 20 leaves on each four-year-old sapling, in August 2011. Five leaves were sampled at the tip and five at the base of two branches randomly chosen at the top and two branches randomly chosen towards the bottom of the sapling. We also recorded the total height of each sapling during this herbivory assessment.

Herbivore damage on oak leaves was assigned to four different trophic guilds: *chewers* (mostly adult Curculionidae or Chrysomelidae and Lepidoptera caterpillars), *skeletonisers* (adult grasshoppers and Tenthredinoidea larvae), *rollers* (mostly Lepidoptera larvae) and *miners* (mostly Microlepidoptera larvae). No gall makers were observed. The percentage leaf area affected was visually estimated for each leaf and each guild using six classes (0%, 1–5%, 6–15%, 16–25%, 26–50%, 51–75% and >76%) and then averaged per sapling.

Damage due to skeletonisers and leaf-rollers were very rare. We therefore pooled these two guilds with the chewers and classified the damage inflicted as being due to ‘exophagous insects’. Most of exophagous insects observed to feed on oak saplings were polyphagous species able to consume plant tissues from different genera and families (mostly *Orgyia antiqua*, *Elkneria pudibonda*, *Brachyderes lusitanicus* and grasshoppers) and may be then considered as generalists. Leaf miners are different from the other insect herbivores found on oak saplings in that they are endophagous and much more specialized (they develop on a narrow spectrum of species within the Fagacea family). Damage by leaf miners was quite frequent but minor in term of leaf area impacted. In addition, the leaf surface affected by a mine is dependent on the timing of assessment, while the presence or absence of a mine is not. We therefore used the density of mines per sapling (number of mines / 20 leaves) to quantify damage due to these specialist insects.

## c) Genotyping of oak saplings

All oak saplings and the four mother trees were genotyped with 12 microsatellite markers (see Guichoux *et al.* 2011 for details), using one leaf per sapling and per mother tree collected in August 2010. Leaves were dried and stored separately before DNA extraction and gene amplification. We isolated DNA from five leaf discs, each 5 mm in diameter, from each sample with the Invisorb DNA plant HTS 96 kit (Invitek, Berlin, Germany). We used the 12plex SSR (Single Sequence Repeats) kit developed by Guichoux *et al.* (Guichoux *et al.* 2011) for genotyping. We scored SSR profiles, using real allele sizes and alleles were binned with the Microsoft Excel macro AUTOBIN<sup>9</sup> program developed by Guichoux *et al.* (2011).

Among the 1059 surviving individuals in 2010, 1032 were successfully genotyped. The mean proportion of loci successfully typed was 99.7%. The mean number of alleles per locus was 11 (range: 6-19). More detailed information about genetic structure of the oak seedlings population is provided in Appendix 5 (p. 200). Seventeen offsprings (1.7%) were excluded

<sup>9</sup> available from <http://www4.bordeaux-aquitaine.inra.fr/biogeco/Ressources/Logiciels/Autobin>

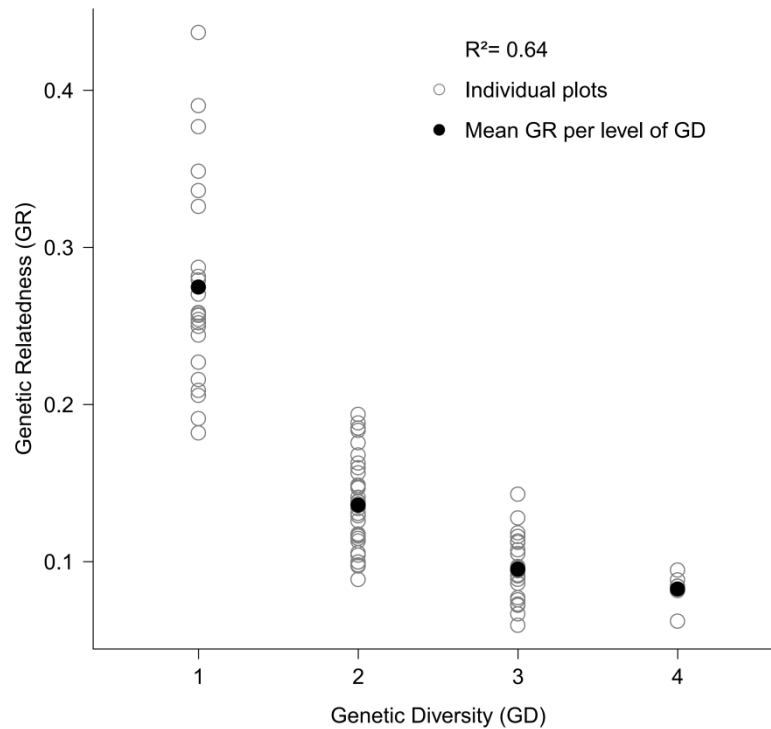
from the analysis because their genotype at multiple loci did not match that of any mother tree. 134 offsprings showed only one mismatch with the corresponding mother tree. These offsprings were used to identify loci with genotyping errors before correction. Error rates based on these comparisons were low for 10 markers (<2 %), high for one single-nucleotide marker (1.92 % for the PIE258 marker) and high for another marker (10.49 % for the PIE020 marker). Comparisons of the genotypes of mother trees and offspring revealed that manual binning was incorrect for the single-nucleotide marker and a null allele in the offspring of one mother tree, for the PIE020 marker. Single-nucleotide errors were corrected for further analysis and manual binning was repeated for the PIE258 marker. The PIE020 marker was removed from the data set. We finally retained 11 markers for the genotyping of 1016 offsprings plus the four mother trees.

#### d) Estimation of genetic diversity

We initially used the number of maternal lineages per plot as a measure of genetic diversity. However, as a given mother tree could have been pollinated by several father trees, the offspring may be half-sibs or full-sibs and the proportion of the two types of saplings could vary within families and within sapling assemblages. The number of maternal lineages per plot may therefore underestimate genetic diversity and be poorly correlated with variation in insect damage.

We then determined SSR genotypes, to calculate the genetic relatedness between oak saplings, thereby improving estimates of genetic diversity per plot and switching from an almost categorical (1, 2, 3 or 4 maternal lineages per plot) to a more continuous (90 individual scores of genetic diversity) variable. Hereafter, *genetic diversity* (GD) refers to the number of maternal lineages per plot, whereas *genetic relatedness* (GR) refers to the mean between-saplings relatedness per plot.

Genetic relatedness was calculated with CoAncestry software (Wang 2011). We used the DyadML estimator because the simulated values of relatedness it provided were the closest to expected values (*i.e.* 0.5 for full sibs, 0.25 for half sibs and 0 for unrelated saplings). GR was calculated for all pairs of individuals ( $n = \frac{1}{2}(1016 \times (1016-1)) = 515,620$  pairs) and we used these values to calculate a mean genetic relatedness for each plot. Mean genetic relatedness significantly differed between plots with different numbers of maternal lineages (Kruskal-Wallis test:  $K_{calc} = 845.55$ ,  $df = 3$ ,  $p < 0.001$ ), decreasing with increasing number of lineages (Figure 24). However, genetic relatedness also varied considerably within each level of genetic diversity, thus supporting the use of the two indices. As they were highly correlated ( $r = -0.80$ ), GD and GR were introduced separately in further models.



**Figure 24 :** Effect of the number of half-sib families per plot (Genetic Diversity, GD) on the mean genetic relatedness among oak seedlings within plots (Genetic relatedness, GR). Open circles represent individual plots ( $n= 90$ ); filled circles represent mean genetic relatedness per level of genetic diversity.

Owing to missing genotypes (dead saplings, unamplified DNA, mismatch between observed genotype and mother tree), mean relatedness was averaged across a variable number of individual saplings per plot (9 to 12). For the sake of consistency, missing genotypes were also removed before the analysis of insect damage data. The final dataset contains 1002 individuals (6 blocks  $\times$  15 plots  $\times$  12 trees – 25 dead saplings – 53 unamplified or mismatched genotypes).

### e) Statistical analyses

Response variables (*i.e.* herbivory by exophagous insects, abundance of leaf miners and sapling height) were analysed using each individual tree as a replicate to make it possible to test for the possible effects of interactions between mother tree identity (MT) and GD or GR. We accounted for spatial replication by nesting the ‘population effect’ (*i.e.* 1 population = 1 plot = 12 saplings) within the block effect, both factors being treated as random effects in all mixed models, in order to specify that individual observations were correlated within blocks and within plots.

We first tested the MT effect on response variables in monocultures alone, to avoid confounding factors. Mother tree identity was part of the experimental design and we were interested in its influence on the mean of herbivory by exophagous insects, abundance of leaf miners and tree height. We therefore treated this factor as a fixed effect because there were

not enough levels on which to base an estimate of the variance of the total population (only four different mother trees).

In order to determine potential genetic effects on sapling height, we first performed two sets of linear mixed models with MT and GD or GR, separately, and their interactions as fixed effects. We then carried out linear mixed models to test the effect of sapling height, MT, GD or GR, and their interactions on herbivory by exophagous insects and on the abundance of leaf miners, separately. Prior to analyses, continuous explanatory variables (GD, GR and sapling height) were centred (*i.e.* subtracting the sample mean from all observations) and reduced (*i.e.* dividing centred variables by their sample standard deviation) in order to make model coefficients comparable within and between models (Schielzeth 2010). Centring variables also makes main effects biologically interpretable even when involved in interactions (Schielzeth 2010).

In all mixed models, we applied a model simplification procedure and reduced each maximal mixed model by removing non significant interaction terms, starting with the highest order interaction, to finally retain the least parameterized models including only simple terms and significant interaction terms.

Data for sapling height and damage due to exophagous insects were analysed with the *lme* procedure (Pinheiro et al. 2011) in R (R Development Core Team 2010). Tree height was square-transformed and percentage data were transformed with the logit function (Warton and Hui 2010) to meet the assumptions of the tests, which were checked by graphical analyses and Shapiro-Wilk tests on model residuals. The abundance of leaf miners per tree was expressed as counts, which were analysed with generalized linear mixed models by specifying a Poisson error structure, with the *lmer* procedure in the lme4 package in R (Bates et al. 2011).

Test statistics for fixed effects were based on F values for linear mixed models (herbivory by exophagous insects and sapling height) and on  $\chi^2$  values (loglikelihood ratio tests with one degree of freedom) for generalised linear mixed models performed on the abundance of leaf miners.

We used the method developed by Loreau and Hector (2001) and adapted by Unsicker *et al.* (2008) to quantify the net genetic diversity effect on herbivore damage. We first calculated the observed relative forage of the family  $i$  ( $RF_{Oi}$ ) as the ratio of the damage observed on each family  $i$  ( $i$  from 1 to 4) in a mixture ( $C_i$ ) to that observed on this family in monoculture ( $M_i$ ) (Unsicker et al. 2008):

$$RF_{Oi} = C_i/M_i \quad (1)$$

The expected relative forage of the family  $i$  ( $RF_{Ei}$ ) under the null hypothesis (*i.e.* no effect of genetic diversity on damage) was simply its proportion in the mixture, *i.e.*  $1/n$  where  $n$  is the number of families in the mixture (Loreau and Hector 2001, Unsicker et al. 2008).

The deviation of the observed relative damage in a mixture from the relative damage expected in the corresponding monoculture was thus:

$$\Delta RC_i = RF_{O_i} - RF_{E_i} = C_i/M_i - (1/n) \quad (2)$$

The total observed damage in the mixture was calculated as:

$$F_O = \sum_i RF_{O_i} \quad (3)$$

The total expected damage in the mixture was calculated as:

$$F_E = \sum_i RF_{E_i} \quad (4)$$

The net genetic diversity effect (NGDE) on damage in the mixture was calculated as:

$$NGDE = F_O - F_E \quad (5)$$

A positive NGDE indicates associational susceptibility (higher level of damage observed in mixtures than expected from mean damage levels in the corresponding monocultures), whereas a negative NGDE indicates associational resistance (lower level of damage observed in mixtures than expected from mean damage levels in the corresponding monocultures).

The NGDE can be further divided into two additive components: a complementarity effect (CE) and a selection effect (SE) (Loreau and Hector 2001, Unsicker et al. 2008).

The CE is assessed by calculating the mean  $\Delta RC_i$  over all families at the plot level:

$$CE = n \times \overline{\Delta RC} \times \bar{M} \quad (6)$$

CE measures the change in mean relative forage of the species. CE is positive when the mean relative forage increases *i.e.* when oak families are, on average, consumed more in mixtures than it would be expected from their consumption in monocultures.

The calculation of SE takes into account the covariance between  $\Delta RC_i$  and  $M_i$ :

$$SE = n \times \text{cov}(\Delta RC, M) \quad (7)$$

SE values are used to determine whether there is a relationship between consumption in the monoculture and relative forage in mixtures. SE is positive when plant species that are consumed in larger amounts in monocultures (less resistant) also have higher relative forage values in mixtures, thus making a greater contribution to total plot damage.



NGDE, CE and SE were calculated for all levels and combinations of mixtures within each block, giving a total of 66 comparisons between observed and expected values. The significance of each effect (NGDE, CE, SE) was determined by one sided t-tests (Loreau and Hector 2001). We first tested grand mean values across all mixtures against zero, to determine whether they differed significantly from the weighted average of the response variable in monocultures. We also assessed the significance of the NGDE, CE and SE against zero for each level of genetic diversity. We used analyses of variance to assess change in these three effects along the gradient of GD (Loreau and Hector 2001).

### 4.2.3. Results

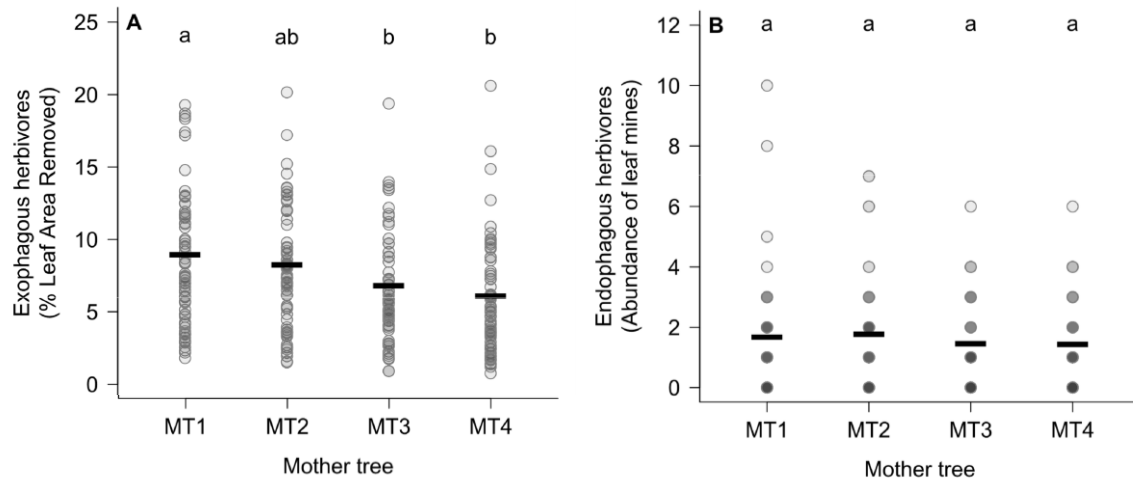
---

#### a) Effects of genetic diversity and relatedness on sapling height

Mean sapling height significantly differed between oak families ( $F_{3,909} = 2.88$ ,  $p = 0.035$ ) but we observed no significant effect of mother genetic diversity (GD:  $F_{1,83} = 0.02$ ,  $p = 0.880$ ) or genetic relatedness (GR:  $F_{1,83} < 0.01$ ,  $p = 0.984$ ) on sapling height.

#### b) Effects of genetic diversity and relatedness on insect herbivory

Damage due to exophagous insects was significantly affected by MT, GD, GR and sapling height (H), but not by interactions between these factors (Table 4). Significant differences in damage levels between families were observed in monocultures, suggesting a genetic control of oak saplings resistance to exophagous insects (Figure 25A). Damage also increased significantly with the GD of saplings (Figure 26B, p. 115) and decreased significantly with increasing GR, regardless of the family considered (Figure 26C, p. 115), indicating that the presence of more genetically diverse neighbours increased the risk of damage and that this risk increased with the diversity of conspecific neighbours. Damage by exophagous insects also increased significantly with sapling height (Table 4, Figure 26A, p. 115). Nevertheless, the effects of GD and GR on herbivory seemed to be direct rather than mediated by the genetic control of sapling height as (i) GD and GR had no effect on height and (ii) MT×H ( $F_{3,905} = 1.56$ ;  $p$ -value = 0.198), GD×H ( $F_{1,901} = 0.08$ ;  $p$ -value = 0.775) and GR×H ( $F_{1,907} = 2.92$ ;  $p$ -value = 0.088) interactions had no significant effect on damage (Table 4).

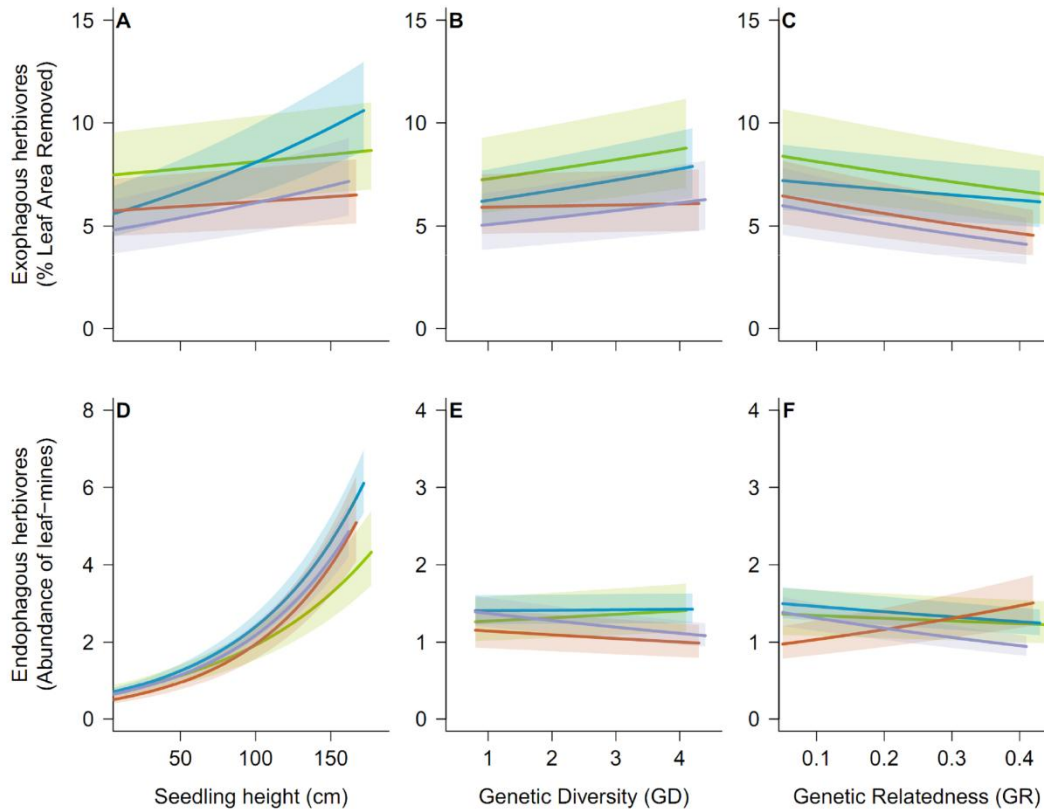


**Figure 25: Effects of mother tree identity on (A) exophagous and (B) endophagous insect herbivores in monocultures.** Grey circles represent individual saplings. Darkest circles represent overlapping datapoints. Black bars indicate the mean values in monocultures for all saplings and all blocks. Same letter above two dots indicates that the corresponding means were not significantly different (LMM and GLMM on monoculture plots).

**Table 4: Summary of the results of linear mixed models assessing the effect of sapling height (H), mother tree identity (MT), genetic diversity (GD) and genetic relatedness (GR) between oak saplings and their interactions on herbivory by exophagous insects and on abundance of leaf-miners.** <sup>†</sup> *df* (numerator, denominator).

	Exophagous insects			Endophagous insects	
	<i>df</i> <sup>†</sup>	F-value	p-value	$\chi^2$	p-value
H	1, 908	6.51	0.011	127.53	< 0.001
MT	3, 908	18.39	< 0.001	7.65	0.054
GD	1, 83	4.45	0.038	< 0.001	0.995
H × GD	-	-	-	12.50	0.014
H	1, 908	6.57	0.011	128.48	< 0.001
MT	3, 908	19.22	< 0.001	7.51	0.057
GR	1, 83	4.49	0.037	1.08	0.300
H × GR	-	-	-	15.49	0.004

For endophagous herbivores (*i.e.* leaf miners), sapling height emerged as the main factor determining their abundance on individual saplings (Table 4, Figure 26D, p. 115). GD×H and GR×H interactions also significantly affected the abundance of leaf miners (Table 4) while H×MT did not ( $\chi^2 = 1.05$ ; *p-value* = 0.789). The coefficient estimate of GD×H interaction term was negative (-0.06) which means that the strength of the effect of sapling height on abundance of leaf miners decreased when increasing GD. The opposite was true for GR×H (+ 0.07), which is consistent with the negative covariation between GD and GR. The simple effects of MT (Figure 25B), GD (Figure 26E, p. 115) and GR (Figure 26F, p. 115) on leaf miner abundance were not significant (Table 4).



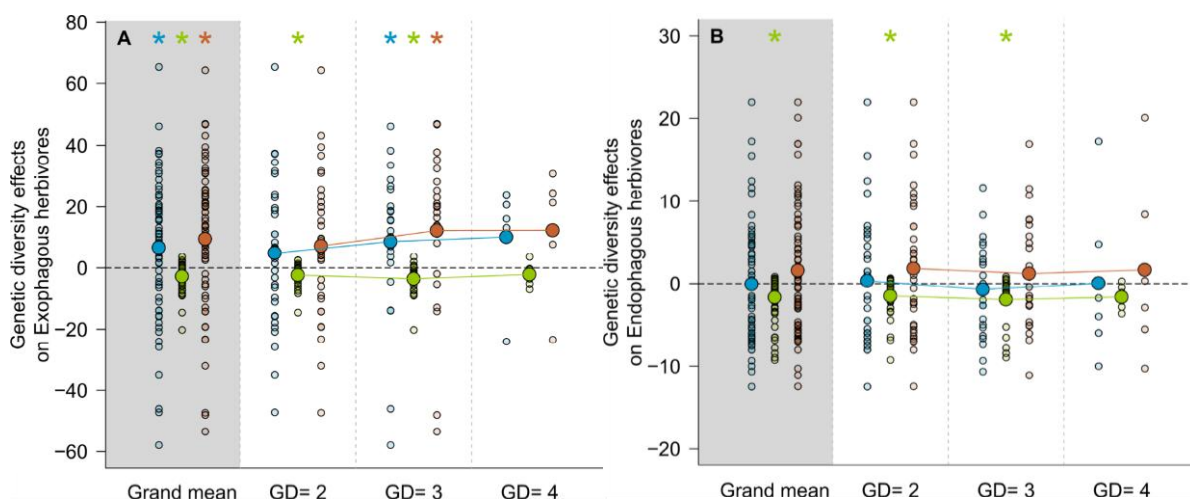
**Figure 26: Effects of sapling height, genetic diversity and genetic relatedness on exophagous and endophagous insects.** Effects of sapling height (A,D), genetic diversity (B,E) and genetic relatedness (C,F) on damage due to exophagous insects (A,B,C) and the abundance of endophagous insects (D,E,F). The different colours indicate regression lines for different families (MT1: green, MT2: blue, MT3: red, MT4: purple). The shaded areas indicate the corresponding 95% confidence intervals.

### c) Net genetic diversity effect

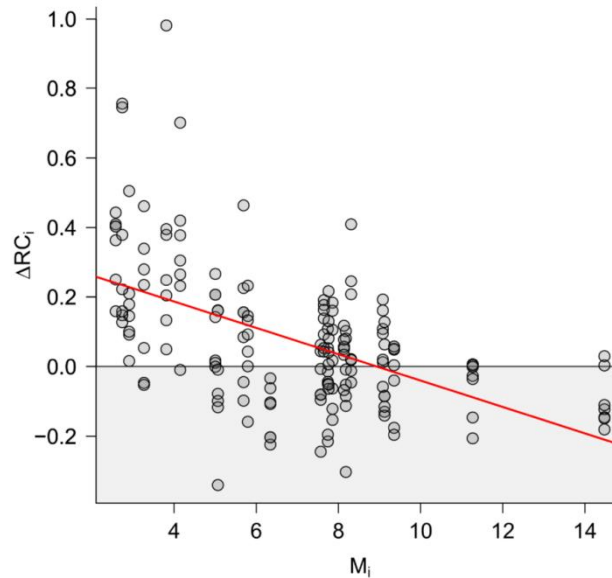
The net genetic diversity effect (NGDE) on herbivory by exophagous insects was overall significantly positive (Table 5), indicating a higher level of damage in mixtures than expected from monocultures (*i.e.* associational susceptibility). Both complementarity and selection effects (CE and SE) were significantly different from zero (Table 5) but had opposite signs (Figure 27): mean CE was positive and more than three times higher than mean SE, which was negative. The resulting positive NGDE was therefore principally due to the positive complementarity effect. Mean NGDE and CE were consistently positive at each level of genetic diversity, and SE was significantly negative at all levels of GD (Figure 27, Table 5). A negative Selection Effect indicates a negative covariation between damage in monocultures and the deviation between observed and expected relative damage in mixtures (Figure 28). For families with lower levels of damage in monocultures (*i.e.* intrinsically more resistant), herbivory in mixtures was much higher than expected (Figure 28).

**Table 5: Summary of *t* values from *t*-tests for net genetic diversity effect (NGDE), complementarity effect (CE) and selection effect (SE) on damage due to exophagous insects and on the abundance of endophagous (leaf-miners), for all mixtures (grand mean) and for each level of genetic diversity (GD). Significant *t*-values are in bold: (\*\*\*) *p*-value < 0.001, (\*\*) 0.001 < *p*-value < 0.01, (\*) 0.01 < *p*-value < 0.05.**

		Grand mean	GD= 2	GD= 3	GD= 4
	<i>df</i>	65	24	19	5
Exophagous insects	NGDE	<b>2.44 *</b>	0.54	<b>3.47 **</b>	- 0.02
	CE	<b>3.37 **</b>	0.86	<b>3.84 **</b>	0.51
	SE	<b>- 5.51 ***</b>	<b>- 3.04 **</b>	<b>- 2.84 *</b>	- 1.61
Endophagous insects	NGDE	- 0.08	0.71	0.14	0.11
	CE	1.70	0.60	1.46	0.84
	SE	<b>- 5.46 ***</b>	<b>- 3.73 **</b>	<b>- 3.44 **</b>	- 1.19
Sapling height	NGDE	0.57	0.68	0.63	0.32
	CE	1.05	0.73	1.14	0.43
	SE	<b>- 4.31 ***</b>	- 0.68	<b>- 3.91 ***</b>	- 0.64



**Figure 27: Non-additive effect of genetic diversity on (A) exophagous insects and (B) endophagous insects.** Small circles represent individual values per plot for net genetic diversity effect (NGDE, blue), complementarity effect (CE, red) and selection effect (SE, green). Large circles are the averaged values for all plots (grand mean) and each level of genetic diversity (GD). \* mean value significantly different from zero.



**Figure 28: Negative selection effect of genetic diversity on exophagous herbivores.** Relationship between damage in monoculture ( $M_i$ ) and deviation of the observed level of damage in mixtures from the expected level of damage ( $\Delta RC_i = RF_{O_i} - RF_{E_i}$ ). For  $\Delta RC_i$ , each data point represents the deviation between observed damage averaged across all saplings from a given family in a given plot within a given block and expected damage in the corresponding monoculture from the same block. It is plotted against mean damage on the corresponding monoculture. As each family 'i' was replicated six times in each block (3 folds in 2-families mixtures, 2 in 3-families mixtures and once in the 4-families mixture), each individual value of  $M_i$  is plotted against seven different values of  $\Delta RC_i$  for each block. Finally, 168 data points are plotted (6 blocks  $\times$  4 families  $\times$  7 mixed plots per family per block). In the shaded area, the level of damage on the corresponding families was lower in mixtures than expected from the corresponding monocultures. The red line represents the ordinary least squares regression between  $M_i$  and  $\Delta RC_i$ .

There was no significant NGDE or CE on the abundance of endophagous herbivores (Table 5). By contrast, SE was, in general, significant and negative at all levels of genetic diversity (Figure 27, Table 5). Thus, for the families most frequently infested in monocultures (more susceptible), relative infestation levels were lower than expected in mixtures, the opposite being true for less susceptible families. CE and SE were of similar magnitude but of opposite signs, accounting for the null NGDE.

NGDE and CE were not significant for sapling height, for either the grand mean, or for any of the levels of genetic diversity (Table 5). SE was consistently and significantly negative (but for GD=4)

#### 4.2.4. Discussion

Based on a large number of samples and a manipulative experiment this study shows for the first time that genetic diversity can trigger associational susceptibility to insect herbivory (White and Whitham 2000, Barbosa et al. 2009) in tree saplings. This process describes an increase in insect herbivory with increasing genetic diversity in host population. If genetically based differences in tree susceptibility to herbivores is now well documented (Tikkanen et al.

2003, Ito and Ozaki 2005, Silfver et al. 2009, Smith et al. 2011, Tack and Roslin 2011), the effect of genetic diversity on insect damage has rarely been investigated and most often on crops or herbaceous plants (Crawford et al. 2007, Hajjar et al. 2008, Genung et al. 2012a). To our knowledge, only two studies investigated the relationship between tree genetic diversity and resistance to insect herbivores. They reported a trend towards higher levels of pest damage in monocultures than in mixtures of willow clones (Peacock and Herrick 2000, Peacock et al. 2001) but they focused on only two specialized leaf beetles. The consequences of tree genetic diversity on total herbivory remain largely unknown. A similar concern is currently emerging about the effect of plant species diversity on insect herbivory. The diversity-resistance relationship has been clearly demonstrated by meta-analyses focusing on individual species-species interactions (Tonhasca and Byrne 1994, Jactel and Brockerhoff 2007, Letourneau et al. 2011). However, the diet breadth of insect herbivores emerged as a key factor accounting for differences in insect response to plant diversity. Herbivory by oligophagous species is often reduced in mixed-species forests in comparison to monospecific forests, whereas the response of polyphagous insect species is more variable (Jactel and Brockerhoff 2007). Several examples of such opposite patterns have recently been reported, with higher levels of damage caused by polyphagous insects (Sobek et al. 2009c, Schuldt et al. 2010) and lower abundance of oligophagous insects (Otway et al. 2005) in more diverse plant communities. The effect of plant diversity on total insect herbivory may then primarily depend on the share of generalist and specialist herbivore species. Here we tentatively addressed this issue by considering two guilds of herbivores of contrasting diet breadth. Oak leaf-miners are oligophagous species that develop a narrow range of species within the *Quercus* and the *Castanea* genera while all the exophagous insects we observed in the field were polyphagous species able to feed on host plants belonging to different families. As endophagous herbivores, leaf-miners have an intimate relationship with their host and are expected to be more dependent on host genotype than exophagous insects that can move freely and exploit several hosts during their development.

### a) Response of exophagous herbivores

In the present study, we observed that the four oak families displayed different levels of resistance to generalist insect herbivores but also differed significantly in sapling height. Herbivory by generalist insects increased with sapling height. However there was no significant interaction between the effect of sapling height and genetic identity on damage by exophagous herbivores. Moreover the genetic diversity and relatedness had no effect on sapling height whereas they significantly affected exophagous insect herbivory. So the observed increase in damage caused by these herbivores in genetically diverse oak sapling mixtures was not mediated by differences in height. Yet, three ecological mechanisms may account for the observed relationship between genetic diversity and herbivory by exophagous insects.

❶ **Mixing diet.** Herbivory by exophagous insects increased in genotype mixtures because of a higher consumption of the four oak families, regardless their intrinsic susceptibility in monocultures, as evidenced by a significant and positive complementarity effect. This is

consistent with the observation that generalist insect herbivores can increase their fitness by feeding on different host plants (Unsicker et al. 2008, Bertheau et al. 2010). Different plant genotypes may provide insects with feeding resources of different qualities (Madritch and Hunter 2005). Mixtures of genotypes are therefore likely to improve diet mixing, which is known to benefit generalist herbivores (Mody et al. 2007, Unsicker et al. 2008, Kotowska et al. 2010). It has been also proposed that feeding on different host plants results in the dilution of toxic compounds present in the plant tissues, allowing a more balanced input of nutrients (Bernays et al. 1994, Karban et al. 2010). It should be of great interest now to investigate leaf chemistry and check whether the blends of secondary metabolites involved in plant defence can explain herbivory patterns in genotypes mixtures and possibly changes with the genetic diversity of mixtures.

② **Spill over.** The higher damage by herbivorous insects in plant species mixtures (*i.e.* Associational susceptibility, AS) has been initially attributed to a spill over of generalist herbivores from their preferred host plants to nearby suitable but less suitable host plants (White and Whitham 2000). Despite the fact we did not monitor the temporal dynamic of exophagous insects on individual oak saplings, the negative selection effect we report, though low, may account for such a spill over. Indeed, a negative selection reveals the existence of negative covariance between observed damage in mixtures and observed damage in monocultures: the increase in damage with genetic diversity was higher for families that suffered less damage when growing in monocultures. This is consistent with the hypothesis of greater colonisation through contagion, with the transfer of insects from more to less palatable families, in sapling mixtures. A similar behaviour was recently reported by Utsumi et al. (2011) who observed a shift of insect herbivores from more to less preferred host genotypes in mixtures of annual plants.

③ **Host location.** The way insect herbivores perceive their host plants may change with their genetic diversity as recently suggested by Crawford *et al.* (2007) who showed a non additive increase in gall abundance on patches of *Solidago altissima* with higher genetic diversity. At the plot scale, associational susceptibility may be explained by a better patch detection by foraging herbivores. For example, the mixture of sapling genotypes may increase the probability of incorporating tall saplings that are easier to detect and colonise, as suggested by our observation of a significant effect of sapling height on insect damage. Moreover, host plant location by insect herbivores is most often mediated by olfactory cues (Visser 1986). Host-plant recognition depends on ratios of plant volatiles and not just on detection of the presence or absence of particular compounds (Bruce et al. 2005). Insects use blends of volatile compounds to distinguish between host and non-host plant species. It has recently been suggested that there is redundancy in the composition of host odour blends, with some components being substitutable to others (Bruce and Pickett 2011). It is therefore possible that a mix of host plant genotypes is more likely to produce the right combination of attractants than a monoculture of a single plant genotype (Glinwood et al. 2009).

However, as we did not sample insect herbivores, it is difficult to determine which one of these mechanisms is the more likely or if they operate synergistically. In addition, it cannot be

excluded that pattern of apparent AS was driven by a higher diversity of insect herbivores since several studies in the field of community genetics reported that herbivore diversity increased with the genetic diversity of host populations (Crutsinger et al. 2008b).

### b) Response of endophagous herbivores

None of the genetic attributes (identity, diversity or relatedness) had a significant effect on the abundance of specialist herbivores (leaf-miners). This finding is consistent with previous studies showing that genotype (Tack et al. 2010, Tack and Roslin 2011) and genetic diversity (Tack and Roslin 2011) are poor predictors of the diversity of specialist herbivores (leaf-miners and gall-makers) feeding on oaks. Instead, sapling height emerged as the key determinant of leaf-miner abundance. The negative selection effect on the abundance of leaf-miners indicates that the less susceptible oak families were colonised by leaf miners more frequently in mixtures than in monocultures. The larval stages of leaf miners cannot relocate after oviposition and cannot shift from one host plant to the next in order to find new (spillover) or complementary (mixed diet) feeding resources. The distribution of leaf-miners between and within plots thus reflects the choice of oviposition site by females, suggesting that the genetic diversity of genotype mixtures might affect this oviposition behaviour. Again, the mixture of sapling genotypes may increase the probability of incorporating tall saplings that are easier to detect by females, which is consistent with our observation of positive correlation between densities of leaf mines and sapling height

The mean abundance and species richness of leaf miners were very low in our experiment, with abundance scores of 0 to 10 mines in 20 leaves per sapling and 85% of total abundance represented by only two of the nine observed species (*Phyllonoricter* sp. and *Stigmella* sp.). Separate analyses of each species of leaf miner would have generated too many zero counts, so we decided to pool data into a single category of “insect specialists”. However, Tack and Roslin (Tack and Roslin 2011) showed that *Phyllonoricter* sp. and *Stigmella* sp. responded differently to genetic and environmental treatments. Considering the abundance of several leaf-miner species together may therefore have prevented the detection of species-specific abundance patterns. Further investigation, after the oak saplings have been colonised by a larger number of insect species, are required for more detailed comparisons of the responses of generalist and specialist herbivores to genetic diversity.

### c) Conclusion

Unlike plant species richness, plant genetic diversity may not provide sufficient functional contrast to prevent host colonization by specialist herbivores while enhancing the foraging of generalist herbivores. Overall, we observed a significant effect of tree genetic diversity on generalist herbivores but not on specialists. Increasing genetic diversity resulted in higher damage by generalist herbivores because of (i) a general increase in leaf consumption in more diverse genotype mixtures (*i.e.* positive complementarity effect) and (ii) an increased damage exposure of individuals from more resistant genotypes in the vicinity of individuals from more susceptible genotypes (*i.e.* negative selection effect). To date many studies have shown



that herbivore diversity increases with host plant genetic diversity (Crutsinger et al. 2006, Crawford et al. 2007, Crutsinger et al. 2008b). There is a need now to reconcile the two approaches and investigate the relationship between the diversity of herbivores and the resulting herbivory along gradients of plant genetic diversity. In addition, when saplings develop into young trees, they may be more easily located and infested by more specialized herbivores, therefore benefiting from being part of a mixed-genotype community (Peacock and Herrick 2000, Peacock et al. 2001). We would therefore advocate long-term monitoring of the dynamics of sapling colonisation by insects with various degrees of host plant range limitation, to determine whether the magnitude and direction of the effect of genetic diversity on associational herbivory change with the ontogeny of focal tree species.

### Acknowledgements

We thank the INRA experimental units at Pierroton for their assistance in the establishment of the common garden experiments. We are also grateful to Audrey Lefrançois and Rodolphe Lauerjion for their help in the field. Genotyping was carried out at the genome/transcriptome facility at Pierroton. This study was funded by the EVOLTREE Network of Excellence (EU FP7 project 016322). B.C. was funded by a grant for the BACCARA project, which received funding from the European Commission's Seventh Framework Programme (FP7/ 2007-2013), under grant agreement no. 226299. L.L. received funding from the LinkTree project (ANR BIODIVERSA) and the EU Network of Excellence EvolTree.

## 4.3. Références du chapitre 4

- Ali, J. G., and A. A. Agrawal. 2012. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science* In press.
- Andow, D. A. 1991. Vegetational Diversity and Arthropod Population Response. *Annual Review of Entomology* 36:561-586.
- Balvanera, P., A. B. Pfisterer, N. Buchmann, J. S. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli, and B. Schmid. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9:1146-1156.
- Bangert, R. K., G. J. Allan, R. J. Turek, G. M. Wimp, N. Meneses, G. D. Martinsen, P. Keim, and T. G. Whitham. 2006. From genes to geography: a genetic similarity rule for arthropod community structure at multiple geographic scales. *Molecular Ecology* 15:4215-4228.
- Barbosa, P., J. Hines, I. Kaplan, H. Martinson, A. Szczepaniec, and Z. Szendrei. 2009. Associational Resistance and Associational Susceptibility: Having Right or Wrong Neighbors. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:1-20.
- Barbour, R. C., J. M. O'Reilly-Wapstra, D. W. De Little, G. J. Jordan, D. A. Steane, J. R. Humphreys, J. K. Bailey, T. G. Whitham, and B. M. Potts. 2009. A geographic mosaic of genetic variation within a foundation tree species and its community-level consequences. *Ecology* 90:1762-1772.
- Bates, D., M. Maechler, and B. Bolker. 2011. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigen. *in*
- Bernays, E. A., K. L. Bright, N. Gonzalez, and J. Angel. 1994. Dietary Mixing in a Generalist Herbivore: Tests of Two Hypotheses. *Ecology* 75:1997-2006.

- Bertheau, C., E. G. Brockerhoff, G. Roux-Morabito, F. Lieutier, and H. Jactel. 2010. Novel insect-tree associations resulting from accidental and intentional biological 'invasions': a meta-analysis of effects on insect fitness. *Ecology Letters* 13:506-515.
- Booth, R. E., and J. P. Grime. 2003. Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *Journal of Ecology* 91:721-730.
- Bruce, T. J. A., and J. A. Pickett. 2011. Perception of plant volatile blends by herbivorous insects: Finding the right mix. *Phytochemistry* 72:1605-1611.
- Bruce, T. J. A., L. J. Wadhams, and C. M. Woodcock. 2005. Insect host location: a volatile situation. *Trends in Plant Science* 10:269-274.
- Cardinale, B. J., K. L. Matulich, D. U. Hooper, J. E. Byrnes, E. Duffy, L. Gamfeldt, P. Balvanera, M. I. O'Connor, and A. Gonzalez. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98:572-592.
- Castagneyrol, B., and H. Jactel. 2012. Unravelling plant-animals diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology* In press.
- Cook-Patton, S. C., S. H. McArt, A. L. Parachnowitsch, J. S. Thaler, and A. A. Agrawal. 2011. A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function. *Ecology* 92:915-923.
- Crawford, K. M., G. M. Crutsinger, and N. J. Sanders. 2007. Host-plant genotypic diversity mediates the distribution of an ecosystem engineer. *Ecology* 88:2114-2120.
- Crutsinger, G. M., M. D. Collins, J. A. Fordyce, Z. Gompert, C. C. Nice, and N. J. Sanders. 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science* 313:966-968.
- Crutsinger, G. M., W. N. Reynolds, A. T. Classen, and N. J. Sanders. 2008a. Disparate effects of plant genotypic diversity on foliage and litter arthropod communities. *Oecologia* 158:65-75.
- Crutsinger, G. M., L. Souza, and N. J. Sanders. 2008b. Intraspecific diversity and dominant genotypes resist plant invasions. *Ecology Letters* 11:16-23.
- Dungey, H. S., B. M. Potts, T. G. Whitham, and H. F. Li. 2000. Plant genetics affects arthropod community richness and composition: Evidence from a synthetic eucalypt hybrid population. *Evolution* 54:1938-1946.
- Finch, S., and R. H. Collier. 2000. Host-plant selection by insects: a theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96:91-102.
- Floater, G. J., and M. P. Zalucki. 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.
- Gamfeldt, L., and B. Kallstrom. 2007. Increasing intraspecific diversity increases predictability in population survival in the face of perturbations. *Oikos* 116:700-705.
- Genung, M., G. Crutsinger, J. Bailey, J. Schweitzer, and N. Sanders. 2012. Aphid and ladybird beetle abundance depend on the interaction of spatial effects and genotypic diversity. Pages 167-174 in *Oecologia*. Springer Berlin / Heidelberg.
- Glinwood, R., E. Ahmed, E. Qvarfordt, V. Ninkovic, and J. Pettersson. 2009. Airborne interactions between undamaged plants of different cultivars affect insect herbivores and natural enemies. *Arthropod-Plant Interactions* 3:215-224.
- Guichoux, E., L. Lagache, S. Wagner, P. Léger, and R. J. Petit. 2011. Two highly validated multiplexes (12-plex and 8-plex) for species delimitation and parentage analysis in oaks (*Quercus* spp.). *Molecular Ecology Resources* 11:578-585.
- Hajjar, R., D. I. Jarvis, and B. Gemmill-Herren. 2008. The utility of crop genetic diversity in maintaining ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 123:261-270.
- Hambäck, P. A., J. Ågren, and L. Ericson. 2000. Associational resistance: insect damage to purple loosestrife reduced in thickets of sweet gale. *Ecology* 81:1784-1794.
- Hochwender, C. G., and R. S. Fritz. 2004. Plant genetic differences influence herbivore community structure: evidence from a hybrid willow system. *Oecologia* 138:547-557.

- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Ito, M., and K. Ozaki. 2005. Response of a gall wasp community to genetic variation in the host plant *Quercus crispula*: a test using half-sib families. *Acta Oecologica* 27:17-24.
- Jactel, H., and E. G. Brockerhoff. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10:835-848.
- Jactel, H., P. Menassieu, F. Vetillard, A. Gaulier, J. C. Samalens, and E. G. Brockerhoff. 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., J. Petit, M.-L. Desprez-Loustau, S. Delzon, D. Piou, A. Battisti, and J. Koricheva. 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology* 18:267-276.
- Johnson, M. T. J., and A. A. Agrawal. 2005. Plant genotype and environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecology* 86:874-885.
- Johnson, M. T. J., M. J. Lajeunesse, and A. A. Agrawal. 2006. Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. *Ecology Letters* 9:24-34.
- Kaplan, I., and R. F. Denno. 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* 10:977-994.
- Karban, R., C. Karban, M. Huntzinger, I. Pearse, and G. Crutsinger. 2010. Diet mixing enhances the performance of a generalist caterpillar, *Platyprepia virginalis*. *Ecological Entomology* 35:92-99.
- Kotowska, A. M., J. F. Cahill, Jr., and B. A. Keddie. 2010. Plant genetic diversity yields increased plant productivity and herbivore performance. *Journal of Ecology* 98:237-245.
- Letourneau, D. K., I. Armbrrecht, B. S. Rivera, J. M. Lerma, E. J. Carmona, M. C. Daza, S. Escobar, V. Galindo, C. Gutiérrez, S. D. López, J. L. Mejía, A. M. A. Rangel, J. H. Rangel, L. Rivera, C. A. Saavedra, A. M. Torres, and A. R. Trujillo. 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications* 21:9-21.
- Loreau, M., and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72-76.
- Madritch, M. D., and M. D. Hunter. 2002. Phenotypic diversity influences ecosystem functioning in an oak sandhills community. *Ecology* 83:2084-2090.
- Madritch, M. D., and M. D. Hunter. 2005. Phenotypic variation in oak litter influences short- and long-term nutrient cycling through litter chemistry. *Soil Biology and Biochemistry* 37:319-327.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and human well-being. Biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.
- Mody, K., S. B. Unsicker, and K. E. Linsenmair. 2007. Fitness related diet-mixing by intraspecific host-plant-switching of specialist insect herbivores. *Ecology* 88:1012-1020.
- Mopper, S., P. Stiling, K. Landau, D. Simberloff, and P. Van Zandt. 2000. Spatiotemporal variation in leafminer population structure and adaptation to individual oak trees. *Ecology* 81:1577-1587.
- Otway, S. J., A. Hector, and J. H. Lawton. 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of Animal Ecology* 74:234-240.
- Parker, J. D., J.-P. Salminen, and A. A. Agrawal. 2010. Herbivory enhances positive effects of plant genotypic diversity. *Ecology Letters* 13:553-563.
- Peacock, L., and S. Herrick. 2000. Responses of the willow beetle *Phratora vulgatissima* to genetically and spatially diverse *Salix* spp. plantations. *Journal of Applied Ecology* 37:821-831.
- Peacock, L., T. Hunter, H. Turner, and P. Brain. 2001. Does host genotype diversity affect the distribution of insect and disease damage in willow cropping systems? *Journal of Applied Ecology* 38:1070-1081.

- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and the R Development Core Team. 2011. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models, R package version 3.1-102.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing. in, Vienna, Austria.
- Reusch, T. B. H., A. Ehlers, A. Hammerli, and B. Worm. 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:2826-2831.
- Riihimäki, J., P. Kaitaniemi, J. Koricheva, and H. Vehviläinen. 2005. Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia* 142:90-97.
- Root, R. B. 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95-124.
- Schiegg, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1:103-113.
- Schuldt, A., M. Baruffol, M. Böhnke, H. Bruelheide, W. Härdtle, A. C. Lang, K. Nadrowski, G. v. Oheimb, W. Voigt, H. Zhou, and T. Assmann. 2010. Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology* 98:917-926.
- Silfver, T., H. Roininen, E. Oksanen, and M. Rousi. 2009. Genetic and environmental determinants of silver birch growth and herbivore resistance. *Forest Ecology and Management* 257:2145-2149.
- Smith, D. S., J. K. Bailey, S. M. Shuster, and T. G. Whitham. 2011. A geographic mosaic of trophic interactions and selection: trees, aphids and birds. *Journal of Evolutionary Biology* 24:422-429.
- Sobek, S., C. Scherber, I. Steffan-Dewenter, and T. Tschardt. 2009. Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia* 160:279-288.
- Tack, A. J. M., M. T. J. Johnson, and T. Roslin. 2012. Sizing up community genetics: it's a matter of scale. *Oikos* 121:481-488.
- Tack, A. J. M., O. Ovaskainen, P. Pulkkinen, and T. Roslin. 2010. Spatial location dominates over host plant genotype in structuring an herbivore community. *Ecology* 91:2660-2672.
- Tack, A. J. M., and T. Roslin. 2011. The relative importance of host-plant genetic diversity in structuring the associated herbivore community. *Ecology* 92:1594-1604.
- Tikkanen, O.-P., M. Rousi, T. Ylioja, and H. Roininen. 2003. No negative correlation between growth and resistance to multiple herbivory in a deciduous tree, *Betula pendula*. *Forest Ecology and Management* 177:587-592.
- Tonhasca, A., and D. N. Byrne. 1994. The effects of crop diversification on herbivorous insects: a meta-analysis approach. *Ecological Entomology* 19:239-244.
- Unsicker, S., A. Oswald, G. Köhler, and W. Weisser. 2008. Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore. *Oecologia* 156:313-324.
- Utsumi, S., Y. Ando, T. P. Craig, and T. Ohgushi. 2011. Plant genotypic diversity increases population size of a herbivorous insect. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*:Pages?
- Vehviläinen, H., J. Koricheva, and K. Ruohomäki. 2007. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* 152:287-298.
- Visser, J. H. 1986. Host Odor Perception in Phytophagous Insects. *Annual Review of Entomology* 31:121-144.
- Wang, J. 2011. COANCESTRY: a program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Molecular Ecology Resources* 11:141-145.
- Warton, D. I., and F. K. C. Hui. 2010. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology* 92:3-10.
- White, J. A., and T. G. Whitham. 2000. Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* 81:1795-1803.

Whitham, T. G., J. K. Bailey, J. A. Schweitzer, S. M. Shuster, R. K. Bangert, C. J. Leroy, E. V. Lonsdorf, G. J. Allan, S. P. DiFazio, B. M. Potts, D. G. Fischer, C. A. Gehring, R. L. Lindroth, J. C. Marks, S. C. Hart, G. M. Wimp, and S. C. Wooley. 2006. A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics* 7:510-523.

Whitham, T. G., C. A. Gehring, L. J. Lamit, T. Wojtowicz, L. M. Evans, A. R. Keith, and D. S. Smith. 2012. Community specificity: life and afterlife effects of genes. *Trends in Plant Science*.

Whitham, T. G., W. P. Young, G. D. Martinsen, C. A. Gehring, J. A. Schweitzer, S. M. Shuster, G. M. Wimp, D. G. Fischer, J. K. Bailey, R. L. Lindroth, S. Woolbright, and C. R. Kuske. 2003. Community and ecosystem genetics: A consequence of the extended phenotype. *Ecology* 84:559-573.

Wimp, G. M., S. Wooley, R. K. Bangert, W. P. Young, G. D. Martinsen, P. Keim, B. Rehill, R. L. Lindroth, and T. G. Whitham. 2007. Plant genetics predicts intra-annual variation in phytochemistry and arthropod community structure. *Molecular Ecology* 16:5057-5069.





## CHAPITRE 5

---

### 5. Discussion générale et perspectives

---





## 5.1. Réponse de la phytophagie à la diversité des plantes, mais quelle diversité ?

### 5.1.1. De la diversité des herbivores à la phytophagie

---

#### a) Plus de plantes, plus d'herbivores

Richesse spécifique (e.g. Siemann et al. 1998, Haddad et al. 2009, Scherber et al. 2010a, Castagneyrol and Jactel 2012) et abondance (Haddad et al. 2009, Scherber et al. 2010a) des arthropodes augmentent avec la diversité spécifique des plantes. Bien que ce résultat concerne aussi bien les herbivores que leurs ennemis naturels, la relation est plus étroite (*i.e.* meilleure corrélation et pente de régression plus forte) entre les plantes et les arthropodes qui en dépendent directement pour leur alimentation (herbivores et pollinisateurs) qu'entre les plantes et les consommateurs secondaires (prédateurs et parasitoïdes) (*cf.* CHAPITRE 2). Deux hypothèses ont été avancées pour rendre compte de ces observations :

- ❶ ***The resource specialization hypothesis.*** Cette hypothèse s'appuie sur un constat simple : il n'y a pas d'herbivores là où il n'y a pas de plantes. Du fait de la plus ou moins grande spécialisation des herbivores vis-à-vis des plantes hôtes qu'ils exploitent (Ward and Spalding 1993, Frenzel and Brandl 2001, Ødegaard et al. 2005, Novotny et al. 2006, Novotny et al. 2010), l'augmentation du nombre de plantes dans un écosystème est à même de recruter un nombre croissant d'espèces d'herbivores (Lewinsohn and Roslin 2008). Si cette hypothèse a pu être confirmée pour les insectes herbivores, elle ne rend pas compte de la relation entre diversité des plantes et diversité des prédateurs et des parasitoïdes (Haddad et al. 2009). La diversité de ces derniers répond indirectement à la diversité des plantes *via* des mécanismes ascendants (*bottom-up effects*) faisant intervenir la relation entre diversité des plantes et diversité des herbivores (Scherber et al. 2010a). Les prédateurs sont également dépendants de la structure de leur habitat (Langellotto and Denno 2004), ce qui peut être une conséquence indirecte de la diversité des plantes.
- ❷ ***The more individuals hypothesis.*** Selon cette hypothèse, l'augmentation de la diversité des animaux avec la diversité des plantes serait une conséquence indirecte de la corrélation positive entre diversité des producteurs primaires et productivité primaire des écosystèmes (*cf.* § 1.1). En effet, la diversité des animaux tend à augmenter avec la productivité des écosystèmes (Gaston and Blackburn 2000), ce qui peut s'expliquer d'une part par le fait que les sites les plus productifs peuvent accueillir une plus grande abondance de consommateurs et d'autre part que le risque d'extinction des populations locales diminue avec l'abondance des individus dans la population (Srivastava and Lawton 1998). Cette hypothèse n'a pas reçu de confirmation généralisée (Srivastava and Lawton 1998, Yee and Juliano 2007, Haddad et al. 2009, McGlynn et al. 2010) et s'applique surtout à la relation entre diversité des plantes et diversité des prédateurs et des parasitoïdes (Haddad et al. 2009).

La corrélation positive entre richesse spécifique des plantes et diversité (richesse et abondance) des arthropodes associés observée à l'échelle spécifique s'observe également à l'échelle infraspécifique (Cook-Patton et al. 2011) et concerne aussi bien les herbivores que leurs ennemis naturels (Crutsinger et al. 2006, Johnson et al. 2006, Crawford et al. 2007, Crutsinger et al. 2008b, Utsumi et al. 2011). Alors que la diversité des herbivores est mieux corrélée à la richesse spécifique des plantes que la diversité des prédateurs et des parasitoïdes (Siemann et al. 1998, Haddad et al. 2009, Scherber et al. 2010a, Castagneyrol and Jactel 2012), l'inverse semble s'appliquer dans le cas de la diversité génétique, avec une réponse plus marquée des consommateurs secondaires que des herbivores (Johnson et al. 2006, Crutsinger et al. 2008b).

Si les mêmes patrons de réponse de la diversité des arthropodes en réponse à la diversité des plantes s'observent aux échelles spécifique et génétique, les mécanismes impliqués semblent différents (Cook-Patton et al. 2011) : la spécialisation des herbivores vis-à-vis de leur(s) plante(s) hôte(s) rend compte des effets de la diversité spécifique des plantes sur la diversité des herbivores (*the resource specialization hypothesis*) alors qu'à l'échelle de la diversité génétique, les patrons observés s'expliquent par une plus grande abondance – et par la même une plus grande diversité – des herbivores dans les populations génétiquement diverses (*the more individuals hypothesis*).

## b) Plus d'herbivores, plus de dégâts ?

La question de la variable à renseigner pour étudier la relation entre diversité des arbres et résistance des peuplements forestiers aux insectes ravageurs n'est pas anodine. Faut-il ❶ estimer l'abondance ou la richesse spécifique des herbivores ? ❷ évaluer les dégâts en termes de biomasse manquante ? ou ❸ quantifier l'impact des herbivores sur la croissance des arbres au travers de l'exclusion des herbivores ? Les trois approches ont leurs avantages et leurs inconvénients.

Utiliser l'abondance, la richesse, ou la diversité (combinant la richesse spécifique et l'abondance relative de différentes espèces) des herbivores comme *proxy* des dégâts est envisageable (Koricheva et al. 2000, Otway et al. 2005). Toutefois abondance des herbivores et dégâts en tant que tels ne répondent pas de la même manière à la diversité des plantes (Barbosa et al. 2009) et une variation dans la composition des communautés d'arthropodes associées à un arbre ne se traduit pas nécessairement par des changements dans les niveaux de phytophagie (Mody and Linsenmair 2004). Ainsi, il ne suffit pas de montrer que la diversité des herbivores augmente avec la diversité des espèces de plantes ou la diversité génétique au sein d'une population hôte pour pouvoir en déduire des conséquences en termes de dégâts (mais, voir Humphrey and Swaine 1997). Inversement, montrer un effet de la diversité génospécifique<sup>10</sup> sur la phytophagie ne permet pas de déterminer la diversité ni l'abondance des herbivores responsables des dégâts. A ce jour, la relation entre abondance/diversité des

<sup>10</sup> Diversité génétique et spécifique étant deux composantes interactives de la biodiversité dont les effets respectifs sur le fonctionnement des écosystèmes peuvent être difficiles à distinguer, le terme de « diversité génospécifique » a été proposé pour décrire cette interdépendance (Couvét and Teyssède-Couvét 2010).

herbivores et dégâts reste floue (Barbosa et al. 2009, Plath et al. 2012) et de plus amples travaux sont nécessaires pour déterminer quels sont les effets de la diversité génospécifique des plantes sur chacune de ces deux variables.

La relation diversité-résistance aux herbivores peut également être abordée sous l'angle de la quantité de biomasse consommée par les herbivores (Mulder et al. 1999). Les travaux menés sur le terrain se sont essentiellement intéressés aux impacts des herbivores sur la surface foliaire consommée (Humphrey and Swaine 1997, Vehvilainen et al. 2006, Sobek et al. 2009c, Schuldt et al. 2010), ce qui est (relativement) rapide à mesurer et qui est l'approche choisie dans les chapitres qui précèdent. Or, la surface d'une feuille n'est pas parfaitement corrélée avec sa biomasse, l'épaisseur ou la masse des feuilles pouvant varier au sein d'un même arbre, notamment du fait de la position dans la canopée. Ainsi, la mesure d'une surface foliaire consommée par les herbivores n'est qu'une mesure approximative de la biomasse réellement consommée (Waller and Jones 1989). En outre, la prise en compte des seuls dégâts foliaires omet une part importante de la phytophagie : la consommation de sève par les piqueurs suceurs (pucerons, cicadelles, punaises...), la consommation de tissus conducteurs (scolytes, buprestes...) et la consommation de tissus racinaires (larves de hannetons, de taupins...).

Finalement, si l'on s'intéresse à la production de biomasse végétale – ce qui est généralement le cas *in fine* – la comparaison de la croissance et/ou de la survie des plantes en présence et en absence d'herbivores est *a priori* le meilleur moyen de quantifier l'impact de la phytophagie. Toutefois, si cette approche a pu être utilisée avec succès dans les cas des expérimentations menées dans les milieux herbacés (Mulder et al. 1999, Scherber et al. 2006a, Stein et al. 2010), sa transposition au milieu forestier apparaît difficile, notamment du fait de contraintes liées à la taille des arbres. L'exclusion des herbivores sur les arbres n'est en effet guère envisageable que pour les jeunes plants (Plath et al. 2011), plus difficilement pour les arbres adultes (Silfver et al. 2009, Böhm et al. 2011). De fait, cette approche est limitée aux stades de régénération et aux arbres individuels et peut difficilement être appliquée à l'échelle du peuplement forestier.

Au final la comparaison des dégâts causés par les herbivores dans différents contextes de diversité végétale ne conduit pas aux mêmes conclusions selon que l'on considère les dégâts sous l'angle de la biomasse ou de la surface consommée (Jactel and Brockerhoff 2007, Barbosa et al. 2009), sous l'angle de l'abondance (Barbosa et al. 2009), ou au contraire sous celui des conséquences en termes de biomasse (Cardinale et al. 2011). Il résulte de la diversité de ces approches que la relation entre abondance et richesse spécifique des herbivores et phytophagie est encore mal comprise. Or, certaines hypothèses évoquées pour expliquer la relation entre diversité des plantes et résistance aux herbivores (*cf.* CHAPITRE 1) s'appuient soit sur l'abondance (*the resource concentration hypothesis*) soit sur la biomasse consommée (*diet mixing*). Une approche unifiée des relations tripartites entre diversité des plantes, diversité des herbivores et phytophagie apparaît donc comme nécessaire à une compréhension globale des mécanismes sous-tendant la résistance et la susceptibilité par association.

## 5.1.2. Différentes réponses de la phytophagie à la diversité génétique et spécifique

---

### a) La diversité génétique comme catalyseur de la phytophagie

Trois résultats majeurs ressortent du [CHAPITRE 3](#) :

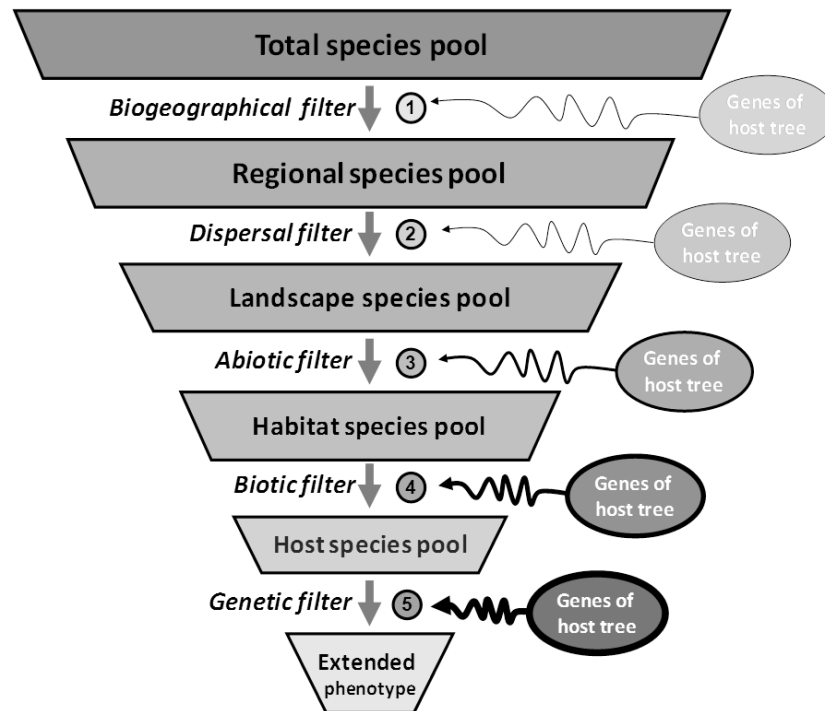
- ❶ La susceptibilité différentielle des chênes vis-à-vis des herbivores s'explique au moins en partie par des différences d'origine génétique. En effet, les groupes de demi-frères issus de mères différentes mais poussant dans un même environnement (*common garden*) présentent différents niveaux d'attaques par les herbivores. Ce résultat n'a rien de surprenant et est cohérent avec les observations réalisées sur d'autres espèces comme *Betula pendula* (Rousi et al. 1997, Tikkanen et al. 2003, Silfver et al. 2009), *Solidago altissima* (Crawford et al. 2007, Utsumi et al. 2011, Genung et al. 2012a), *Eucalyptus globus* (Barbour et al. 2009) *Populus angustifolia* (Smith et al. 2011), ou encore *Pinus pinaster* (Kleinhentz et al. 1998).
- ❷ La phytophagie tend à augmenter avec la diversité génétique, qu'il s'agisse du nombre de groupes de demi-frères associés (GD, [CHAPITRE 4](#)) ou de l'apparement moyen des individus (GR, [CHAPITRE 4](#)). La nouveauté de ce résultat tient dans le fait que les travaux ayant étudié la relation entre diversité génétique et phytophagie s'étaient jusqu'ici focalisés sur une ou deux espèces d'herbivores modèles (Peacock and Herrick 2000, Peacock et al. 2001, Genung et al. 2012a) ou sur les conséquences de la diversité génétique dans les populations de plantes hôtes sur les herbivores (Mody et al. 2007, Kotowska et al. 2010). La tendance à la susceptibilité par association mise en évidence s'explique par une augmentation des dégâts causés par les herbivores sur tous les plants, quelle que soit leur susceptibilité intrinsèque (*Complementarity Effect*), avec pour conséquence une augmentation des dégâts par individu et par plot avec la diversité génétique. Abstraction faite du manque de connaissance sur la corrélation entre la diversité des herbivores et la quantité de dégâts infligés (*cf.* § 5.1.1.b), ce résultat est cohérent par rapport aux observations selon laquelle la diversité des herbivores augmente avec la diversité génétique dans les populations hôtes (Crutsinger et al. 2006, Johnson et al. 2006, Crawford et al. 2007, Crutsinger et al. 2008b, Utsumi et al. 2011). Il s'oppose au contraire aux résultats de Peacock et al. (2000, 2001) qui ont rapporté une moindre susceptibilité des parcelles associant plusieurs génotypes de saules vis-à-vis des deux coléoptères spécialistes. Deux différences majeures peuvent être relevées entre notre étude ([CHAPITRE 4](#)) et celles de Peacock et al. (2000, 2001) : nous nous sommes focalisés sur la phytophagie dans son ensemble et non pas sur les dégâts occasionnés par deux espèces d'herbivores spécialistes ; de plus, notre étude concernait des jeunes plants de chênes, pas des arbres matures, de sorte que les nos résultats actuels ne présagent pas nécessairement de l'évolution de la résistance ou de la susceptibilité par association au cours de la croissance des arbres et de la mise en place d'un peuplement forestier mature.

- ③ A la différence des dégâts totaux, l'abondance des mineuses – qui sont des herbivores spécialistes du chêne – ne semble être influencée ni par le génotype de leur arbre hôte ni par la diversité génétique (GD comme GR) dans la population d'hôtes. Ce résultat est cohérent par rapport aux études de [Tack et al. \(2010, 2011\)](#) sur le même modèle qui ont montré que génotype et diversité génétique n'ont que peu d'effet sur la colonisation des chênes pédonculés par les insectes endophages (galles et mineuses) mais il faut noter que cet effet global masque des différences entre espèces ([Tack et al. 2010](#), [Tack and Roslin 2011](#)).

Bien que significatifs, les effets de la diversité génétique sur la phytophagie sont à relativiser, la surface foliaire moyenne impactée par les herbivores étant de 7.5 % dans les monocultures (*i.e.* tous les arbres sont des demi-frères) contre 8.5 % dans les mélanges de quatre familles de demi-frères. On peut alors s'interroger sur l'importance quantitative de la diversité génétique pour expliquer la phytophagie par rapport à d'autres facteurs. De plus, l'aspect multifonctionnel de la diversité génétique – par analogie avec ce qui a été décrit pour la diversité spécifique ([Balvanera et al. 2006](#), [Hector and Bagchi 2007b](#)) – ne doit pas être perdu de vue : une légère augmentation de la phytophagie en réponse à la diversité génétique (susceptibilité par association) pourrait être compensée par une meilleure productivité et une meilleure stabilité des mélanges de génotypes par comparaison aux cultures monoclonales.

Chez le chêne pédonculé ([Tack et al. 2010](#), [Tack and Roslin 2011](#)) comme chez les plantes modèles *Cenothera biennis* ([Johnson and Agrawal 2005](#), [Johnson et al. 2008](#)) et *Solidago spp.* ([Genung et al. 2012a](#), [Genung et al. 2012b](#)), les facteurs environnementaux (microclimat, type de sol, identité des voisins...) ont un effet quantitativement plus important que la diversité génétique sur les assemblages d'arthropodes ([Johnson and Agrawal 2005](#), [Tack et al. 2010](#), [Tack and Roslin 2011](#)) et les interactions entre plantes ([Johnson et al. 2008](#)). De plus, une revue récente de la littérature suggère que les études menées jusque là dans le cadre de la génétique des communautés ont surestimé l'effet du génotype et de la diversité génétique en sélectionnant des génotypes hybrides ou des races géographiques aux phénotypes contrastés tout en minimisant l'effet de l'environnement ([Tack et al. 2012](#)).

Sans remettre en cause l'importance de la prise en compte de la diversité génétique pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes, ces études suggèrent que l'effet des gènes à une échelle supérieure à celle de l'organisme (*i.e.* le phénotype étendu) est probablement moins prépondérant et plus complexe ([Figure 29](#)) que suggéré par certains auteurs ([Bangert and Whitham 2007](#)).



**Figure 29 : Effet des gènes et des filtres environnementaux sur le phénotype étendu d'une plante : l'exemple de la structuration d'une communauté d'arthropodes associés à une plante hôte.** Le phénotype étendu d'une plante hôte décrit ici l'effet des gènes de la plante sur la structuration de la communauté d'arthropodes qui lui est associée. Plusieurs filtres déterminent quelles sont les espèces qui, à partir d'un *pool* d'espèce total peuvent exploiter *in fine* une plante hôte. Un filtre biogéographique impliquant des processus macroécologiques et évolutifs (❶) détermine les espèces présentes dans une région (*regional species pool*). Parmi ces espèces, un filtre de dispersion (❷) conditionne l'identité des espèces présentes à l'échelle du paysage (*landscape species pool*). Ce filtre est difficilement dissociable du filtre abiotique (❸) qui détermine quelles sont les espèces d'insectes effectivement capables de s'installer et de se maintenir dans un habitat donné (*habitat species pool*). Enfin, les interactions directes et indirectes entre herbivores et entre herbivores et prédateurs constituent le filtre biotique (❹) qui structure le *pool* d'espèces potentiellement associées à un arbre hôte. Enfin, les différences dans les communautés d'arthropodes associées à deux hôtes de la même espèce (*extended phenotype*) sont le résultat de l'effet de filtre exercé directement par le génotype de la plante hôte (❺). Les gènes de la plante hôte interviennent à toutes les étapes de ce processus : ❶ la spécificité des assemblages d'insectes associés à différents genres ou à différentes familles botaniques résulte de processus évolutifs mis en place sur de larges échelles de temps (Frenzel and Brandl 2001, Ødegaard et al. 2005, Novotny et al. 2010) ; ❷ la colonisation d'une plante hôte par les insectes fait intervenir des signaux visuels et olfactifs sous contrôle génétique (Rudgers and Whitney 2006, Kleine and Muller 2011) ; ❸ la plante hôte peut être vue comme un 'ingénieur d'écosystème' dont la présence modifie les caractéristiques abiotiques de l'environnement (Whitham et al. 2006, Crawford et al. 2007) ; ❹ & ❺ les gènes de la plante conditionnent la manière dont les insectes qui lui sont associés interagissent (Schweitzer et al. 2005, Wimp et al. 2005, Stireman et al. 2006, Smith et al. 2011).

## b) La diversité spécifique des arbres : des effets *encore* discrets sur la phytophagie

Les résultats présentés au [CHAPITRE 3](#) indiquent que la diversité des arbres, en soi, n'aurait qu'un effet limité – voire nul – sur les dégâts causés par les herbivores généralistes (au moins à ce stade de développement du dispositif *Orphée*), ce qui semble aller à l'encontre de la majorité des observations rapportées dans la littérature dans le cas des écosystèmes forestiers

en général (Jactel and Brockerhoff 2007) et du chêne pédonculé en particulier (Vehvilainen et al. 2007). Plusieurs facteurs peuvent expliquer cette apparente contradiction et seront discutés de manière plus approfondie dans les paragraphes suivants.

Contrairement aux études compilées dans les méta-analyses de Jactel et Brockerhoff (2007) et de Vehvilainen *et al.* (2007), nous nous sommes principalement attachés à quantifier les dégâts causés au chêne pédonculé par l'ensemble des herbivores associés à cette essence, indépendamment de l'identité des espèces responsables des dégâts. Si l'étude de l'effet de la diversité des essences forestières sur les herbivores s'est longtemps focalisée sur nombre restreint d'insectes ravageurs (e.g. Floater and Zalucki 2000, Zhang and Schlyter 2004, Jactel et al. 2006, Heiermann and Schütz 2008, Jactel et al. 2011, Dulaurent et al. 2012), la prise en compte des dégâts totaux est relativement récente et contribue à alimenter le débat autour de l'idée selon laquelle la diversité des arbres serait un gage de résistance des forêts vis-à-vis des herbivores (Sobek et al. 2009c, Schuldt et al. 2010, Plath et al. 2011, Plath et al. 2012). Ces études suggèrent en effet qu'il y aurait un continuum entre résistance et susceptibilité par association et que les espèces d'arbres se répartissent différemment le long de ce continuum. A noter toutefois l'existence d'un possible biais : toutes ces études ont été menées sur des jeunes arbres et les patrons observés au stade de régénération ne préjugent pas nécessairement des mécanismes impliqués dans la résistance ou la susceptibilité par association dans le cas des peuplements forestiers matures (*cf.* § 5.4).

Pour les mineuses observées sur le chêne pédonculé, la diversité spécifique des arbres a eu un effet négatif sur l'abondance de ces insectes spécialistes (Figure 30). Au premier abord, il est apparu que cet effet de la diversité des arbres était essentiellement dû à la dilution des arbres hôtes à l'échelle de la placette (CHAPITRE 3). Deux hypothèses opposées ont été proposées pour rendre compte de l'effet de la concentration de la ressource sur l'abondance des mineuses :

- ❶ *The density compensation hypothesis*. Cette hypothèse, initialement formulée dans le cadre de la biogéographie insulaire (MacArthur et al. 1972) propose que la densité des mineuses est constante quelle que soit la concentration de l'espèce hôte dans l'habitat et que par conséquent le nombre de mineuses par individu hôte est « dilué » dans les populations hôtes à densité élevée et au contraire « concentré » dans les populations hôtes d'effectifs moindres (Bañuelos and Kollmann 2011).
- ❷ *The resource concentration hypothesis*. Formulée à la même époque pour expliquer l'abondance des ravageurs dans les agrosystèmes (Root 1973), cette hypothèse prédit une augmentation de la densité des herbivores spécialistes avec la concentration de leur ressource (Orians and Björkman 2009). Les résultats rapportés au CHAPITRE 3 sont en accord avec cette hypothèse.

### c) Comparaison des effets de la diversité génétique et spécifique les insectes associés au chêne pédonculé

La phytophagie sur le chêne pédonculé est le dénominateur commun aux [CHAPITRES 3](#) et [4](#). Le fait que le même protocole ait été appliqué sur les dispositifs *Communitree* et *Orphée* pour estimer d'une part la phytophagie totale et d'autre part l'abondance des mineuses autorise une comparaison de la relation diversité-phytophagie entre les deux dispositifs.

**Méthode** : L'objectif de ce test est de comparer la magnitude des effets de la diversité génétique et de la diversité spécifique sur les insectes herbivores généralistes et spécialistes. Les variables de réponse sont les mêmes pour les deux dispositifs (*Communitree* et *Orphée*), ce qui n'est pas le cas des variables explicatives. Le recours au calcul d'*effect sizes* classiquement employé dans les méta-analyses permet de contourner ce problème tout en autorisant la comparaison de la magnitude de la diversité génétique et de la diversité spécifique sur la variable de réponse ([Gurevitch et al. 2001](#), [Nakagawa and Cuthill 2007](#)).

La comparaison des deux dispositifs est basée sur le rapport (*response ratio*,  $R_i$ ) entre la valeur moyenne de la variable de réponse dans les mélanges ( $Mx_i$ ) et dans les monocultures ( $Mo_i$ ) :

$$R_i = \ln \left( \frac{Mx_i}{Mo_i} \right)$$

La variable  $R_i$  quantifie la différence entre les dégâts moyens mesurés dans les monocultures et ceux mesurés dans les mélanges d'espèces ou de génotypes.  $R_i$  peut être calculé pour le pourcentage de défoliation dû aux généralistes comme pour l'abondance des mineuses. Prendre en compte le rapport  $Mx_i/Mo_i$  permet d'estimer la magnitude de l'effet de la diversité en s'affranchissant de l'unité dans laquelle la variable de réponse a été renseignée. Les valeurs positives de  $R_i$  correspondent à de la susceptibilité par association, les valeurs négatives à de la résistance par association.

La variance de  $R_i$  ( $V_{Ri}$ ) est calculée en prenant en compte la variance de la variable de réponse ( $s_i^2$ ) et l'effectif sur lequel la moyenne est calculée ( $n_i$ ) :

$$V_{Ri} = \sqrt{\frac{(n_{Mo,i} - 1) \times s_{Mo,i}^2 + (n_{Mx,i} - 1) \times s_{Mx,i}^2}{n_{Mo,i} + n_{Mx,i} - 2}} \times \left( \frac{1}{n_{Mo,i} \times (Mo_i)^2} + \frac{1}{n_{Mx,i} \times (Mx_i)^2} \right)$$

$V_{Ri}$  est utilisé pour pondérer chaque valeur de  $R_i$  lors du calcul de l'effet moyen ( ). Le poids qui est donné à chacun des 54 cas ([11 comparaisons  $Mx_i/Mo_i$  pour la diversité génétique + 16 comparaisons  $Mx_i/Mo_i$  pour la diversité spécifique] × [généralistes vs spécialistes]) est noté  $W_i$  et correspond à l'inverse de la variance de chaque cas ( $W_i = 1/V_{Ri}$ ). Les blocs des dispositifs *Communitree* et *Orphée* ont été utilisés comme répétitions (respectivement  $n = 6$  et  $n = 5$ ) dans le calcul de l'effet moyen :

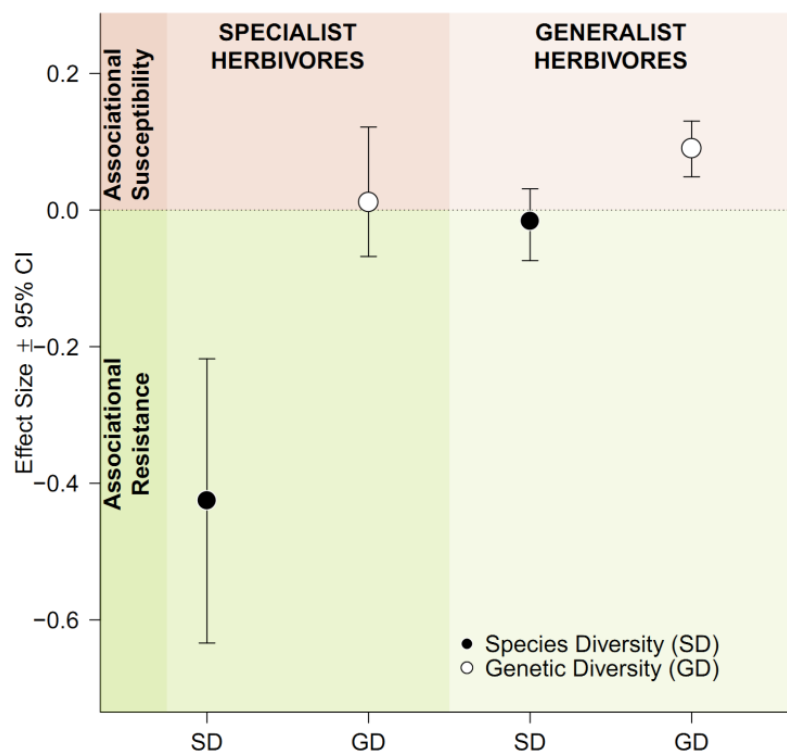
$$\bar{R} = \frac{\sum_{i=1}^4 W_i \times R_i}{\sum_{i=1}^4 W_i}$$

Le poids affecté à chaque cas ( $W_i$ ) est d'autant plus fort que le nombre d'observations (*i.e.* 16 pour la diversité spécifique, 11 pour la diversité génétique) est élevé. Au contraire, une variance inter-blocs élevée (*i.e.*  $s_i^2$  élevé) confère un poids moindre à  $R_i$  de sorte que ces cas contribuent moins à l'effet moyen.

La significativité de la différence de valeur moyenne de entre diversité génétique et spécifique est testée par permutation et se base sur la statistique  $Q$  qui quantifie l'écart des valeurs pondérées de  $R_i$  à la moyenne pondérée de l'ensemble des  $R_i$  ([Borenstein et al. 2009](#)).



Il ressort de cette comparaison que diversité génétique et spécifique ont des effets opposés sur la phytophagie (Figure 30) : les herbivores spécialistes répondent à la diversité spécifique (résistance par association) mais pas à la diversité génétique alors que les herbivores généralistes répondent à la diversité génétique (susceptibilité par association), mais pas à la diversité spécifique (Figure 30). Ces résultats sont cohérents avec ceux présentés dans les chapitres précédents. L'avantage de cette méthode est qu'elle permet de quantifier les effets relatifs de la diversité génétique et spécifique sur la phytophagie en termes de magnitude (*effect size*). L'effet de la diversité spécifique sur les herbivores spécialistes est significativement plus importants que l'effet de la diversité génétique ( $Q_B = 17,08$  ;  $P = 0,001$ ). Au contraire, les herbivores généralistes répondent plus fortement à la diversité génétique qu'à la diversité spécifique ( $Q_B = 3,43$  ;  $P = 0,016$ ).



**Figure 30** : Comparaison des effets de la diversité génétique (dispositif *Communitree*) et spécifique (dispositif *Orphée*) sur les herbivores généralistes et spécialistes en 2011. L'axe des ordonnées représente la magnitude de l'effet de chaque niveau de diversité sur les herbivores généralistes et spécialistes. Il est adimensionnel. Les valeurs négatives indiquent une résistance par association (dégâts ou abondance inférieure dans les mélanges par rapport aux monocultures). Au contraire les valeurs positives indiquent une susceptibilité par association. Les effets de la diversité génétique et spécifique sur la phytophagie sont significativement différents de zéro si l'intervalle de confiance n'intercepte pas la droite  $y = 0$ .

Malgré une littérature abondante sur la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, de rares études ont comparé les effets de la diversité génétique et spécifique (Cook-Patton et al. 2011, Genung et al. 2012b). Ces deux niveaux de biodiversité ont des effets comparables en termes de magnitude et de mécanismes (complémentarité d'utilisation de la ressource) sur la productivité primaire (Cook-Patton et al. 2011). Diversité génétique et

spécifique ont également un effet comparable sur la diversité des arthropodes associés à *Solidago altissima*, mais les mécanismes sous jacents sont différents aux deux échelles (Cook-Patton et al. 2011).

Alors que les pullulations d'insectes et les fortes défoliations peuvent entraîner d'importantes pertes de croissance (Rubtsov 1996), les niveaux de défoliation modérés ont en général des effets faibles en termes de croissance (Hilton et al. 1987, Kaitaniemi et al. 1999, Anttonen et al. 2002). Nous avons montré que la diversité génétique chez le chêne pédonculé était à l'origine d'une susceptibilité par association, mais qu'entre des parcelles associant uniquement des individus issus d'une lignée maternelle et des parcelles où quatre lignées maternelles étaient représentées, la différence dans les dégâts étaient en moyenne de 1 %. Se pose alors la question de l'importance quantitative de ces 1 % en termes de croissance du chêne.

### 5.1.3. Vers une nouvelle approche : la diversité phylogénétique

---

La diversité génétique peut être abordée sous l'angle du nombre de génotypes associés et sous l'angle de la plus ou moins grande proximité génétique entre individus. Cette approche peut être transposée à une échelle de diversité plus large : celle de la diversité phylogénétique. La diversité phylogénétique prend en compte la plus ou moins grande proximité évolutive entre les espèces d'une même communauté et semble mieux expliquer les différences entre communautés en termes de productivité que la richesse spécifique (Cadotte et al. 2009, Flynn et al. 2011). Des résultats comparables ont été obtenus dans le cas des relations plantes-insectes. Pearse et Hipp (2009) ont montré que une corrélation négative entre phytophagie et distance phylogénétique entre les espèces de chênes présentes aux Etats-Unis. Cette relation s'applique aussi lorsque les chênes sont isolés parmi des arbres plus éloignés sur le plan évolutif (Yguel et al. 2011). De manière plus générale, la résistance par association semble être plus importante dans les peuplements mixtes associant feuillus et conifères que dans les peuplements mixtes de feuillus ou de conifères (Jactel and Brockerhoff 2007).

Srivastava et al. (2012) ont récemment proposé d'utiliser la diversité phylogénétique comme *proxy* de la diversité fonctionnelle. Leur argumentation est basée sur l'observation selon laquelle de nombreux traits ayant un effet sur le fonctionnement des écosystèmes ont été relativement bien conservés au cours de l'évolution et que par conséquent les espèces proches sur le plan évolutif sont également proches sur le plan fonctionnel (Srivastava et al. 2012). Toutefois, montrer une corrélation entre diversité phylogénétique et productivité ou résistance des communautés végétales vis-à-vis des herbivores n'est pas suffisant pour permettre des inférences sur les mécanismes sous-jacents, de sorte que le recours à la diversité phylogénétique pour expliquer le fonctionnement des écosystèmes devrait être considéré comme une première étape, en non pas comme un aboutissement (Srivastava et al. 2012).

## 5.2. Comment la diversité des plantes influence-t-elle la phytophagie ?

### 5.2.1. Cache-cache entre variables : diversité, composition et traitements cachés

---

Montrer un effet de la richesse ou de la diversité spécifique sur une fonction écosystémique relève de la corrélation mais n'apporte aucune information sur les mécanismes sous-jacents. Alors que la comparaison des fonctions écosystémiques entre communautés plus ou moins riches en espèces *in natura* sont sujettes à de nombreux facteurs confondants (pédologie, histoire locale, niveaux de population...), l'approche expérimentale permet de limiter ces biais, sans pour autant s'affranchir d'un certain nombre de facteurs confondants, ce que Huston (1997) a appelé les « traitements cachés » (*hidden treatments*) :

“When an experimental manipulation has multiple components, but only one of them is identified as the experimental treatment, erroneous conclusions about cause and effect relationships are likely because the actual cause of any observed response may be ignored in the interpretation of the experimental results. This unrecognized cause of an observed response can be considered a ‘hidden treatment’.”

Dans l'approche expérimentale de la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, le principal de ces traitements cachés (*hidden treatments*) réside dans la composition des communautés végétales : la probabilité d'inclure certaines espèces ayant des caractéristiques fonctionnelles particulières augmente avec le nombre d'espèces de plantes (Huston 1997). Typiquement, une diminution de la densité d'individus par espèce accompagne généralement l'augmentation de la richesse spécifique. De plus, les principaux dispositifs expérimentaux ayant manipulé la diversité des végétaux ont établi de larges gradients de diversité spécifique de sorte qu'à la différence des dispositifs *Orphée* et *Communitree*, toutes les combinaisons d'espèces ne sont pas représentées dans chaque niveau de diversité. L'assignation au hasard des espèces à l'intérieur des communautés est susceptible de générer un effet d'échantillonnage (*sampling effect*) tel que la corrélation positive entre la diversité spécifique et une fonction écosystémique peut s'expliquer plus par la plus grande probabilité d'inclure une espèce présentant des *traits* fonctionnels particuliers que par la diversité spécifique *per se* (Huston 1997, Tilman et al. 1997b). C'est par exemple le cas de la production de biomasse dans les communautés herbacées qui est très fortement dépendante de la présence de Fabacées fixatrices d'azote (Hector et al. 1999, Cadotte et al. 2009, Flynn et al. 2011) et de la phytophagie par les mollusques sur le dispositif allemand de Jena où la phytophagie par les mollusques s'est avérée être mieux prédite par la présence de certains groupes fonctionnels que par la richesse spécifique des communautés herbacées (Scherber et al. 2006a).

La recherche de nouvelles variables « masquées » par la diversité spécifique permet de s'affranchir en partie de cet effet d'échantillonnage. Le recours aux mesures de diversités

fonctionnelle et phylogénétique permet de dévoiler les traitements cachés (Cadotte et al. 2008, 2009, 2011) en donnant une signification fonctionnelle aux variables telles que « présence/absence de l'espèce  $x$  ». Ces mesures présentent l'avantage de pouvoir s'appliquer aussi bien à la diversité génétique qu'à la diversité phylogénétique, sous réserve, dans le dernier cas, que la diversité génétique ait été décrite sur la base de marqueurs moléculaires. Bien que diversités fonctionnelle et phylogénétique soient en partie corrélées, elles ne sont pas complètement redondantes et les deux métriques contribuent à prédire de manière complémentaire la réponse de la productivité (Flynn et al. 2011) et de la phytophagie (Pearse and Hipp 2009) à la diversité spécifique.

## 5.2.2. Diversité et apparence des plantes comme déterminant de la phytophagie

---

### a) Petits, mais costauds

Un des résultats originaux de cette thèse est la mise en évidence l'importance quantitative de la taille des arbres pour la compréhension des différences interindividuelles d'attaques par les herbivores (CHAPITRES 3 et 4). En effet, sur les deux dispositifs étudiés, les dégâts causés par les insectes herbivores spécialistes comme généralistes se sont avérés positivement corrélés avec la hauteur des plants. La plus grande probabilité de survie des plus grands individus observée par Paine *et al.* (2011) ne peut pas être directement interprétée en terme d'effet de la taille sur la phytophagie puisque d'autres facteurs, comme la compétition pour la lumière, peuvent expliquer la relation entre taille et survie. En revanche, parmi les auteurs ayant renseigné des corrélations entre taille des plants et niveaux d'attaques par les herbivores, les résultats sont contrastés : pour certains, la phytophagie augmente avec la taille des arbres (Massey et al. 2006, Rudgers and Whitney 2006), pour d'autres au contraire, les plus grands individus subissent moins d'attaques (Rousset and Lepart 2003). Plusieurs arguments peuvent être avancés pour expliquer les différences entre ces études. L'effet de la taille des plants sur la phytophagie peut en effet dépendre d'un compromis entre croissance et résistance et de l'identité des voisins, ces deux mécanismes n'étant pas indépendants.

### b) Etre grand rend-il meilleur ?

Du fait des limitations dans l'acquisition des ressources, un arbre ne peut pas allouer son énergie à la fois à la croissance (*growth*) et à la défense contre les herbivores (*differentiation*) de sorte qu'à un instant donné les performances d'une plante dépendent du compromis entre ces deux composantes (*balance*), ce qui a été formulé sous l'appellation de *the growth-differentiation balance hypothesis* (Herms and Mattson 1992). Cette hypothèse a surtout fait l'objet de comparaisons interspécifiques (Herms and Mattson 1992, Endara and Coley 2011). Les tests de la corrélation entre croissance et résistance aux herbivores au sein d'une même espèce sont rares et ne confirment pas l'hypothèse d'un compromis d'allocation de ressources entre croissance et résistance (Tikkanen et al. 2003). Au contraire, dans une récente méta-analyse, Cornelissen *et al.* (2008) ont montré l'existence d'une corrélation positive entre l'abondance des herbivores et la vigueur des populations de plantes hôtes, des plantes

individuelles ou des modules de croissance à l'intérieur d'une même plante. Cette corrélation étant essentiellement due à une préférence des herbivores pour les plantes vigoureuses (Cornelissen et al. 2008), elle ne peut pas être étendue aux ravageurs secondaires attaquant préférentiellement les arbres affaiblis ou dépérissants, les scolytes en étant un exemple classique. Ainsi, il est envisageable que les dégâts plus importants observés sur les chênes les plus grands (CHAPITRES 3 et 4) puissent s'expliquer par une meilleure qualité intrinsèque de ces arbres en comparaison des plus petits.

L'effet retour de la phytophagie sur la taille des arbres doit également être considéré. Chez le bouleau, les conséquences de la défoliation en termes de croissance sont dépendantes de la taille des arbres (Prittinen et al. 2003a, Prittinen et al. 2003b) : les plus petits individus sont plus négativement affectés par la phytophagie que les grands (mais voir Rudgers and Whitney 2006). Des résultats comparables ont été rapportés par Paine et al. (Paine et al. 2011) sur des espèces tropicales. Une des raisons envisageables est l'impact plus négatif de la phytophagie sur les plants poussant à l'ombre de leurs voisins (Baraza et al. 2004). Toutefois, aucune corrélation entre défoliation et croissance l'année suivante n'a pu être mise en évidence sur aucun des deux dispositifs présentés aux chapitres précédents ( $r < 0.01$  pour toutes les corrélations).

### c) Etre petit permet-il d'échapper aux herbivores ?

La taille à elle seule ne fait pas tout, et son effet sur la croissance et la survie des semis et des plants peut être dépendant de l'identité et de la taille des ses voisins (Rousset and Lepart 2003, Cuesta et al. 2010). Sur le dispositif *Orphée*, la différence de hauteur entre les chênes et leurs voisins est apparue comme étant la variable expliquant le mieux la colonisation des arbres par les mineuses (CHAPITRE 3), ce qui peut s'expliquer par une accessibilité différentielle des arbres plus grands ou plus petits que leurs voisins pour les herbivores. La diversité végétale est à l'origine d'une diversité dans les composés volatiles émis et perceptibles par les herbivores (Randlkofer et al. 2010). Cette diversité sémiochimiques peut perturber la reconnaissance et la localisation des arbres hôtes par leurs herbivores (Zhang and Schlyter 2004, Bruce et al. 2005, Glinwood et al. 2009, Jactel et al. 2011). La diversité spécifique, par l'hétérogénéité structurale qu'elle génère à l'échelle des communautés végétales, peut modifier la manière dont les odeurs sont perçues par les herbivores et interférer avec les signaux chimiques impliqués dans la détection/localisation de l'hôte (Randlkofer et al. 2010). De plus, l'hétérogénéité structurale des communautés végétales peut également modifier les processus de colonisation des arbres hôte par les insectes sur la base de signaux physiques. Ainsi, les arbres hôtes visuellement masqués par des arbres non hôtes sont moins fréquemment colonisés par leurs herbivores spécialistes que les arbres moins apparents (Floater and Zalucki 2000, Dulaurent et al. 2012).

Diversité et apparence des arbres sont étroitement liées. Sans remettre en question les études ayant mis en évidence l'effet de la diversité spécifique, fonctionnelle ou (phylo)génétique sur la phytophagie, les résultats présentés au CHAPITRE 3 apportent un éclairage nouveau sur les mécanismes impliqués dans la relation diversité des arbres-résistance aux herbivores en mettant l'accent sur l'importance des facteurs locaux (Plath et al. 2011). Bien qu'aucune

interaction nette entre composition spécifique dans le voisinage et apparence des arbres n'aient été mise en évidence sur le dispositif *Orphée*, il est probable que, pour une apparence de l'arbre hôte donnée, la capacité des herbivores à détecter et localiser cet arbre soit influencée par l'identité des espèces associées (Miller et al. 2007, Paine et al. 2011).

### 5.2.3. Colonisation différentielle ou survie différentielle ?

---

L'essentiel de la discussion qui précède porte sur les effets de la diversité des arbres sur le choix des herbivores de coloniser et d'exploiter préférentiellement un hôte ou un autre. Un autre effet de la diversité génétique ou spécifique peut également expliquer les différences observées dans les niveaux de phytophagie : la survie et les performances des herbivores une fois l'hôte atteint. La diversité des plantes peut conditionner ces deux variables au travers d'un effet sur la qualité des tissus consommés et d'un effet sur les ennemis naturels des herbivores.

**Contrôle par le bas (*bottom up*) des performances des herbivores.** Selon l'hypothèse du « *site favorable d'atterrissage* » (Finch and Collier 2000) évoquée au CHAPITRE 1 (Figure 4), le choix d'exploiter ou non un hôte fait suite à une séquence d'événements : une attraction/répulsion des habitats ou des plantes hôtes déterminée par des signaux chimiques et visuels émis par les plantes hôtes comme non hôtes (Zhang and Schlyter 2003, Goyer et al. 2004, Zhang and Schlyter 2004, Jactel et al. 2011), une évaluation des propriétés chimiques de l'hôte potentiel, et une décision de rester ou non sur la plante sélectionnée, ces deux dernières étapes reposant sur la qualité biochimique des plantes (Finch and Collier 2000, Schoonhoven et al. 2005). La compétition interspécifique et intraspécifique – notamment via son effet sur l'accès des plantes à la lumière – peut modifier la qualité physique (épaisseur, dureté) et chimique (contenu en eau, rapport C/N, métabolites secondaires) des plantes (Baraza et al. 2004, Barber and Marquis 2011). Ainsi, deux plantes hôtes étant accessibles de la même manière par leurs herbivores (même hauteur, même apparence), peuvent présenter des susceptibilités différentes vis-à-vis des herbivores.

**Contrôle par le haut (*top down*) des performances des herbivores.** La phytophagie est subordonnée à la survie des herbivores, laquelle dépend de l'effet de leurs antagonistes. L'hypothèse des ennemis naturels (*the natural enemies hypothesis*), initialement formulée dans le cas des agrosystèmes, propose que les plus faibles dégâts causés par les herbivores dans les cultures mixtes par comparaison aux monocultures s'explique par une plus grande abondance et une meilleure efficacité des ennemis naturels dans les communautés végétales riches en espèces (Root 1973). Cette hypothèse n'a reçu qu'un support partiel dans la littérature (Hambäck et al. 2000, Riihimäki et al. 2005, Jactel et al. 2006, Vehviläinen et al. 2008, Sobek et al. 2009a, Björkman et al. 2010, Nixon and Roland 2012). Il semble qu'elle ait été vérifiée principalement dans les habitats simplifiés que sont les agrosystèmes, mais plus rarement dans les écosystèmes moins anthropisés et plus riches en espèces (Zhang and Adams 2011). De plus, comme dans le cas de la phytophagie, un certain nombre d'études suggère que la composition des communautés végétales, plus que leur richesse spécifique, serait le facteur déterminant de l'abondance et de l'efficacité des ennemis naturels dans le contrôle des

populations d'herbivores (Riihimaki et al. 2005, Vehviläinen et al. 2008). Dans le même ordre d'idées, les oiseaux insectivores (Wilson et al. 2006) et les arthropodes prédateurs et parasitoïdes (Langellotto and Denno 2004, Haddad et al. 2009) semblent essentiellement répondre à la structure de leur habitat, plus qu'à la richesse spécifique (Langellotto and Denno 2004, Chaplin-Kramer et al. 2011). Ainsi, les effets de l'apparence des arbres sur les dégâts causés par les herbivores sur le dispositif *Orphée* – qu'il s'agisse de leur taille relative par rapport aux arbres voisins ou de leur interaction avec la végétation herbacée – pourrait s'expliquer, au moins en partie, par une réponse positive des ennemis naturels à la complexité structurale autour des chênes sur lesquels la phytophagie a été estimée. La comparaison des densités d'araignées et de l'activité de prédation des oiseaux sur des arbres d'apparence comparable mais dans des contextes de diversité spécifique différents devrait permettre de répondre en partie à cette question.

Enfin, un problème analogue à celui discuté au paragraphe 5.1.1 peut être évoqué ici : la question de la relation entre diversité spécifique des ennemis naturels et efficacité du contrôle des populations d'herbivores. D'une part, les ennemis naturels peuvent potentiellement réduire la taille des populations d'herbivores (Cardinale et al. 2003) et par là même leurs dégâts (Giffard et al. *in press*). D'autre part, la diversité des prédateurs tend à augmenter avec la diversité génétique dans les populations de plantes hôtes (Crutsinger et al. 2006, Crutsinger et al. 2008b) et avec la diversité spécifique dans les communautés végétales (CHAPITRE 2). De plus, l'effet de la diversité des plantes sur celles des ennemis naturels est généralement indirect et serait essentiellement dû à un effet en cascade impliquant une réponse de la diversité des herbivores à celle des plantes (Scherber et al. 2010a, Ebeling et al. 2012), ce qui pourrait en partie expliquer pourquoi la diversité des prédateurs est moins bien corrélée avec la diversité des plantes que la diversité des herbivores (CHAPITRE 2). Ainsi, si plus de plantes signifie plus d'ennemis naturels et encore plus d'herbivores, il n'est pas garanti que l'effet positif de la diversité des plantes sur celle des prédateurs se traduise par un meilleur contrôle de la phytophagie. Au contraire, une augmentation de la diversité des prédateurs peut se traduire par une augmentation de la prédation intra-guilde (*i.e.* prédation des prédateurs entre eux), avec pour conséquence un relâchement de la prédation exercée sur les herbivores (Finke and Denno 2005).

### **5.3. Tous les herbivores ne répondent pas de la même manière à la diversité des plantes : approches spécifique, fonctionnelle et symptomatique**

L'absence des principaux défoliateurs spécialistes du chêne pédonculé (*Operophtera brumata*, *Tortrix viridana*) sur nos sites d'étude a justifié le choix de mettre en relation la diversité des arbres avec la phytophagie totale plutôt que suivre les dégâts occasionnés par une espèce d'herbivore particulière. Le fait que les dégâts totaux et l'abondance des mineuses présentent des réponses opposées à la diversité génétique et spécifique souligne l'importance des conséquences de ce choix en termes d'interprétation des résultats. Une typologie des dégâts basée sur le type de consommation des feuilles a été employée de manière à décrire la

diversité fonctionnelle des herbivores associée au chêne. Dans ce paragraphe, les principaux résultats présentés dans les chapitres précédents sont discutés à la lumière de ces choix méthodologiques.

### 5.3.1. Les relations plantes-insectes : duel ou champ de bataille ?

---

Les recherches sur les mécanismes reliant diversité des plantes et résistance aux ravageurs se sont largement développées dans les agrosystèmes qui sont des écosystèmes simplifiés à l'extrême où la diversité végétale est réduite à une ou quelques espèces cultivées. Il en résulte une vision simplifiée des relations tripartites entre plantes, herbivores et ennemis naturels. La différence entre agrosystèmes et écosystèmes moins anthropisés a notamment été soulignée dans le cas du rôle que jouent les prédateurs et les parasitoïdes dans la régulation des populations d'herbivores (Zhang and Adams 2011). Ainsi, jusqu'à il y a peu, l'étude de la relation diversité-résistance aux herbivores s'est essentiellement centrée sur les effets de la diversité génospécifique des plantes sur quelques espèces de ravageurs pathogènes ou de ravageurs bien identifiés (e.g. Floater and Zalucki 2000, Zhang and Schlyter 2004, Jactel et al. 2006, Heiermann and Schütz 2008, Jactel et al. 2011, Dulaurent et al. 2012). Ces études ont permis des avancées considérables dans la connaissance des mécanismes physiologiques et moléculaires déterminant l'issue des relations plante-insecte et plante-pathogène (e.g. Ronnberg-Wastljung et al. 2006, Barrett and Heil 2012, Kloth et al. 2012). La comparaison de ces études a également permis d'établir les grandes lignes des mécanismes écologiques intervenant dans la relation diversité-résistance (Jactel et al. 2005), dont l'hypothèse de concentration de la ressource et l'hypothèse des ennemis naturels.

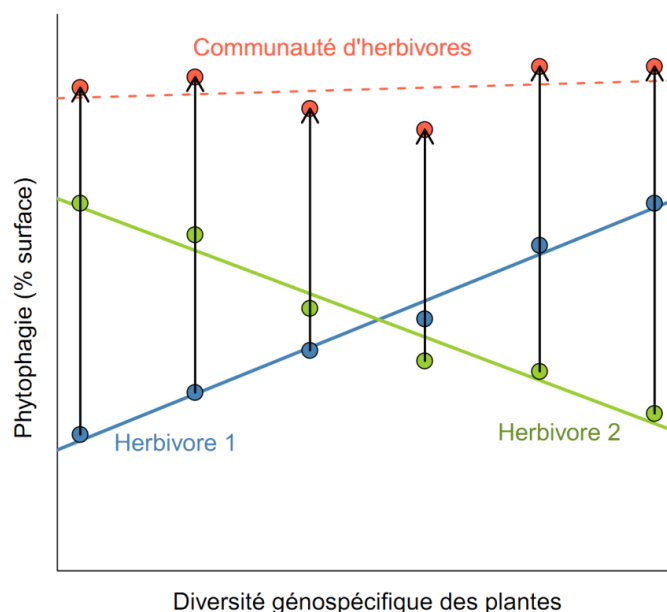
La vision selon laquelle une plante ne serait attaquée par un petit ensemble d'insectes herbivores occasionnant des dégâts majeurs – les insectes ravageurs – omet une composante essentielle du fonctionnement des écosystèmes : les interactions entre herbivores. Celles-ci peuvent s'étendre sur un continuum entre compétition (Lill et al. 2007, Tack et al. 2009) et facilitation (Rieske and Raffa 1998, Lill and Marquis 2003). La compétition peut s'exprimer *via* la déplétion de la ressource commune, des interactions antagonistes directes entre herbivores ou encore au travers de modifications de la qualité de la plante hôte (Kaplan and Denno 2007, Poelman et al. 2008). La compétition entre deux herbivores peut n'être qu'apparente (*apparent competition*) et être arbitrée par un prédateur ou un parasitoïde commun aux deux herbivores (Kaplan and Denno 2007) : chaque espèce d'herbivore a un effet indirect sur la seconde *via* son effet sur les ennemis naturels qu'elles partagent. Au contraire, la présence de certains herbivores qualifiés « *d'ingénieurs d'écosystèmes* » peut faciliter l'accès d'autres herbivores à la plante hôte en modifiant les conditions microclimatiques ou en offrant des abris contre les prédateurs (Lill and Marquis 2003, Crawford et al. 2007) ; de plus les défenses de la plante hôte induites par une espèce d'herbivore peuvent faciliter l'exploitation de la plante par une autre espèce d'herbivore.

Dans une récente méta-analyse, Kaplan et Denno (2007) ont montré que la compétition entre espèces d'herbivores exploitant une même plante est un phénomène courant. Les défenses de la plante hôte induites par l'attaque d'un herbivore, lesquelles diffèrent selon l'herbivore



inducteur (Van Zandt and Agrawal 2004, Viswanathan et al. 2005, Poelman et al. 2008, Ali and Agrawal 2012), peuvent modifier la structure des communautés associées à une plante hôte (Van Zandt and Agrawal 2004, Poelman et al. 2008). Il en résulte que la présence d'une espèce d'herbivore peut réduire les dégâts causés par une autre espèce (Cornelissen and Stiling 2008, Wielgoss et al. 2012). La réponse d'une espèce d'herbivore donnée à la diversité des plantes – qu'il s'agisse de diversité génétique ou spécifique – peut modifier la manière dont les autres herbivores exploitent leurs ressources et répondent à la diversité végétale, de sorte que la généralisation des effets observés de la diversité des plantes sur une espèce d'herbivore est tentante mais risquée.

Le fait que sur le dispositif *Orphée* les dégâts totaux n'aient pas été influencés par la diversité spécifique ne signifie pas pour autant que la diversité des arbres n'a pas eu d'effet sur les herbivores. En effet, deux espèces d'herbivores peuvent répondre de manière opposée à la diversité géno-spécifique (*i.e.* diversité génétique ou spécifique), la somme des dégâts causés par ces deux espèces masquant leurs réponses individuelles (Figure 31). Ainsi, plusieurs études ont rapporté des réponses opposées de différentes espèces d'herbivores à la diversité des arbres (Vehvilainen et al. 2007, Heiermann and Schütz 2008, Allan and Crawley 2011, Plath et al. 2012), ce qui supporte le schéma théorique présenté dans la Figure 31.



**Figure 31 : Représentation théorique des conséquences sur la phytophagie totale des effets opposés de la diversité géno-spécifique des plantes sur deux espèces d'herbivores.** En bleu (Herbivore 1), la diversité géno-spécifique est source de susceptibilité par association. Au contraire, en vert (Herbivore 2), la phytophagie diminue avec la diversité géno-spécifique (résistance par association). La somme des dégâts occasionnés par ces deux herbivores (représentée par les flèches noires) donne les dégâts totaux. Il en résulte un effet de la diversité géno-spécifique globalement nul sur les dégâts totaux, et ce malgré une réponse bien marquée des deux herbivores.

### 5.3.2. De la taxonomie à l'approche fonctionnelle : érosion des savoirs ou avancée conceptuelle ?

---

#### a) Vers une définition fonctionnelle des herbivores

La description de la diversité des plantes au travers de leur diversité fonctionnelle a permis d'appréhender les mécanismes impliqués dans la relation diversité-fonctionnement des écosystèmes (cf. § 5.1). La même approche peut être envisagée pour les animaux (Blaum et al. 2011). Dans le cas des insectes herbivores, il est courant de regrouper les différentes espèces en guildes trophiques sur la base du type de prise alimentaire et du stade ontogénique auquel celle-ci intervient (Novotny et al. 2010). Les principales guildes généralement considérées ont été présentées au CHAPITRE 1 (Figure 10). En appliquant cette classification fonctionnelle aux insectes herbivores, Novotny *et al.* (2010) ont par exemple montré l'existence d'une spécificité d'hôte variable selon les guildes trophiques : les mineuses et les suceurs de sèves tendent à être beaucoup plus spécialisés que les autres guildes trophique.

Deux arguments peuvent être avancés pour justifier la pertinence de cette approche. Le premier est que certaines propriétés des assemblages d'espèces se retrouvent pour les assemblages de guildes. Ainsi, le fait que deux espèces d'arbres partagent des communautés d'insectes d'autant plus similaires qu'ils sont proches sur le plan phylogénétique (Novotny and Basset 2005, Ødegaard et al. 2005) semble se vérifier également pour les « communautés de guildes » (Novotny et al. 2010). A l'échelle intraspécifique, le génotype de la plante hôte semble structurer les assemblages de guildes trophiques (Barbour et al. 2009) de la même manière qu'il contribue à structurer les assemblages d'espèces associées à une plante hôte individuelle (e.g. Whitham et al. 2006, Bangert et al. 2008). Le second argument justifiant la pertinence d'une classification fonctionnelle des herbivores sur la base de guildes trophiques est fourni par l'étude des mécanismes de défense des plantes aux attaques des herbivores : malgré une variabilité taxonomique importante au sein de ces guildes, les suceurs de sève et les insectes broutant le limbe induisent chez leurs hôtes des défenses contrôlées par des voies métaboliques différentes (Ali and Agrawal 2012).

#### b) De l'importance du régime alimentaire : généralistes vs spécialistes

L'amplitude alimentaire des insectes s'étend entre deux pôles : celui des monophages qui ne s'alimentent que sur un nombre restreint de plantes hôtes au sein d'un même genre et celui des polyphages capables d'exploiter des plantes appartenant à des familles botaniques différentes, avec, entre les deux, les oligophages (Ali and Agrawal 2012). Ce continuum de préférences alimentaires est généralement divisé en deux catégories aux limites floues : les généralistes au pôle monophage et les spécialistes au pôle polyphage. Deux prédictions ont été formulées concernant les relations entre phytophagie et diversité des plantes selon que l'on considère les herbivores généralistes ou spécialistes. ❶ La susceptibilité par association est surtout le fait des généralistes (Jactel et al. 2005, Jactel and Brockerhoff 2007, Sobek et al. 2009c), notamment par ce que certaines plantes, peu appétantes, peuvent être contaminées par les herbivores se nourrissant sur les plantes voisines (White and Whitham 2000). ❷ La

résistance par association concerne principalement les insectes spécialistes (Jactel et al. 2005, 2007) parce que la diversité des plantes agit comme une barrière physique (Floater and Zalucki 2000, Dulaurent et al. 2012) ou chimique (McNair et al. 2000, Zhang and Schlyter 2004, Shrivastava et al. 2010, Jactel et al. 2011) vis-à-vis de la colonisation des plantes par leurs herbivores, ou contribue à diluer la ressource de ces herbivores (Root 1973, Björkman et al. 2010).

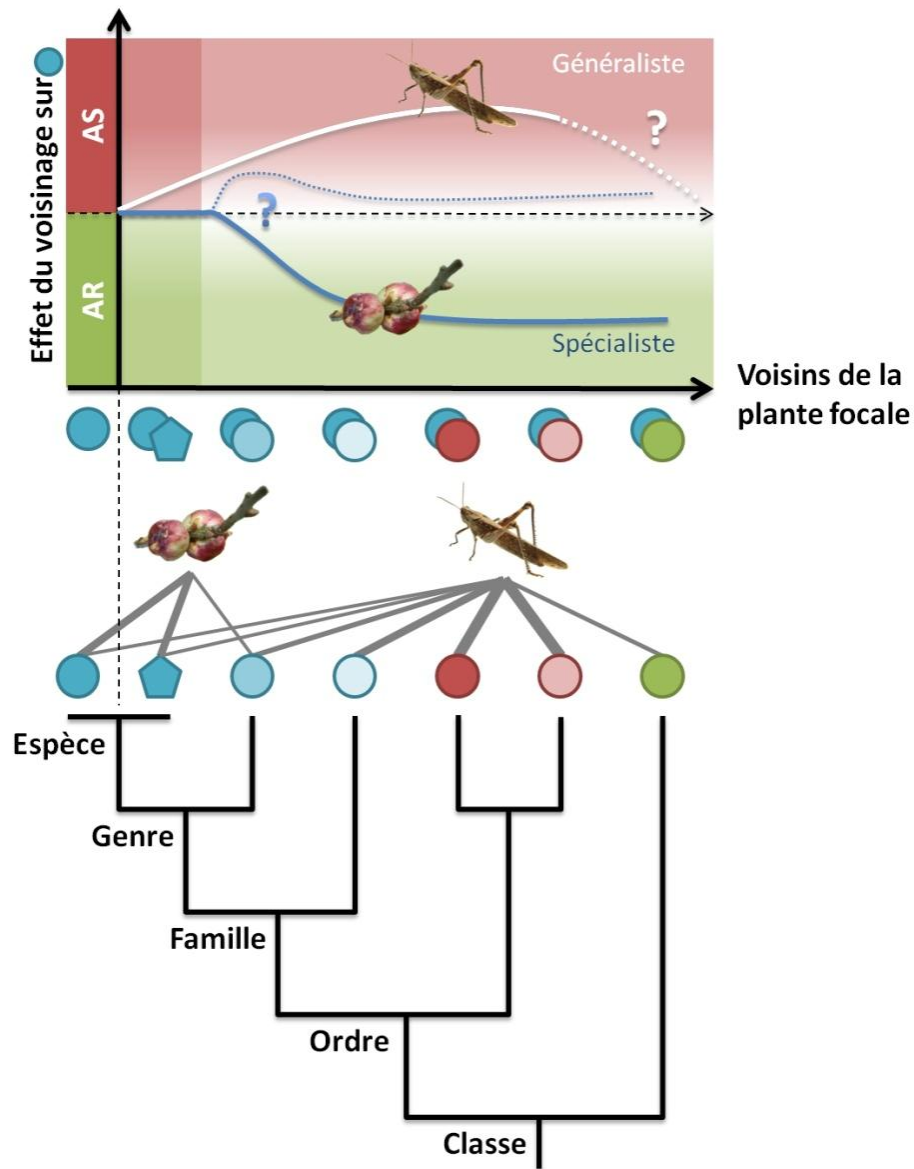
Ces prédictions ont été synthétisées dans un modèle conceptuel proposé par Agrawal *et al.* (2006) et combinant les effets du régime alimentaire des herbivores et de la qualité des voisins sur la probabilité de résistance ou de susceptibilité par association. D'après ce modèle, l'intensité de la résistance ou de la susceptibilité par association sur une plante « focale » donnée dépend de l'amplitude alimentaire des herbivores (*breadth diet*) et de la qualité des voisins, laquelle peut s'envisager sous un angle trophique ou non trophique. Du seul point de vue de la qualité trophique des voisins de la plante focale, la résistance ou la susceptibilité par association dépendent de la capacité des herbivores à consommer ou non, et les voisins, et la plante focale (Figure 32, p. 148).

Dans le cas des herbivores monophages ou oligophages, deux prédictions peuvent être formulées : ❶ la présence de voisins phylogénétiquement proches de la plante hôte devrait être à l'origine d'une susceptibilité par association, alors que ❷ la présence de voisins non apparentés à la plante focale devrait se traduire par de la résistance par association (Srivastava et al. 2012), notamment du fait d'une interférence avec les signaux utilisés par les herbivores spécialistes pour localiser leur hôte. Toutefois, le fait que les herbivores spécialistes du chêne pédonculé ne semblent pas répondre à la diversité génétique dans leur population hôte (Tack et al. 2010, Tack and Roslin 2011) remet en question la première de ces prédictions. Les résultats présentés au CHAPITRE 3 sont en revanche en accord avec la seconde prédiction (Figure 32, p. 148).

Au contraire, dans le cas des généralistes, la susceptibilité par association devrait être plus fréquente que la résistance par association (Figure 32, p. 148). Deux arguments peuvent être avancés pour appuyer cette hypothèse : ❶ pour une plante focale donnée, avoir un voisin de bonne qualité peut augmenter le risque d'attaque *via* une contagion (White and Whitham 2000) ; ❷ la contagion est rendue d'autant plus probable que les performances de nombreux herbivores généralistes tendent à être meilleures lorsque ces herbivores s'alimentent à partir de plusieurs espèces (Bernays et al. 1994, Bernays and Minkenberg 1997, Behmer and Joern 2008, Karban et al. 2010).

Un mécanisme inverse peut toutefois être évoqué pour justifier la résistance par association en présence de voisins de bonne qualité : les herbivores peuvent se concentrer sur les voisins de la plante focale qui joue alors un rôle de diversion (*the attractant-decoy hypothesis*). C'est sur ce dernier mécanisme que repose le principe des « cultures agricoles pièges » (*trap cropping*) : il s'agit d'une méthode de prévention des dégâts causés par les ravageurs des cultures qui consiste à établir, à proximité des parcelles cultivées, des parcelles d'un hôte alternatif pour le ravageur de la culture d'intérêt (voir Shelton and Badenes-Perez 2006 pour une revue de la littérature). Toutefois, si la concentration des herbivores sur les plantes

voisines des plantes focales a pu être observée – et utilisée – dans le cas des agrosystèmes, il semble que ce mécanisme n’intervient pas dans les écosystèmes naturels (e.g. Rousset and Lepart 2003, Agrawal et al. 2006). Ce mécanisme présente en outre le risque de favoriser l’installation et le développement des populations d’herbivores qui pourraient, à terme, contaminer les plantes focales initialement épargnées.



**Figure 32: Effets de la spécialisation trophique des herbivores et de l’identité des plantes voisines d’une plante focale sur les dégâts subis par celle-ci.** Chaque couleur correspond à une espèce différente. Deux symboles de la même couleur représentent deux génotypes de la même espèce. La phylogénie théorique d’un ensemble de plantes a été représentée. L’épaisseur des lignes grises reliant les plantes aux herbivores représente leurs préférences alimentaires. Résistance et susceptibilité par association sont représentées pour une seule plante focale (à gauche) en fonction de l’identité de ses voisins. La susceptibilité par association est d’autant plus probable que l’herbivore a une préférence marquée pour la plante voisine de la plante focale. Dans le cas où la plante voisine ne serait pas consommée par un herbivore, la susceptibilité par association peut néanmoins se manifester si le voisin sert de site de ponte ou d’abri contre les ennemis naturels (ligne pointillée, commentaire dans le texte).

Enfin, l'effet des plantes voisines sur les dégâts subis par une plante focale peut s'expliquer indépendamment des préférences alimentaires des herbivores. Les voisins de la plante cible peuvent offrir des sites de ponte aux herbivores de la plante hôte (Agrawal 2004). De même, la présence de plantes non hôtes dans le voisinage des plantes hôtes peut constituer un habitat où les ennemis naturels des herbivores spécialistes de la plante focale sont peu présents ou peu actifs (Randlkofer et al. 2007). Ces deux mécanismes concerneraient essentiellement les spécialistes (Agrawal 2004) et contribueraient à renforcer leurs populations, et par là même les risques pour la plante focale.

Sur les deux dispositifs utilisés aux CHAPITRES 3 et 4, les dégâts totaux sont essentiellement dus aux insectes consommant les différentes parties du limbe (*i.e.* 'chewers', Figure 33, p. 150), les autres guildes n'étant représentées que de manière anecdotique. La majorité des herbivores observés sur le terrain se sont avérés être largement polyphages (Acridiens, Ensifères, Curculionidés, *Elkneria pudibonda*, *Orgya antiqua*, *Brachyderes lusitanicus*, *Malacosoma neustria*, *Macrothylacia rubi*). La fréquence des galles peut être considérée comme négligeable (quelques dizaines d'individus observés sur plus de 150 000 feuilles observées entre 2010 et 2011 !). L'abondance des mineuses a pu être utilisée dans les analyses mais il faut noter la quasi absence de certaines espèces, notamment dans les genres *Orchestes* et *Bucculatrix*, alors que ces espèces sont présentes dans la région et peuvent être fréquemment observées sur les arbres adultes. On note ainsi une surreprésentation des insectes généralistes par rapport aux insectes spécialistes. Un tel déséquilibre peut s'expliquer par l'âge des dispositifs (5 ans pour *Orphée*, 4 ans pour *Communitree*) et par l'absence de canopée au dessus des jeunes chênes qui aurait pu servir d'*inoculum*.

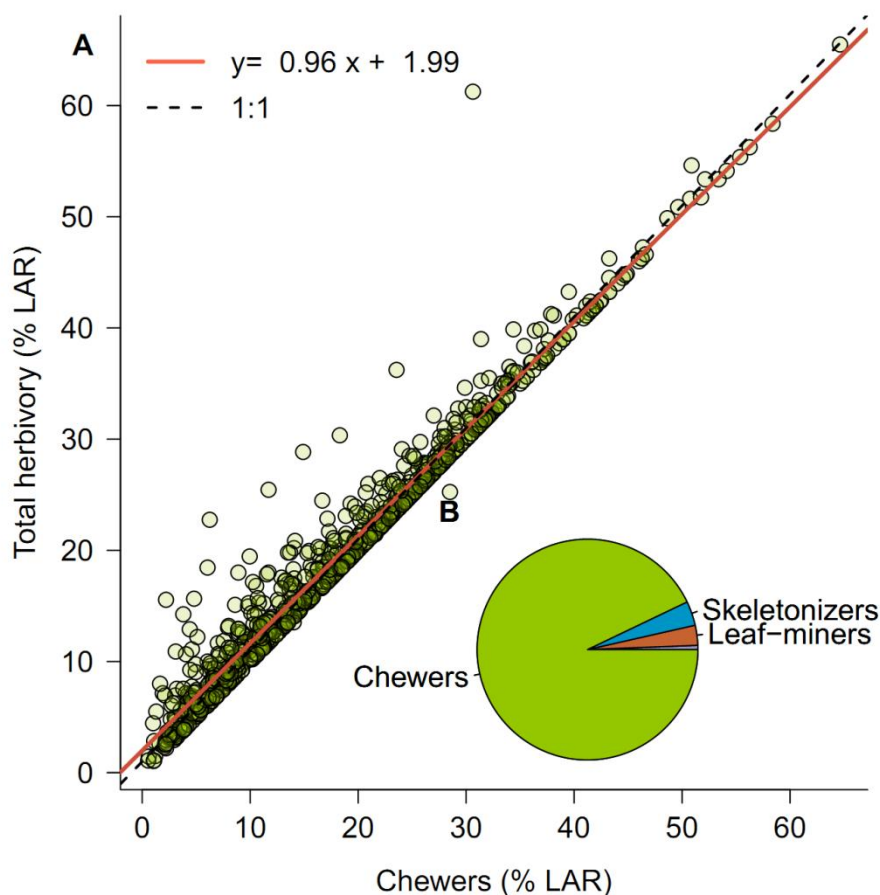
La distinction entre généralistes et spécialistes peut être envisagée sur la base des données récoltées entre 2010 et 2011, mais une précaution s'impose : si les mineuses du chêne sont clairement des insectes spécialistes, utiliser la guildes des brouteurs (*chewers*<sup>11</sup>) comme *proxy* des dégâts occasionnés par les insectes généralistes est critiquable. Plusieurs arguments peuvent certes être avancés pour justifier l'amalgame brouteurs-généralistes, notamment le fait que la majorité des insectes observés sur le terrain étaient polyphages et que le piégeage phéromonal des insectes spécialistes du chêne (*Tortrix viridana* et *Operophtera brumata*) réalisé en 2011 sur le dispositif *Orphée* n'a fourni aucun individu. Toutefois, l'absence de preuve ne pouvant pas être considérée comme une preuve d'absence, le fait que nous n'ayons pas observé de spécialistes ne permet pas de conclure qu'une certaine proportion de dégâts ne leur est pas attribuable.

Malgré l'intérêt certain que peut présenter la distinction des guildes trophiques dans le cadre des études sur la relation entre diversité des arbres et phytophagie, une telle approche n'est pas envisageable en l'état actuel des données disponibles. De plus, la question de la pertinence de la distinction généralistes/spécialistes se pose dans le cas de la d'étude de l'effet de la diversité génétique dans une population hôte sur la phytophagie. Dans ce cas, tous les herbivores sont capables d'exploiter tous les arbres mis à leur disposition. Utsumi *et al.* (2011) ont proposé que les herbivores spécialistes d'une plante hôte puissent être considérés

---

<sup>11</sup> Cf. Figure 10, CHAPITRE 1.

comme des généralistes lorsque qu'ils s'alimentent sur plusieurs individus de la même espèce. Cette proposition est discutable. En effet, un certain nombre d'observations suggèrent que généralistes et spécialistes n'induisent pas les mêmes défenses chez la plante hôte (Lankau 2007, Ali and Agrawal 2012), ce qui peut entraîner des effets en cascades différents sur l'ensemble des herbivores exploitant la même plante. De plus, même les insectes généralistes peuvent présenter un certain niveau de spécialisation (Devictor et al. 2010, Barrett and Heil 2012), des stades ontogénétiques différents peuvent par exemple présenter des degrés de spécialisation variables (Barrett and Heil 2012) de même qu'une espèce peut exploiter un large spectre d'hôtes mais les différentes populations locales qui la constituent peuvent présenter des préférences plus ou moins marquées (Barrett and Heil 2012).



**Figure 33 : Contribution des différentes guildes aux dégâts totaux sur le dispositif *Orphée*.** A. Les dégâts totaux sont parfaitement corrélés avec les dégâts causés par les *chewers* ( $r = 0.98$ ). B. Les dégâts causés par les squeletteuses (*skeletonizers*) et les mineuses représentent respectivement 3.6 et 2.9 % des dégâts totaux.

On voit ainsi que la dichotomie généralistes/spécialistes repose sur des frontières floues qu'il conviendrait de préciser (Devictor et al. 2010, Ali and Agrawal 2012, Barrett and Heil 2012). De plus, il est souvent (très) difficile d'attribuer un type de dégâts (un symptôme) à un agent causal. Une classification des symptômes sur la base du mode de prise alimentaire peut être envisagée mais soulève également un certain nombre de problèmes (cf. §5.3.2a). Un des

éléments déterminant pour la balance entre résistance et susceptibilité par association est la capacité des herbivores à localiser et à choisir leur plante hôte. Chez les mammifères herbivores par exemple, cette capacité est dépendante du contexte de diversité dans lequel se trouvent les plantes (Wang et al. 2010) et de l'échelle (*inter* ou *intra* parcelle) à laquelle le choix de la ressource s'opère (Miller et al. 2007). De plus, pour une même espèce, les signaux utilisés pour la recherche de la plante hôte peuvent varier entre le stade larvaire et le stade adulte (Rausher 1981). La prise en compte des mécanismes déterminant le comportement d'affouragement (*foraging behaviour*) chez les herbivores pourrait constituer une approche complémentaire à celle consistant à séparer généralistes et spécialistes et apporter un nouvel éclairage à la compréhension de la résistance et de la susceptibilité par association.

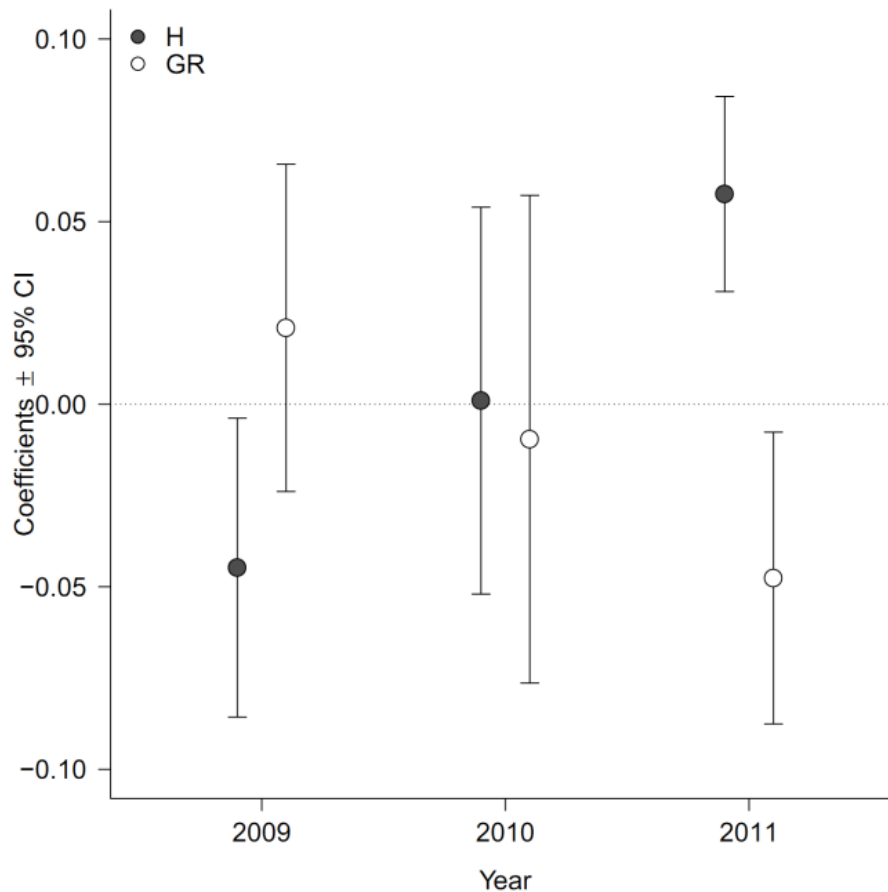
La caractérisation fonctionnelle des insectes herbivores sur la base de guildes trophiques ou du caractère généraliste/spécialiste, permet une meilleure compréhension des mécanismes sous tendant la résistance ou la susceptibilité par association. Cette approche présente toutefois un certain nombre de limites discutées ci-dessus. Le recours à un petit nombre d'espèces modèles choisies sur la base de leur régime alimentaire (oligophage/polyphage) et de leur appartenance à telle ou telle guildes trophique devrait permettre de mieux caractériser les mécanismes à l'œuvre dans la résistance des communautés végétales aux herbivores.

## 5.4. « Le temps ne fait rien à l'affaire... »

Les effets de la diversité des plantes sur la productivité des communautés végétales se renforcent dans le temps du fait d'une complémentarité accrue et d'une diminution de la redondance fonctionnelle des espèces en mélange (Reich et al. 2012). La mise en place différée des effets de la biodiversité sur la productivité et les interactions plantes herbivores ont également été observées dans le cas des interactions tripartites entre plantes, mollusques et insectes herbivores (Allan and Crawley 2011). Le suivi de la phytophagie totale sur le dispositif *Communitree* pendant trois années consécutives montre que les effets de la hauteur des arbres et de la diversité génétique (ici, l'apparement moyen entre individus) se renforcent dans avec le temps (Figure 34, p. 152). Bien qu'il soit difficile de tirer de grandes conclusions à partir de trois points, il est intéressant de constater que l'année de l'installation du dispositif (2009), les effets de la diversité génétique sont nuls, mais se manifestent deux ans après la plantation, alors que les effets de la hauteur sur les dégâts s'inversent entre 2009 et 2011. Cette dernière observation peut s'interpréter comme une colonisation progressive du dispositif par les herbivores, avec une répartition au hasard des herbivores sur les arbres la première année entraînant une « dilution » des dégâts pour les arbres les plus grands la première année puis une colonisation plus importante et une sélection préférentielle des arbres les plus grands les années suivantes.

Le temps apparaît alors comme un facteur limitant pour les conclusions qu'il est possible de tirer de travaux expérimentaux sur le court terme. Ceci est d'autant plus vrai en forêt qu'à la différence de nombreuses espèces herbacées, les arbres sont des espèces longévives et que les

jeunes plants et les arbres adultes ne sont pas soumis aux mêmes contraintes biotiques et abiotiques et ne présentent pas les mêmes traits fonctionnels (Barton and Koricheva 2010, Boege et al. 2011).



**Figure 34: Evolution dans le temps des effets de la hauteur des plants (H) et de l'apparement moyen des individus d'une même parcelle (GR) sur les dégâts causés sur de jeunes plants de chênes pédonculés par l'ensemble des insectes herbivores.** La diversité génétique correspond à l'apparement moyen entre individus (*Genetic Relatedness*, GR) décrit au CHAPITRE 4. Un coefficient négatif indique que les dégâts subis par les arbres sont d'autant plus faibles que les chênes d'une même parcelle sont proches sur le plan génétique, ce qui correspond à de la susceptibilité par association. Les coefficients représentés ici correspondent aux prédictions des modèles mixtes (LMM) pour les variables dépendantes standardisées tel que décrit au CHAPITRE 4. A noter que la phytophagie a été estimée sur 8 feuilles par arbre en 2009, contre 20 en 2010 et 2011. Faute d'une colonisation suffisante du site expérimental par les mineuses en 2009 et 2010, cette analyse n'a pas pu être conduite pour les herbivores spécialistes.

#### 5.4.1. « Pour faire un arbre, Dieu que c'est long »

##### a) Ontogénie et interactions biotiques

En comparant la survie des jeunes semis d'arbres en fonction de l'identité des espèces associées dans le tapis de régénération, Paine *et al.* (2011) ont rapporté une mortalité accrue des jeunes plants en présence d'individus phylogénétiquement proches. De même, la survie



des semis de *Shorea leprosula* est meilleure en présence de voisins hétérosécifiques qu'en présence de voisins de la même espèce (Massey et al. 2006). Ces résultats indiquent que la résistance par association observée chez les arbres adultes se retrouve également chez les stades ontogéniques plus précoces. Toutefois, la manipulation expérimentale de la diversité des arbres dans le cadre des études sur la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes est relativement récente, de sorte que la majorité des travaux publiés à ce jour font référence à des observations effectuées sur des jeunes plants (Sobek et al. 2009c, Schuldt et al. 2010, Plath et al. 2011, Schuldt et al. 2011, Plath et al. 2012). Cette particularité peut limiter la portée des généralisations tirées de ces études individuelles pour plusieurs raisons.

La composition des communautés végétales et animales change au cours des successions écologiques (Taki et al., Siemann et al. 1999, Jeffries et al. 2006, Harvey et al. 2008, Ulyshen 2011). En conséquence, jeunes semis et arbres adultes n'interagissent pas avec les mêmes espèces d'insectes ni avec les mêmes espèces d'herbivores au sens large (Le Corff and Marquis 1999, Forkner et al. 2004, Murakami et al. 2005), ce qui peut être renforcé par le fait que semis et adultes ne présenteraient pas les mêmes traits foliaires (Mediavilla and Escudero 2003). Les niveaux de défoliation subis sur les semis et les jeunes arbres sont plus importants sous couvert forestier qu'en milieu ouvert (Humphrey and Swaine 1997), notamment du fait d'une contagion de jeunes individus par des herbivores provenant des strates supérieures (Murakami and Wada 1997, Wada et al. 2000). L'identité des espèces constituant la canopée est également un facteur déterminant des niveaux d'attaques sur les jeunes plants (Humphrey and Swaine 1997, White and Whitham 2000). Ces observations rentrent dans le cadre conceptuel de l'hypothèse de Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971) qui prédit une plus grande mortalité des jeunes arbres à proximité d'arbres adultes consécifs du fait d'un partage des herbivores et des pathogènes. En forêt tropicale, cette hypothèse a reçu de nombreuses confirmations (Hyatt et al. 2003, Pigot and Leather 2008, Gonzalez et al. 2010, Paine et al. 2011, Johnson et al. 2012), mais elle ne semble pas s'appliquer dans le cas des forêts tempérées et boréales de sorte qu'à ce jour aucun consensus n'existe quant à la validité de l'hypothèse de Janzen-Connell (Hyatt et al. 2003). Ainsi, si l'étude de l'effet de la diversité des arbres sur la phytophagie pendant la phase de régénération peut avoir un intérêt dans le cas des forêts de plantation régénérées à partir de semis ou de plants après coupe rase, la seule prise en compte de la diversité des jeunes arbres pour expliquer les dégâts causés par les herbivores peut apparaître comme peu informative si elle est déconnectée de l'identité et de la proximité des arbres matures dans le cas des régénérations naturelles.

La différence entre jeunes arbres et arbres adultes tient également à la manière dont ces deux stades ontogéniques se défendent contre leurs ennemis. Si les semis expriment en général peu de défenses contre les herbivores, la production de défenses chimiques et physiques contre la phytophagie augmente progressivement avec la croissance des arbres, et ce jusqu'au stade adulte (Boege and Marquis 2005, Barton and Koricheva 2010). Les effets de l'âge et de la diversité spécifique peuvent contrôler les niveaux d'attaques par les herbivores (Hanley et al. 1995) et l'issue des interactions plantes-plantes (Valiente-Banuet and Verdú 2008) de manière interactive. Valiente-Banuet et Verdú (2008) ont par exemple montré que les interactions positives (facilitation) entre deux plantes tendent à se changer en compétition au cours de leur

développement, et ce d'autant plus que les deux espèces en interaction sont proches sur le plan phylogénétique. On peut donc s'attendre à ce que les mécanismes impliqués dans la résistance ou la diversité par association changent au cours de l'ontogénie des arbres et par la même avec la structure des peuplements forestiers. Ainsi, l'absence d'effet de la diversité spécifique sur les dégâts causés par les insectes généralistes (Schuldt et al. 2010) peut être largement contextuelle et ne préjuge pas des effets à venir.

Ces changements ontogénétiques dans les interactions plantes-herbivores et plantes-plantes appellent un commentaire par rapport aux résultats de la génétique des communautés. L'importance quantitative du génotype de l'arbre hôte comme facteur structurant les communautés d'insectes associées a été établie à partir d'observations sur des arbres adultes (e.g. Dungey et al. 2000, Whitham et al. 2003, Wimp et al. 2005, Barbour et al. 2009). Bien que Keith *et al.* (2010) aient montré que les assemblages d'insectes associés à un génotype donné sont stables sur une période trois ans – ce qui est un peu court comparé à la longévité moyenne des arbres – on peut s'attendre à des changements importants dans la structure des communautés d'insectes associés à chaque génotype entre les stades ontogéniques précoces et les arbres adultes. Si cette prédiction s'avérait vérifiée, elle remettrait en cause la prééminence du génotype de l'arbre hôte comme facteur de structuration des communautés d'insectes, ce qui mériterait d'être testé expérimentalement.

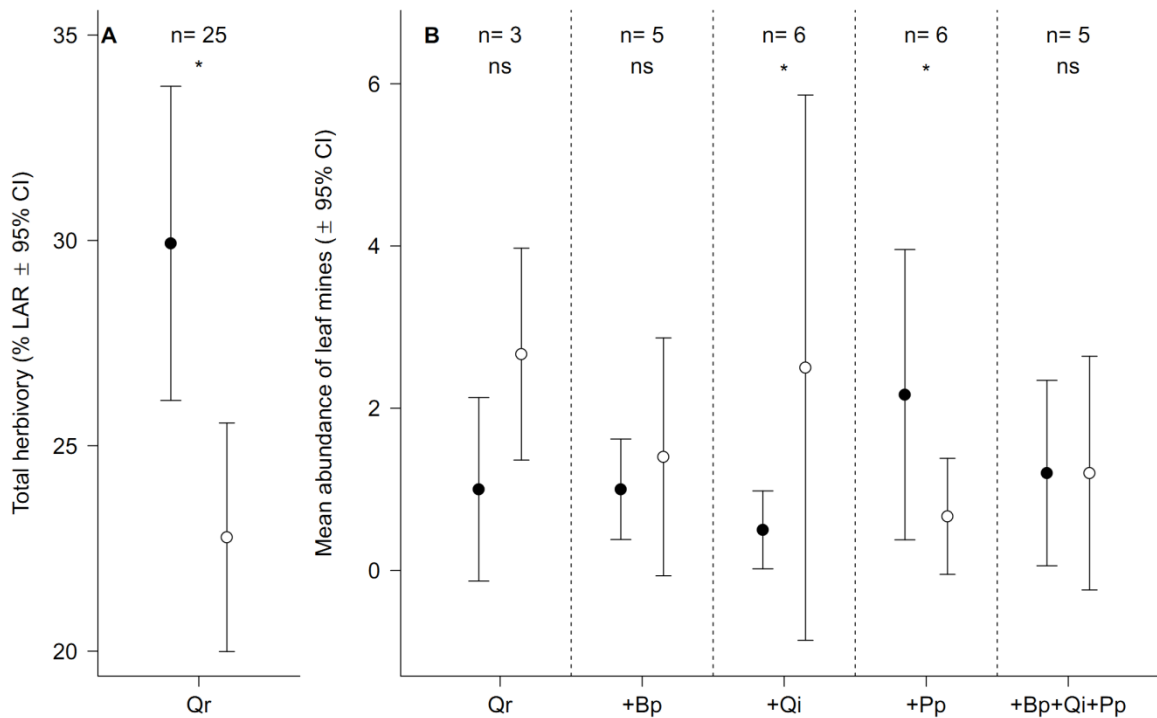
L'environnement biotique et abiotique des plantes – en plus des changements ontogéniques – peut également conditionner la réponse des plantes aux herbivores. Chez *Solidago altissima*, la résistance (1 – proportion de tissus consommés) et la tolérance (pente de la régression de la croissance sur les dégâts) aux herbivores changent en réponse aux modifications de l'environnement biotique et abiotique qui accompagnent les successions écologiques (Hakes and Cronin 2011) : la tolérance du solidage aux herbivores augmente au cours du temps alors que la résistance diminue. Les tests expérimentaux de l'effet de la succession *per se* sur la phytophagie sont trop rares pour permettre une généralisation.

Enfin, la petite taille des semis et des jeunes plants et leur proximité temporaire avec la végétation herbacée (Giffard et al. *in prep.*) du sous bois pose la question de l'identité des herbivores responsables des dégâts causés. Lorsque les semis se régénèrent sous une canopée, ils peuvent être contaminés par les herbivores issus de la canopée (Murakami and Wada 1997, White and Whitham 2000). La probabilité que ces herbivores soient des spécialistes est d'autant plus élevée que la régénération se fait sous une canopée d'arbres conspécifiques (voir ci-dessus, *the Janzen-Connell hypothesis*). Toutefois, même sous couvert forestier, les jeunes plants sont à même d'être colonisés par des herbivores généralistes (Dyer et al. 2010). On peut alors émettre l'hypothèse selon laquelle la proportion de généralistes et de spécialistes est biaisée en faveur des généralistes dans le cas des jeunes plants et s'équilibre à mesure que les arbres grandissent au dessus de la strate herbacée. Il devrait en découler un effet moins marqué – voire une tendance à la susceptibilité par association – de la diversité spécifique sur la phytophagie dans les dispositifs jeunes établis en milieu ouvert que dans les peuplements forestiers matures.

## b) « Sans ses proches voisins les pires gens qui soient » : le problème de la végétation herbacée

La survie des semis d'arbres est en partie conditionnée par leurs voisins lors de la phase de régénération (Baraza et al. 2006, Cuesta et al. 2010, Paine et al. 2011). Le voisinage peut agir de deux manières opposées sur les jeunes arbres : il peut protéger les semis des attaques par les herbivores en empêchant leur colonisation par les herbivores ou en diluant la ressource ou, au contraire, en constituant une source d'herbivores (Agrawal et al. 2006). Du fait de la petite taille des semis et des jeunes plants par rapport à la végétation herbacée environnante, celle-ci peut également avoir un effet sur le succès de la régénération (Ross et al. 1990, Giffard et al. *in prep.*).

Sur le dispositif *Orphée*, la suppression de la végétation herbacée sur une surface de 1 m<sup>2</sup> dans le voisinage immédiat des jeunes chênes (essentiellement constituée par la fougère aigle, la molinie, l'avoine de Thore, quelques Ericacées et l'ajonc européen) a eu pour effet de réduire de 7,1 % en moyenne les dégâts causés par l'ensemble des herbivores sur le chêne (ANOVA :  $df= 1$  ;  $F= 9,04$  ;  $P= 0,004$  ; Figure 35A). Le même effet a été observé dans le cas de régénérations de chênes sous couvert forestier (Giffard et al. *in prep.*) et peut s'expliquer par une contamination des jeunes chênes par les herbivores généralistes présents dans la végétation herbacée. Aucune interaction avec la composition des parcelles n'a été observée ( $df= 1$  ;  $F= 0,01$  ;  $P= 0,921$ ) ce qui est cohérent avec les résultats du CHAPITRE 3 et suggère qu'au moins pour les stades de régénération, les facteurs locaux (*i.e.* voisinage immédiat des plants) ont un effet quantitativement plus important que la diversité des arbres *per se* sur la phytophagie (Plath et al. 2011). Le cas des insectes spécialistes du chêne apparaît plus complexe. L'interaction entre la composition spécifique de la parcelle et la présence/absence de voisins herbacés a un effet significatif sur l'infestation des chênes par les mineuses (GLM :  $P= 0.004$ , Figure 35B). En moyenne, la suppression de la végétation herbacée a favorisé la colonisation des plants par les mineuses, probablement du fait d'une augmentation de leur apparence, avec toutefois un effet inverse dans le mélange *Quercus robur* + *Pinus pinaster* (Figure 35A). Le niveau de significativité des cinq comparaisons est donné de manière indicative sur la Figure 35B mais doit être considéré avec précaution du fait du faible nombre de répétitions.



**Figure 35 : Comparaison de la phytophagie totale (A) et de l'abondance des mineuses (B) sur de jeunes chênes pédonculés en fonction du voisinage herbacé dans différents peuplements.** Points noirs : Présence de végétation herbacée dans le voisinage des jeunes plants ; points blancs : végétation herbacée fauchée ; Qr : monocultures de chêne pédonculé ; +Bp : Chêne pédonculé + bouleau ; +Qi : chêne pédonculé + chêne vert ; +Pp : chêne pédonculé + Pin maritime ; \* différence significative entre les conditions avec ou sans végétation herbacée dans le voisinage ; ns : non significatif.

## 5.5. Et maintenant ? Perspectives pour la santé des forêts de demain

### 5.5.1. Amélioration des arbres ou amélioration des assemblages d'espèces ?

Certains auteurs ont utilisé les indices de diversité fonctionnelle pour chercher à déterminer quels sont les traits qui rendent le mieux compte de la relation entre diversité fonctionnelle et une fonction écosystémique donnée (Cadotte et al. 2009, Flynn et al. 2011). Du fait de la complexité des mécanismes impliqués dans la relation entre une communauté de plantes et les herbivores, cette méthode, si elle est applicable, peut s'avérer être peu efficace d'un point de vue appliqué pour raisonner des assemblages d'espèces plus résistants vis-à-vis des herbivores. En effet, selon l'argumentation d'Agrawal et Fishbein (2006), une plante est soumise à la pression d'un grand nombre d'herbivores et un seul trait ne peut pas rendre compte de sa résistance à l'ensemble de ses herbivores (Agrawal and Fishbein 2006). Ces

auteurs ont développé le concept de « *syndromes de défense* » (*defense syndromes*) qu'ils définissent comme *un ensemble de traits incluant ceux liés à la qualité nutritionnelle de la plante, à ses caractéristiques physiques (épines, trichomes, dureté), à sa toxicité, sa phénologie, sa tolérance à la phytophagie et à ses défenses indirectes contre les herbivores, l'ensemble de ces traits pouvant agir de manière synergique et conférer une meilleure défense à la plante que chaque trait pris individuellement*<sup>12</sup>. Le concept de syndromes de défenses doit être vu comme complémentaire du concept de « *guildes de défenses* » (Atsatt and Odowd 1976) basé non pas sur la plante elle-même mais sur la communauté végétale. Une guildes de défense décrit alors un ensemble de plantes interdépendantes pour leur résistance vis-à-vis des herbivores (Atsatt and Odowd 1976). Cette dépendance est due au fait que différentes espèces de plantes sont caractérisées par des traits qui, individuellement, contribuent à leur tolérance ou leur résistance vis-à-vis des herbivores (*cf.* syndromes de défenses), et qui, mis en commun, permettent une meilleure résistance de l'ensemble de la communauté. Trois types de plantes sont classiquement reconnus (Atsatt and Odowd 1976, Agrawal et al. 2006) : ❶ les plantes qui favorisent les prédateurs et les parasitoïdes par la production de nectar ou la structuration de l'habitat (*insectary plants*), ❷ les plantes repoussant les herbivores par leurs épines ou les composés organiques volatiles qu'elles émettent (*repellent plants*) et ❸ les plantes qui, au contraire, concentrent les herbivores sur elles et les détournent des plantes voisines (*attractant-decoy plants*).

L'identification des combinaisons de *traits* fonctionnels et des combinaisons d'espèces capables de fournir une plus grande résistance individuelle et collective des arbres aux herbivores apparaît comme une mesure prophylactique pour les forêts futures. Parmi les *traits* d'intérêt potentiel pour la résistance des forêts aux ravageurs, la diversité des composés organiques volatiles (COV) émis par les plantes hôtes et non hôtes apparaît comme étant une piste prometteuse (Shrivastava et al. 2010). Deux familles d'arguments justifient l'intérêt porté à la diversité sémiochimique : ❶ les COV interviennent dans les processus de reconnaissance des la plantes hôtes et d'évitement des plantes non hôtes par les herbivores (Zhang and Schlyter 2003, 2004, Bruce et al. 2005, Szendrei and Rodriguez-Saona 2010, Webster et al. 2010, Bruce and Pickett 2011, Jactel et al. 2011, Paiva et al. 2011) ; ❷ les COV sont exploités par les ennemis naturels des herbivores (défenses indirectes) pour reconnaître et localiser les plantes spécifiquement endommagée par leur proie/leur hôte (Havill and Raffa 2000, Clavijo McCormick et al. 2012). De plus, des travaux récents suggèrent que la diversité génétique au sein d'une espèce hôte peut également générer une diversité sémiochimique susceptible de perturber le comportement des herbivores et d'accroître leur risque de prédation (Glinwood et al. 2009).

La sélection, ou la création par génie biologique, de plantes plus résistantes aux herbivores peut également être envisagée. Ces dernières années, des progrès considérables ont été faits dans l'identification des gènes et des QTL<sup>13</sup> (*Quantitative Traits Loci*) associés à la résistance aux herbivores (Kloth et al. 2012), mais l'utilisation de ces QTL pour la sélection et la

<sup>12</sup> Librement traduit d'après Agrawal et Fishbein (2006), *Ecology*, **87** : 132-149, p. 133.

<sup>13</sup> Un QTL (*Quantitative Trait Locus*) n'est pas d'un gène à proprement parler, mais d'une portion du génome (*locus*) impliquée dans l'expression d'un caractère quantitatif (*quantitative trait*).

production d'arbres résistants se heurte à deux problèmes de fond : les herbivores ne répondent pas à un seul *trait* de la plante et un arbre n'est pas un plant de maïs ! La résistance d'une plante par rapport à un herbivore donné est le résultat d'interactions complexes et séquentielles entre plusieurs traits de la plante (en italique) et plusieurs caractéristiques biologiques de l'herbivore (souligné) : *COV/localisation*, *qualité physique des feuilles/biomasse consommée*, *qualité nutritive des feuilles/croissance*. Chacun de ces *traits* peut être contrôlé par des gènes différents de sorte que de traits nombreux QTL associés à la résistance aux herbivores ont pu être identifiés, mais chacun n'expliquant qu'une faible proportion de la résistance (voir Kloth et al. 2012 pour une revue de la littérature).

A ce problème qui est commun aux plantes herbacées et ligneuses se rajoute celui de la longévité des arbres : pendant sa vie, un arbre est attaqué par de nombreux herbivores, certains étant spécialisés sur un stade ontogénique particulier (cf. § 5.4.1). Sur quel herbivore concentrer les efforts de sélection d'arbre résistants (Henery 2011) ? *Quid* des compromis d'allocation de ressource entre résistance et croissance ? Entre résistance et qualité du bois ? Que faire des risques de sélection d'herbivores résistants aux défenses ainsi manipulées ? Sur ces questions, Henery (2011) de conclure que de meilleurs rendements pourraient être obtenus, non pas par la création de variétés améliorées, mais par l'amélioration des pratiques sylvicoles – notamment *via* le mélange d'espèces – et la compréhension des mécanismes écologiques impliqués dans la résistance des arbres au herbivores :

“Research on the benefits of other management practices (such as polycultures, chemotype mixtures, optimal site selection for species, manipulating nutrient levels) that potentially mitigate the effects of insect pests on tree growth should be undertaken”. Henery, (2011).

## 5.5.2. Vers une meilleure prise en compte de la diversité des arbres dans la gestion des forêts

---

### a) Perspectives de recherche

Loin d'apporter des réponses définitives sur la relation entre biodiversité, phytophagie et productivité, il ressort des chapitres précédents et de la discussion ci-dessus que plusieurs aspects du fonctionnement des écosystèmes forestiers restent à explorer.

**Des 'patterns' aux 'processes'.** Pour l'essentiel, les résultats rapportés dans les chapitres précédents relèvent de la corrélation entre diversité des plantes et phytophagie. Décomposer la diversité végétale en diversité génétique, spécifique, fonctionnelle, phylogénétique et structurale est une première tentative pour aborder les mécanismes responsables des corrélations observées. Toutefois, il faut reconnaître que les interprétations mécanistes des *patterns* observés, bien que reposant sur une base théorique cohérente, n'ont pas fait l'objet d'un test expérimental.

De par sa taille, le dispositif *Communitree* permettrait une manipulation aisée de la phytophagie, soit par l'exclusion, soit par l'inoculation d'herbivores. L'inoculation contrôlée de larves de *Lymantria dispar* pourrait par exemple permettre de tester l'effet de la diversité

génétique sur la défoliation pour différentes pressions de phytophagie. Le suivi de la croissance des chenilles permettrait en outre de tester l'hypothèse selon laquelle l'alimentation à partir de plusieurs génotypes confère de meilleures performances aux herbivores (Mody et al. 2007, Karban et al. 2010). Une telle approche aurait également l'avantage de permettre le test de l'hypothèse selon laquelle la susceptibilité par association observée dans le cas des insectes généralistes résulte d'une contagion des plants les plus résistants par les plants les plus sensibles (Utsumi et al. 2011).

**Comprendre la dynamique temporelle.** La taille relative des plants de chênes par rapport à leurs voisins s'est avéré être un facteur clé des niveaux d'attaques par les insectes herbivores pendant la phase régénération, les arbres les plus grands étant plus attaqués que les plus petits. Pourtant, les arbres les plus grands sont également ceux qui tendent à échapper à la compétition pour la lumière. Ce sont également eux qui ont la plus grande probabilité de survie (Paine et al. 2011). On peut alors se demander quel est l'effet relatif de la phytophagie et de la compétition pour la lumière sur la survie, à terme, des chênes pédonculés présentant des taux de croissance différents.

**Evaluer les coûts et les bénéfices.** La question de la production de biomasse a été largement éludée dans les chapitres précédents. Pourtant, au-delà de l'intérêt de la compréhension des mécanismes à l'origine de la résistance ou de la susceptibilité par association, il serait intéressant d'évaluer objectivement les coûts et les bénéfices de ces mécanismes en termes de croissance des arbres, de stabilité des peuplements (résistance et résilience), et de qualité du bois. En effet, compte tenu des changements de pratiques sylvicoles qu'entraînerait la mise en place et la conduite de peuplements mixtes (Nichols et al. 2006), et sans parler de la perte nette due à la réduction de la densité à l'hectare de l'essence d'intérêt (Letourneau et al. 2011), l'argument de la résistance par association en faveur de la diversification des essences dans les forêts de production risque d'être négligé s'il n'est pas conforté par des prévisions économiques robustes. Une évaluation économique des coûts et des bénéfices de la diversification des essences plantées devrait prendre en compte les différentes étapes du cycle sylvicole, depuis l'installation jusqu'à la récolte, et ne pas omettre les différents services écosystémiques liés à la biodiversité (valeur récréative, valeur patrimoniale, réduction des intrants, diversification des sources de revenus...).

Evaluer les conséquences de la défoliation courante sur la croissance des arbres, et plus largement, des peuplements forestiers, est une tâche difficile parce que les faibles niveaux de défoliation passent généralement inaperçus. De manière rétrospective, une approche dendrologique, couplée à un suivi continu des niveaux de populations d'un ravageur de l'essence d'intérêt (données du Département de Santé des Forêts, DSF) serait intéressante, mais se heurterait au fait que la taille des cernes des arbres enregistre l'ensemble des conditions biotiques et abiotiques ayant présidé à sa mise en place, rendant difficile la mise en évidence d'un lien de cause à effet entre défoliation et croissance. Le suivi régulier de la phytophagie et de la croissance des arbres sur l'ensemble des dispositifs expérimentaux du réseau international *TreeDivNet*<sup>14</sup> constituerait une approche alternative permettant de

---

<sup>14</sup> <http://www.treedivnet.ugent.be/>

comprendre les interactions entre biodiversité, phytophagie et croissance des arbres. Ce suivi est envisagé mais une méthode d'échantillonnage permettant de concilier précision des mesures et rapidité d'acquisition reste à définir.

## b) Perspectives pour la sylviculture

Les travaux présentés dans les chapitres précédents concernent exclusivement la phase de régénération. Malgré les incertitudes qui subsistent quant à l'évolution dans le temps de la réponse des insectes et des arbres à la diversité des arbres, la dimension multifonctionnelle de la biodiversité en forêt ne doit pas être perdue de vue. Favoriser la diversité génétique comme spécifique peut être considéré comme un gage d'adaptation des forêts face au changement climatique et à ses conséquences attendues sur les assemblages d'espèces et la productivité des forêts (Legay et al. 2008).

Plusieurs arguments suggèrent que la diversification des essences dans les forêts de plantation aurait un effet positif sur la production de bois. La productivité des peuplements mixtes est généralement supérieure que celle des monocultures (Vila et al. 2007, Zhang et al. 2012). La diversité des arbres est également reconnue comme étant un gage de résistance des forêts vis-à-vis des principaux ravageurs (Jactel et al. 2005, Jactel and Brockerhoff 2007), et finalement de survie des arbres (Griess et al. 2012). La diversité des essences cultivées peut être vue comme une assurance vis-à-vis des perturbations pouvant survenir pendant un cycle de rotation (Colin et al. 2008, Griess et al. 2012). De plus, la présence d'essences accompagnatrices de l'essence d'intérêt peut constituer une source de revenu complémentaire pour le sylviculteur (Sardin et al. 2008). Toutefois, malgré des connaissances théoriques de plus en plus solidement établies, le développement d'un outil d'aide à la décision reste à établir en intégrant une évaluation économique des coûts et des bénéfices qui intégrerait la dimension multifonctionnelle de la biodiversité en forêt telle que définie dans le *Millenium Ecosystem Assessment* (2005).

Mis à part le coût additionnel que cela entraînerait du fait de la perte de surface occupée par l'essence d'intérêt (Nichols et al. 2006), la gestion de la diversité des essences à l'échelle du paysage plutôt que de la parcelle permettrait de concilier les pratiques actuelles de conduite des peuplements monospécifiques et les services rendus par la diversité des arbres (Brockerhoff et al. 2008, Paquette and Messier 2009). Par exemple, la présence de peuplements de feuillus dans une matrice paysagère dominée par le pin maritime offre un habitat complémentaire à la huppe fasciée (*Upupa epops*), un prédateur de la processionnaire du pin (Barbaro et al. 2008), et contribue à réduire les dégâts causés par la pyrale du tronc, *Dioryctria sylvestrella* (Jactel et al. 2002). Dulaurent et al. (2012) ont montré que la présence d'une haie de feuillus en bordure de peuplements purs de pins maritimes réduit les niveaux d'infestation par la chenille processionnaire. Toutefois, les études menées sur la manipulation de la diversité végétale à l'échelle du paysage en milieu agricole (*intercopping*) suggèrent un bénéfice discutable de ces pratiques : s'il a été vérifié que la diversification des espèces à l'échelle du paysage réduit l'abondance des herbivores et au contraire augmente celle de leurs ennemis naturels dans les parcelles de plantes hôtes, cela se traduit généralement par une perte



de rendement liée à une diminution de la surface cultivée pour la plante d'intérêt (Letourneau et al. 2011).

Enfin, face à la prise de risques que constitue un changement des pratiques sylvicoles par rapport à des techniques anciennes déjà éprouvées, la gestion forestière adaptative a été proposée comme alternative permettant de concilier acquisition de connaissances scientifiques et gestion forestière à but productif (Cordonnier and Gosselin 2009). Il s'agit d'adapter les pratiques de gestion d'un système donné au fur et à mesure de l'acquisition de nouvelles connaissances empiriques ou de nouveaux résultats issus d'approches expérimentales plus formalisées acquises sur ce même système (Cordonnier and Gosselin 2009). Une telle approche est en cours de mise en place sur la commune de Sores (Département des Landes, France) en partenariat avec les élus locaux, l'INRA et le Parc Naturel Régional des Landes de Gascogne. L'objectif de ce partenariat est de tester de nouveaux itinéraires sylvicoles pour le reboisement post-tempête du massif en privilégiant les mélanges d'espèces – notamment des plantations mélangeant pin maritime et bouleau verruqueux sous forme de bandes alternées.

Résultats... dans 15 à 20 ans.

## 5.6. Références du chapitre 5

- Agrawal, A. A. 2004. Resistance and susceptibility of milkweed: Competition, root herbivory, and plant genetic variation. *Ecology* 85:2118-2133.
- Agrawal, A. A., and M. Fishbein. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* 87:132-149.
- Agrawal, A. A., J. A. Lau, and P. A. Hambäck. 2006. Community heterogeneity and the evolution of interactions between plants and insect herbivores. *The Quarterly Review of Biology* 81:349-376.
- Ali, J. G., and A. A. Agrawal. 2012. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science* In press.
- Allan, E., and M. J. Crawley. 2011. Contrasting effects of insect and molluscan herbivores on plant diversity in a long-term field experiment. *Ecology Letters* 14:1246-1253.
- Anttonen, S., R. Piispanen, J. Ovaska, P. Mutikainen, P. Saranpää, and E. Vapaavuori. 2002. Effects of defoliation on growth, biomass allocation, and wood properties of *Betula pendula* clones grown at different nutrient levels. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 32:498-508.
- Atsatt, P. R., and D. J. Odowd. 1976. Plant Defense Guilds. *Science* 193:24-29.
- Balvanera, P., A. B. Pfisterer, N. Buchmann, J. S. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli, and B. Schmid. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9:1146-1156.
- Bangert, R. K., E. V. Lonsdorf, G. M. Wimp, S. M. Shuster, D. Fischer, J. A. Schweitzer, G. J. Allan, J. K. Bailey, and T. G. Whitham. 2008. Genetic structure of a foundation species: scaling community phenotypes from the individual to the region. *Heredity* 100:121-131.
- Bangert, R. K., and T. G. Whitham. 2007. Genetic assembly rules and community phenotypes. *Evolutionary Ecology* 21:549-560.
- Bañuelos, M.-J., and J. Kollmann. 2011. Effects of host-plant population size and plant sex on a specialist leaf-miner. *Acta Oecologica* 37:58-64.
- Baraza, E., J. Gomez, J. Hodar, and R. Zamora. 2004. Herbivory has a greater impact in shade than in sun: response of *Quercus pyrenaica* seedlings to multifactorial environmental variation. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 82:357-364.
- Baraza, E., R. Zamora, and J. A. Hódar. 2006. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. *Oikos* 113:148-156.
- Barbaro, L., L. Couzi, V. Bretagnolle, J. Nezan, and F. Vetillard. 2008. Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. *Biodiversity and Conservation* 17:1073-1087.
- Barbosa, P., J. Hines, I. Kaplan, H. Martinson, A. Szczepaniec, and Z. Szendrei. 2009. Associational Resistance and Associational Susceptibility: Having Right or Wrong Neighbors. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:1-20.
- Barbour, R. C., J. M. O'Reilly-Wapstra, D. W. De Little, G. J. Jordan, D. A. Steane, J. R. Humphreys, J. K. Bailey, T. G. Whitham, and B. M. Potts. 2009. A geographic mosaic of genetic variation within a foundation tree species and its community-level consequences. *Ecology* 90:1762-1772.
- Barrett, L. G., and M. Heil. 2012. Unifying concepts and mechanisms in the specificity of plant-enemy interactions. *Trends in Plant Science* in press.
- Barton, K. E., and J. Koricheva. 2010. The ontogeny of plant defense and herbivory: characterizing general patterns using meta-analysis. *The American Naturalist* 175:481-493.
- Behmer, S. T., and A. Joern. 2008. Coexisting generalist herbivores occupy unique nutritional feeding niches. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:1977-1982.
- Bernays, E. A., K. L. Bright, N. Gonzalez, and J. Angel. 1994. Dietary Mixing in a Generalist Herbivore: Tests of Two Hypotheses. *Ecology* 75:1997-2006.

- Bernays, E. A., and O. P. J. M. Minkenberg. 1997. Insect herbivores: different reasons for being a generalist. *Ecology* 78:1157-1169.
- Björkman, M., P. A. Hambäck, R. J. Hopkins, and B. Rämert. 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.
- Blaum, N., E. Mosner, M. Schwager, and F. Jeltsch. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation* 20:2333-2345.
- Boege, K., K. E. Barton, and R. Dirzo. 2011. Influence of Tree Ontogeny on Plant-Herbivore Interactions. Pages 193-214 in *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*. SPRINGER, Dordrecht.
- Boege, K., and R. J. Marquis. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution* 20:441-448.
- Böhm, S. M., K. Wells, and E. K. V. Kalko. 2011. Top-Down Control of Herbivory by Birds and Bats in the Canopy of Temperate Broad-Leaved Oaks *Quercus robur*. *PLoS ONE* 6:e17857.
- Borenstein, M., L. V. Hedges, J. P. T. Higgins, and H. R. Rothstein. 2009. *Introduction to Meta-Analysis*, Wiley edition. John Wiley & Sons, Chichester.
- Brockerhoff, E., H. Jactel, J. Parrotta, C. Quine, and J. Sayer. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation* 17:925-951.
- Bruce, T. J. A., and J. A. Pickett. 2011. Perception of plant volatile blends by herbivorous insects: Finding the right mix. *Phytochemistry* 72:1605-1611.
- Bruce, T. J. A., L. J. Wadhams, and C. M. Woodcock. 2005. Insect host location: a volatile situation. *Trends in Plant Science* 10:269-274.
- Cadotte, M. W., B. J. Cardinale, and T. H. Oakley. 2008. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:17012-17017.
- Cadotte, M. W., K. Carscadden, and N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079-1087.
- Cadotte, M. W., J. Cavender-Bares, D. Tilman, and T. H. Oakley. 2009. Using Phylogenetic, Functional and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity. *PLoS ONE* 4:e5695 EP -
- Cardinale, B. J., C. T. Harvey, K. Gross, and A. R. Ives. 2003. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters* 6:857-865.
- Cardinale, B. J., K. L. Matulich, D. U. Hooper, J. E. Byrnes, E. Duffy, L. Gamfeldt, P. Balvanera, M. I. O'Connor, and A. Gonzalez. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98:572-592.
- Castagneyrol, B., and H. Jactel. 2012. Unravelling plant-animals diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology* In press.
- Chaplin-Kramer, R., M. E. O'Rourke, E. J. Blitzer, and C. Kremen. 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* 14:922-932.
- Clavijo McCormick, A., S. B. Unsicker, and J. Gershenson. 2012. The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies. *Trends in Plant Science* 17:303-310.
- Colin, F., Y. Brunet, i. Vinkler, and J.-F. Dhôte. 2008. Résistance aux vents forts des peuplements forestiers, et notamment des mélanges d'espèces. *Revue Forestière Française* 60:191-205.
- Connell. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pages 298-312 in J. d. Boer and G. R. Gradwell, editors. *Dynamics of populations*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Cook-Patton, S. C., S. H. McArt, A. L. Parachnowitsch, J. S. Thaler, and A. A. Agrawal. 2011. A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function. *Ecology* 92:915-923.

- Cordonnier, T., and F. Gosselin. 2009. La gestion forestière adaptative : intégrer l'acquisition de connaissances parmi les objectifs de gestion. *Revue Forestière Française* 60:131-143.
- Cornelissen, T., G. W. Fernandes, and J. Vasconcellos-Neto. 2008. Size does matter: variation in herbivory between and within plants and the plant vigor hypothesis. *Oikos* 117:1121-1130.
- Cornelissen, T., and P. Stiling. 2008. Clumped distribution of oak leaf miners between and within plants. *Basic and Applied Ecology* 9:67-77.
- Couvet, D., and A. Teyssède-Couvet. 2010. *Ecologie et biodiversité : des populations aux socioécosystèmes*, Belin edition, Paris.
- Crawford, K. M., G. M. Crutsinger, and N. J. Sanders. 2007. Host-plant genotypic diversity mediates the distribution of an ecosystem engineer. *Ecology* 88:2114-2120.
- Crutsinger, G. M., M. D. Collins, J. A. Fordyce, Z. Gompert, C. C. Nice, and N. J. Sanders. 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science* 313:966-968.
- Crutsinger, G. M., W. N. Reynolds, A. T. Classen, and N. J. Sanders. 2008. Disparate effects of plant genotypic diversity on foliage and litter arthropod communities. *Oecologia* 158:65-75.
- Cuesta, B., P. Villar-Salvador, J. Puértolas, J. M. Rey Benayas, and R. Michalet. 2010. Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. *Journal of Ecology* 98:687-696.
- Devictor, V., J. Clavel, R. Julliard, S. Lavergne, D. Mouillot, W. Thuiller, P. Venail, S. Villeger, and N. Mouquet. 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47:15-25.
- Dulaurent, A.-M., A. J. Porte, I. van Halder, F. Vetillard, P. Menassieu, and H. Jactel. 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.
- Dungey, H. S., B. M. Potts, T. G. Whitham, and H. F. Li. 2000. Plant genetics affects arthropod community richness and composition: Evidence from a synthetic eucalypt hybrid population. *Evolution* 54:1938-1946.
- Dyer, L. A., D. K. Letourneau, G. V. Chavarria, and D. S. Amoretti. 2010. Herbivores on a dominant understory shrub increase local plant diversity in rain forest communities. *Ecology* 91:3707-3718.
- Ebeling, A., A.-M. Klein, W. Weisser, and T. Tschardt. 2012. Multitrophic effects of experimental changes in plant diversity on cavity-nesting bees, wasps, and their parasitoids. *Oecologia* 169:453-465.
- Endara, M.-J., and P. D. Coley. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* 25:389-398.
- Finch, S., and R. H. Collier. 2000. Host-plant selection by insects: a theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96:91-102.
- Finke, D. L., and R. F. Denno. 2005. Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology Letters* 8:1299-1306.
- Floater, G. J., and M. P. Zalucki. 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.
- Flynn, D. F. B., N. Mirotnick, M. Jain, M. I. Palmer, and S. Naeem. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology* 92:1573-1581.
- Forkner, R. E., R. J. Marquis, and J. T. Lill. 2004. Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology* 29:174-187.
- Frenzel, M., and R. Brandl. 2001. Hosts as habitats: faunal similarity of phytophagous insects between host plants. *Ecological Entomology* 26:594-601.
- Gaston, K. J., and T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell.

- Genung, M., G. Crutsinger, J. Bailey, J. Schweitzer, and N. Sanders. 2012a. Aphid and ladybird beetle abundance depend on the interaction of spatial effects and genotypic diversity. Pages 167-174 in *Oecologia*. Springer Berlin / Heidelberg.
- Genung, M. A., J. K. Bailey, and J. A. Schweitzer. 2012b. Welcome to the neighbourhood: interspecific genotype by genotype interactions in *Solidago* influence above- and belowground biomass and associated communities. *Ecology Letters* 15:65-73.
- Giffard, B., E. Corcket, L. Barbaro, and H. Jactel. in press. Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats. *Oecologia*:1-10.
- Giffard, B., H. Jactel, E. Corcket, and L. Barbaro. in prep. Influence of surrounding vegetation on insect herbivory: a matter of spatial scale and herbivore specialisation. *Basic and Applied Ecology* Under review.
- Glinwood, R., E. Ahmed, E. Qvarfordt, V. Ninkovic, and J. Pettersson. 2009. Airborne interactions between undamaged plants of different cultivars affect insect herbivores and natural enemies. *Arthropod-Plant Interactions* 3:215-224.
- Gonzalez, M. A., A. Roger, E. A. Courtois, F. Jabot, N. Norden, C. E. T. Paine, C. Baraloto, C. Thebaud, and J. Chave. 2010. Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest. *Journal of Ecology* 98:137-146.
- Goyer, R. A., G. J. Lenhard, and B. L. Strom. 2004. The influence of silhouette color and orientation on arrival and emergence of *Ips* pine engravers and their predators in loblolly pine. *Forest Ecology and Management* 191:147-155.
- Griess, V. C., R. Acevedo, F. Härtl, K. Staupendahl, and T. Knoke. 2012. Does mixing tree species enhance stand resistance against natural hazards? A case study for spruce. *Forest Ecology and Management* 267:284-296.
- Gurevitch, J., P. S. Curtis, and M. H. Jones. 2001. Meta-analysis in ecology. Pages 199-247 in *Advances in Ecological Research*, Vol 32. ACADEMIC PRESS LTD, London.
- Haddad, N. M., G. M. Crutsinger, K. Gross, J. Haarstad, J. M. H. Knops, and D. Tilman. 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters* 12:1029-1039.
- Hakes, A. S., and J. T. Cronin. 2011. Successional changes in plant resistance and tolerance to herbivory. *Ecology* 93:1059-1070.
- Hambäck, P. A., J. Ågren, and L. Ericson. 2000. Associational resistance: insect damage to purple loosestrife reduced in thickets of sweet gale. *Ecology* 81:1784-1794.
- Hanley, M. E., M. Fenner, and P. J. Edwards. 1995. The Effect of Seedling Age on the Likelihood of Herbivory by the Slug *Deroceras-Reticulatum*. *Functional Ecology* 9:754-759.
- Harvey, J. A., W. H. van der Putten, H. Turin, R. Wagonaar, and T. M. Bezemer. 2008. Effects of changes in plant species richness and community traits on carabid assemblages and feeding guilds. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 127:100-106.
- Havill, N. P., and K. F. Raffa. 2000. Compound effects of induced plant responses on insect herbivores and parasitoids: implications for tritrophic interactions. *Ecological Entomology* 25:171-179.
- Hector, A., and R. Bagchi. 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448:188-U186.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Hogberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Korner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Scherer-Lorenzen, E. D. Schulze, A. S. D. Siamantziouras, E. M. Spehn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi, and J. H. Lawton. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286:1123-1127.

- Heiermann, J., and S. Schütz. 2008. The effect of the tree species ratio of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) on polyphagous and monophagous pest species: *Lymantria monacha* L. and *Calliteara pudibunda* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) as an example. *Forest Ecology and Management* 255:1161-1166.
- Henery, M. L. 2011. The constraints of selecting for insect resistance in plantation trees. *Agricultural and Forest Entomology* 13:111-120.
- Herms, D. A., and W. J. Mattson. 1992. The Dilemma of Plants: to Grow or Defend? *Quarterly Review of Biology* 67:283-335.
- Hilton, G. M., J. R. Packham, and A. J. Willis. 1987. Effects of Experimental Defoliation on a Population of Pedunculate Oak (*Quercus-Robur* L.). *New Phytologist* 107:603-612.
- Humphrey, J. W., and M. D. Swaine. 1997. Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods .2. Insect defoliation of trees and seedlings. *Journal of Applied Ecology* 34:585-593.
- Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110:449-460.
- Hyatt, L. A., M. S. Rosenberg, T. G. Howard, G. Bole, W. Fang, J. Anastasia, K. Brown, R. Grella, K. Hinman, J. P. Kurdziel, and J. Gurevitch. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103:590-602.
- Jactel, H., G. Birgersson, S. Andersson, and F. Schlyter. 2011. Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia*:1-9.
- Jactel, H., E. Brockerhoff, and P. Duelli. 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. Pages 235-262 in *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*.
- Jactel, H., and E. G. Brockerhoff. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10:835-848.
- Jactel, H., M. Goulard, P. Menassieu, and G. Goujon. 2002. Habitat diversity in forest plantations reduces infestations of the pine stem borer *Dioryctria sylvestrella*. *Journal of Applied Ecology* 39:618-628.
- Jactel, H., P. Menassieu, F. Vetillard, A. Gaulier, J. C. Samalens, and E. G. Brockerhoff. 2006. Tree species diversity reduces the invasibility of maritime pine stands by the bast scale, *Matsucoccus feytaudi* (Homoptera : Margarodidae). *Canadian Journal of Forest Research* 36:314-323.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist* 104:501.
- Jeffries, J. M., R. J. Marquis, and R. E. Forkner. 2006. Forest age influences oak insect herbivore community structure, richness, and density. *Ecological Applications* 16:901-912.
- Johnson, D. J., W. T. Beaulieu, J. D. Bever, and K. Clay. 2012. Conspecific Negative Density Dependence and Forest Diversity. *Science* 336:904-907.
- Johnson, M. T. J., and A. A. Agrawal. 2005. Plant genotype and environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecology* 86:874-885.
- Johnson, M. T. J., R. Dinnage, A. Y. Zhou, and M. D. Hunter. 2008. Environmental variation has stronger effects than plant genotype on competition among plant species. *Journal of Ecology* 96:947-955.
- Johnson, M. T. J., M. J. Lajeunesse, and A. A. Agrawal. 2006. Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. *Ecology Letters* 9:24-34.
- Kaitaniemi, P., S. Neuvonen, and T. Nyysönen. 1999. Effects of cumulative defoliations on growth, reproduction, and insect resistance in mountain birch. *Ecology* 80:524-532.
- Kaplan, I., and R. F. Denno. 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* 10:977-994.
- Karban, R., C. Karban, M. Huntzinger, I. Pearse, and G. Crutsinger. 2010. Diet mixing enhances the performance of a generalist caterpillar, *Platyrepia virginalis*. *Ecological Entomology* 35:92-99.

- Keith, A. R., J. K. Bailey, and T. G. Whitham. 2010. A genetic basis to community repeatability and stability. *Ecology* 91:3398-3406.
- Kleine, S., and C. Muller. 2011. Intraspecific plant chemical diversity and its relation to herbivory. *Oecologia* 166:175-186.
- Kleinhentz, M., A. Raffin, and H. Jactel. 1998. Genetic parameters and gain expected from direct selection for resistance to *Dioryctria sylvestrella* Ratz. (Lepidoptera: Pyralidae) in *Pinus pinaster* Ait., using a full diallel mating design. *Forest Genetics* 5:147-154.
- Kloth, K. J., M. P. M. Thoen, H. J. Bouwmeester, M. A. Jongsma, and M. Dicke. 2012. Association mapping of plant resistance to insects. *Trends in Plant Science* 17:311-319.
- Koricheva, J., C. P. H. Mulder, B. Schmid, J. Joshi, and K. Huss-Danell. 2000. Numerical responses of different trophic groups of invertebrates to manipulations of plant diversity in grasslands. *Oecologia* 125:271-282.
- Kotowska, A. M., J. F. Cahill, Jr., and B. A. Keddie. 2010. Plant genetic diversity yields increased plant productivity and herbivore performance. *Journal of Ecology* 98:237-245.
- Langellotto, G., and R. Denno. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139:1-10.
- Lankau, R. A. 2007. Specialist and generalist herbivores exert opposing selection on a chemical defense. *New Phytologist* 175:176-184.
- Le Corff, J., and R. J. Marquis. 1999. Differences between understorey and canopy in herbivore community composition and leaf quality for two oak species in Missouri. *Ecological Entomology* 24:46-58.
- Legay, M., T. Cordonnier, and J.-F. Dhôte. 2008. Des forêts mélangées pour composer avec les changements climatiques. *Revue Forestière Française* 60:181-190.
- Letourneau, D. K., I. Armbricht, B. S. Rivera, J. M. Lerma, E. J. Carmona, M. C. Daza, S. Escobar, V. Galindo, C. Gutiérrez, S. D. López, J. L. Mejía, A. M. A. Rangel, J. H. Rangel, L. Rivera, C. A. Saavedra, A. M. Torres, and A. R. Trujillo. 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications* 21:9-21.
- Lewinsohn, T. M., and T. Roslin. 2008. Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters* 11:398-416.
- Lill, J. T., and R. J. Marquis. 2003. Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. *Ecology* 84:682-690.
- Lill, J. T., R. J. Marquis, M. A. Walker, and L. Peterson. 2007. Ecological consequences of shelter sharing by leaf-tying caterpillars. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 124:45-53.
- MacArthur, R. H., J. M. Diamond, and J. R. Karr. 1972. Density Compensation in Island Faunas. *Ecology* 53:330-342.
- Massey, F. P., K. Massey, M. C. Press, and S. E. Hartley. 2006. Neighbourhood composition determines growth, architecture and herbivory in tropical rain forest tree seedlings. *Journal of Ecology* 94:646-655.
- McGlynn, T. P., M. D. Weiser, and R. R. Dunn. 2010. More individuals but fewer species: testing the 'more individuals hypothesis' in a diverse tropical fauna. *Biology Letters*.
- McNair, C., G. Gries, and R. Gries. 2000. Cherry bark tortrix, *Enarmonia formosana*: Olfactory recognition of and behavioral deterrence by nonhost angio- and gymnosperm volatiles. *Journal of Chemical Ecology* 26:809-821.
- Mediavilla, S., and A. Escudero. 2003. Mature trees versus seedlings: Differences in leaf traits and gas exchange patterns in three co-occurring Mediterranean oaks. *Annals of Forest Science* 60:455-460.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and human well-being. Biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.
- Miller, A. M., C. McArthur, and P. J. Smethurst. 2007. Effects of within-patch characteristics on the vulnerability of a plant to herbivory. *Oikos* 116:41-52.
- Mody, K., and K. E. Linsenmair. 2004. Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory. *Ecological Entomology* 29:217-225.

- Mody, K., S. B. Unsicker, and K. E. Linsenmair. 2007. Fitness related diet-mixing by intraspecific host-plant-switching of specialist insect herbivores. *Ecology* 88:1012-1020.
- Mulder, C. P. H., J. Koricheva, K. Huss-Danell, P. Hogberg, and J. Joshi. 1999. Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. *Ecology Letters* 2:237-246.
- Murakami, M., and N. Wada. 1997. Difference in leaf quality between canopy trees and seedlings affects migration and survival of spring-feeding moth larvae. *Canadian Journal of Forest Research* 27:1351-1356.
- Murakami, M., K. Yoshida, H. Hara, and M. J. Toda. 2005. Spatio-temporal variation in Lepidopteran larval assemblages associated with oak, *Quercus crispula*: the importance of leaf quality. *Ecological Entomology* 30:521-531.
- Nakagawa, S., and I. C. Cuthill. 2007. Effect size, confidence interval and statistical significance: a practical guide for biologists. *Biological Reviews* 82:591-605.
- Nichols, J. D., M. Bristow, and J. K. Vanclay. 2006. Mixed-species plantations: Prospects and challenges. *Forest Ecology and Management* 233:383-390.
- Nixon, A. E., and J. Roland. 2012. Generalist predation on forest tent caterpillar varies with forest stand composition: an experimental study across multiple life stages. *Ecological Entomology* 37:13-23.
- Novotny, V., and Y. Basset. 2005. Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272:1083-1090.
- Novotny, V., P. Drozd, S. E. Miller, M. Kulfan, M. Janda, Y. Basset, and G. D. Weiblen. 2006. Why Are There So Many Species of Herbivorous Insects in Tropical Rainforests? *Science* 313:1115-1118.
- Novotny, V., S. E. Miller, L. Baje, S. Balagawi, Y. Basset, L. Cizek, K. J. Craft, F. Dem, R. A. I. Drew, J. Hulcr, J. Leps, O. T. Lewis, R. Pokon, A. J. A. Stewart, G. Allan Samuelson, and G. D. Weiblen. 2010. Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 79:1193-1203.
- Ødegaard, F., O. H. Diserud, and K. Østbye. 2005. The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. *Ecology Letters* 8:612-617.
- Orians, C. M., and C. Björkman. 2009. Associational resistance to a tropical leaf-miner: does neighbour identity matter? *Journal of Tropical Ecology* 25:551-554.
- Otway, S. J., A. Hector, and J. H. Lawton. 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of Animal Ecology* 74:234-240.
- Paine, C. E. T., N. Norden, J. Chave, P. M. Forget, C. Fortunel, K. G. Dexter, and C. Baraloto. 2011. Phylogenetic density dependence and environmental filtering predict seedling mortality in a tropical forest. *Ecology Letters* 15:34-41.
- Paiva, M. R., E. Mateus, M. H. Santos, and M. R. Branco. 2011. Pine volatiles mediate host selection for oviposition by *Thaumetopoea pityocampa* (Lep., Notodontidae). *Journal of Applied Entomology* 135:195-203.
- Paquette, A., and C. Messier. 2009. The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8:27-34.
- Peacock, L., and S. Herrick. 2000. Responses of the willow beetle *Phratora vulgatissima* to genetically and spatially diverse *Salix* spp. plantations. *Journal of Applied Ecology* 37:821-831.
- Peacock, L., T. Hunter, H. Turner, and P. Brain. 2001. Does host genotype diversity affect the distribution of insect and disease damage in willow cropping systems? *Journal of Applied Ecology* 38:1070-1081.
- Pearse, I. S., and A. L. Hipp. 2009. Phylogenetic and trait similarity to a native species predict herbivory on non-native oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:18097-18102.
- Pigot, A. L., and S. R. Leather. 2008. Invertebrate predators drive distance-dependent patterns of seedling mortality in a temperate tree *Acer pseudoplatanus*. *Oikos* 117:521-530.
- Plath, M., S. Dorn, J. Riedel, H. Barrios, and K. Mody. 2012. Associational resistance and associational susceptibility: specialist herbivores show contrasting responses to tree stand diversification. *Oecologia*:1-11.



- Plath, M., K. Mody, C. Potvin, and S. Dorn. 2011. Establishment of native tropical timber trees in monoculture and mixed-species plantations: Small-scale effects on tree performance and insect herbivory. *Forest Ecology and Management* 261:741-750.
- Poelman, E. H., J. J. A. van Loon, and M. Dicke. 2008. Consequences of variation in plant defense for biodiversity at higher trophic levels. *Trends in Plant Science* 13:534-541.
- Prittinen, K., J. Puseenius, K. Koivunoro, and H. Roininen. 2003a. Genotypic variation in growth and resistance to insect herbivory in silver birch (*Betula pendula*) seedlings. *Oecologia* 137:572-577.
- Prittinen, K., J. Puseenius, K. Koivunoro, M. Rousi, and H. Roininen. 2003b. Mortality in seedling populations of Silver Birch: genotypic variation and herbivore effects. *Functional Ecology* 17:658-663.
- Randlkofer, B., E. Obermaier, M. Hilker, and T. Meiners. 2010. Vegetation complexity: The influence of plant species diversity and plant structures on plant chemical complexity and arthropods. *Basic and Applied Ecology* 11:383-395.
- Randlkofer, B., E. Obermaier, and T. Meiners. 2007. Mother's choice of the oviposition site: balancing risk of egg parasitism and need of food supply for the progeny with an infochemical shelter? *Chemoecology* 17:177-186.
- Rausher, M. D. 1981. The Effect of Native Vegetation on the Susceptibility of *Aristolochia Reticulata* (Aristolochiaceae) to Herbivore Attack. *Ecology* 62:1187-1195.
- Reich, P. B., D. Tilman, F. Isbell, K. Mueller, S. E. Hobbie, D. F. B. Flynn, and N. Eisenhauer. 2012. Impacts of Biodiversity Loss Escalate Through Time as Redundancy Fades. *Science* 336:589-592.
- Rieske, L. K., and K. F. Raffa. 1998. Interactions among insect herbivore guilds: Influence of thrips bud injury on foliar chemistry and suitability to gypsy moths. *Journal of Chemical Ecology* 24:501-523.
- Riihimäki, J., P. Kaitaniemi, J. Koricheva, and H. Vehviläinen. 2005. Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia* 142:90-97.
- Ronnberg-Wastljung, A. C., I. Ahman, C. Glynn, and O. Widenfalk. 2006. Quantitative trait loci for resistance to herbivores in willow: field experiments with varying soils and climates. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 118:163-174.
- Root, R. B. 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95-124.
- Ross, D. W., C. W. Berisford, and J. F. Godbee. 1990. Pine Tip Moth, *Rhyacionia* spp., Response to Herbaceous Vegetation Control in an Intensively Site-Prepared Loblolly Pine Plantation. *Forest Science* 36:1105-1118.
- Rousi, M., J. Tahvanainen, H. Henttonen, D. A. Herms, and I. Uotila. 1997. Clonal variation in susceptibility of white birches (*Betula* spp.) to mammalian and insect herbivores. *Forest Science* 43:396-402.
- Rousset, O., and J. Lepart. 2003. Neighbourhood effects on the risk of an unpalatable plant being grazed. *Plant Ecology* 165:197-206.
- Rubtsov, V. V. 1996. Influence of repeated defoliations by insects on wood increment in common oak (*Quercus robur* L.). *Annales Des Sciences Forestières* 53:407-412.
- Rudgers, J. A., and K. D. Whitney. 2006. Interactions between insect herbivores and a plant architectural dimorphism. *Journal of Ecology* 94:1249-1260.
- Sardin, T., J. Bock, and J. Becquey. 2008. Les peuplements mélangés : enjeux et interrogations des gestionnaires. *Revue Forestière Française* 60:121-128.
- Scherber, C., N. Eisenhauer, W. W. Weisser, B. Schmid, W. Voigt, M. Fischer, E.-D. Schulze, C. Roscher, A. Weigelt, E. Allan, H. Beszler, M. Bonkowski, N. Buchmann, F. Buscot, L. W. Clement, A. Ebeling, C. Engels, S. Halle, I. Kertscher, A.-M. Klein, R. Koller, S. König, E. Kowalski, V. Kummer, A. Kuu, M. Lange, D. Lauterbach, C. Middelhoff, V. D. Migunova, A. Milcu, R. Müller, S. Partsch, J. S. Petermann, C. Renker, T. Rottstock, A. Sabais, S. Scheu, J. Schumacher, V. M. Temperton, and T. Tschamtké. 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468:553-556.

- Scherber, C., A. Milcu, S. Partsch, S. Scheu, and W. W. Weisser. 2006. The effects of plant diversity and insect herbivory on performance of individual plant species in experimental grassland. *Journal of Ecology* 94:922-931.
- Schoonhoven, L. M., J. J. A. v. Loon, and M. Dicke. 2005. *Insect-plant biology*, 2nd edition. Oxford University press, New York.
- Schuldt, A., M. Baruffol, M. Böhnke, H. Bruelheide, W. Härdtle, A. C. Lang, K. Nadrowski, G. v. Oheimb, W. Voigt, H. Zhou, and T. Assmann. 2010. Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology* 98:917-926.
- Schuldt, A., S. Both, H. Bruelheide, W. Hardtle, B. Schmid, H. Z. Zhou, and T. Assmann. 2011. Predator Diversity and Abundance Provide Little Support for the Enemies Hypothesis in Forests of High Tree Diversity. *PLoS ONE* 6.
- Schweitzer, J. A., J. K. Bailey, S. C. Hart, G. M. Wimp, S. K. Chapman, and T. G. Whitham. 2005. The interaction of plant genotype and herbivory decelerate leaf litter decomposition and alter nutrient dynamics. *Oikos* 110:133-145.
- Shelton, A. M., and E. Badenes-Perez. 2006. Concepts and applications of trap cropping in pest management. *Annual Review of Entomology* 51:285-308.
- Shrivastava, G., M. Rogers, A. Wszelaki, D. R. Panthee, and F. Chen. 2010. Plant Volatiles-based Insect Pest Management in Organic Farming. *Critical Reviews in Plant Sciences* 29:123-133.
- Siemann, E., J. Haarstad, and D. Tilman. 1999. Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography* 22:406-414.
- Siemann, E., D. Tilman, J. Haarstad, and M. Ritchie. 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist* 152:738-750.
- Silfver, T., H. Roininen, E. Oksanen, and M. Rousi. 2009. Genetic and environmental determinants of silver birch growth and herbivore resistance. *Forest Ecology and Management* 257:2145-2149.
- Smith, D. S., J. K. Bailey, S. M. Shuster, and T. G. Whitham. 2011. A geographic mosaic of trophic interactions and selection: trees, aphids and birds. *Journal of Evolutionary Biology* 24:422-429.
- Sobek, S., M. M. Goßner, C. Scherber, I. Steffan-Dewenter, and T. Tscharntke. 2009a. Tree diversity drives abundance and spatiotemporal beta diversity of true bugs (Heteroptera). *Ecological Entomology* 34:772-782.
- Sobek, S., C. Scherber, I. Steffan-Dewenter, and T. Tscharntke. 2009b. Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia* 160:279-288.
- Srivastava, D. S., M. W. Cadotte, A. A. M. MacDonald, R. G. Marushia, and N. Mirotnick. 2012. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters* in press:n/a.
- Srivastava, D. S., and J. H. Lawton. 1998. Why More Productive Sites Have More Species: An Experimental Test of Theory Using Tree-Hole Communities. *The American Naturalist* 152:510-529.
- Stein, C., S. B. Unsicker, A. Kahmen, M. Wagner, V. Audorff, H. Auge, D. Prati, and W. W. Weisser. 2010. Impact of invertebrate herbivory in grasslands depends on plant species diversity. *Ecology* 91:1639-1650.
- Stireman, J. O., J. D. Nason, S. B. Heard, and J. M. Seehawer. 2006. Cascading host-associated genetic differentiation in parasitoids of phytophagous insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:523-530.
- Szendrei, Z., and C. Rodriguez-Saona. 2010. A meta-analysis of insect pest behavioral manipulation with plant volatiles. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 134:201-210.
- Tack, A. J. M., M. T. J. Johnson, and T. Roslin. 2012. Sizing up community genetics: it's a matter of scale. *Oikos* 121:481-488.
- Tack, A. J. M., O. Ovaskainen, P. J. Harrison, and T. Roslin. 2009. Competition as a structuring force in leaf miner communities. *Oikos* 118.
- Tack, A. J. M., O. Ovaskainen, P. Pulkkinen, and T. Roslin. 2010. Spatial location dominates over host plant genotype in structuring an herbivore community. *Ecology* 91:2660-2672.
- Tack, A. J. M., and T. Roslin. 2011. The relative importance of host-plant genetic diversity in structuring the associated herbivore community. *Ecology* 92:1594-1604.

- Taki, H., Y. Yamaura, I. Okochi, T. Inoue, K. Okabe, and S. Makino. Effects of reforestation age on moth assemblages in plantations and naturally regenerated forests. *Insect Conservation and Diversity* 3:257-265.
- Tikkanen, O.-P., M. Rousi, T. Ylioja, and H. Roininen. 2003. No negative correlation between growth and resistance to multiple herbivory in a deciduous tree, *Betula pendula*. *Forest Ecology and Management* 177:587-592.
- Tilman, D., C. L. Lehman, and K. T. Thomson. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:1857-1861.
- Ulyshen, M. D. 2011. Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: Implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology and Management* 261:1479-1489.
- Utsumi, S., Y. Ando, T. P. Craig, and T. Ohgushi. 2011. Plant genotypic diversity increases population size of a herbivorous insect. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*:Pages?
- Valiente-Banuet, A., and M. Verdú. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology* 96:489-494.
- Van Zandt, P. A., and A. A. Agrawal. 2004. Community-wide impacts of herbivore-induced plant responses in milkweed (*Asclepias syriaca*). *Ecology* 85:2616-2629.
- Vehviläinen, H., J. Koricheva, and K. Ruohomäki. 2007. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* 152:287-298.
- Vehviläinen, H., J. Koricheva, and K. Ruohomäki. 2008. Effects of stand tree species composition and diversity on abundance of predatory arthropods. *Oikos* 117:935-943.
- Vehviläinen, H., J. Koricheva, K. Ruohomäki, T. Johansson, and S. Valkonen. 2006. Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. *Basic and Applied Ecology* 7:1-11.
- Vila, M., J. Vayreda, L. Comas, J. Josep Ibanez, T. Mata, and B. Obon. 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* 10:241-250.
- Viswanathan, D. V., A. J. T. Narwani, and J. S. Thaler. 2005. Specificity in induced plant responses shapes patterns of herbivore occurrence in *Solanum dulcamara*. *Ecology* 86:886-896.
- Wada, N., M. Murakami, and K. Yoshida. 2000. Effects of herbivore-bearing adult trees of the oak *Quercus crispula* on the survival of their seedlings. *Ecological Research* 15:219-227.
- Waller, D. A., and C. G. Jones. 1989. Measuring Herbivory. *Ecological Entomology* 14:479-481.
- Wang, L., D. Wang, Y. Bai, Y. Huang, M. Fan, J. Liu, and Y. Li. 2010. Spatially complex neighboring relationships among grassland plant species as an effective mechanism of defense against herbivory. *Oecologia* 164:193-200.
- Ward, L. K., and D. F. Spalding. 1993. Phytophagous British insects and mites and their food-plant families: total numbers and polyphagy. *Biological Journal of the Linnean Society* 49:257-276.
- Webster, B., T. Bruce, J. Pickett, and J. Hardie. 2010. Volatiles functioning as host cues in a blend become nonhost cues when presented alone to the black bean aphid. *Animal Behaviour* 79:451-457.
- White, J. A., and T. G. Whitham. 2000. Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* 81:1795-1803.
- Whitham, T. G., J. K. Bailey, J. A. Schweitzer, S. M. Shuster, R. K. Bangert, C. J. Leroy, E. V. Lonsdorf, G. J. Allan, S. P. DiFazio, B. M. Potts, D. G. Fischer, C. A. Gehring, R. L. Lindroth, J. C. Marks, S. C. Hart, G. M. Wimp, and S. C. Wooley. 2006. A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics* 7:510-523.
- Whitham, T. G., W. P. Young, G. D. Martinsen, C. A. Gehring, J. A. Schweitzer, S. M. Shuster, G. M. Wimp, D. G. Fischer, J. K. Bailey, R. L. Lindroth, S. Woolbright, and C. R. Kuske. 2003. Community and ecosystem genetics: A consequence of the extended phenotype. *Ecology* 84:559-573.

- Wielgoss, A., Y. Clough, B. Fiala, A. Rumedé, and T. Tschardt. 2012. A minor pest reduces yield losses by a major pest: plant-mediated herbivore interactions in Indonesian cacao. *Journal of Applied Ecology* 49:465-473.
- Wilson, M. W., J. Pithon, T. Gittings, T. C. Kelly, P. S. Giller, and J. O'Halloran. 2006. Effects of growth stage and tree species composition on breeding bird assemblages of plantation forests. *Bird Study* 53:225-236.
- Wimp, G. M., G. D. Martinsen, K. D. Floate, R. K. Bangert, and T. G. Whitham. 2005. Plant genetic determinants of arthropod community structure and diversity. *Evolution* 59:61-69.
- Yee, D., and S. Juliano. 2007. Abundance matters: a field experiment testing the more individuals hypothesis for richness-productivity relationships. *Oecologia* 153:153-162.
- Yguel, B., R. Bailey, N. D. Tosh, A. Vialatte, C. Vasseur, X. Vitrac, F. Jean, and A. Prinzing. 2011. Phytophagy on phylogenetically isolated trees: why hosts should escape their relatives. *Ecology Letters* 14:1117-1124.
- Zhang, Q.-H., and F. Schlyter. 2003. Redundancy, synergism, and active inhibitory range of non-host volatiles in reducing pheromone attraction in European spruce bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* 101:299-310.
- Zhang, Q.-H., and F. Schlyter. 2004. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology* 6:1-20.
- Zhang, Y., and J. Adams. 2011. Top-down control of herbivores varies with ecosystem types. *Journal of Ecology* 99:370-372.
- Zhang, Y., H. Y. H. Chen, and P. B. Reich. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology* 100:742-749.



---

## 6. Annexes

---



## Appendix 1:

Summary of data included in the meta-analysis.

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in <i>n</i> values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
1	Abrahamczyk & Kessler (2010)	6	NA	0.36	NA	NA	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	5683391.003	Equal	Extracted	Table 5	NA	Fig. 1	X	X	X	X	
2	Asteraki et al. (2004) †	4	4	0.09	0.12	0.14	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	491	Different	Calculated	Tables 3 & 4	Tables 3 & 4	Text	X	X	X	X	X
3	Asteraki et al. (2004) †	4	4	0.38	0.15	0.03	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	491	Different	Calculated	Tables 3 & 4	Tables 3 & 4	Text	X	X	X	X	X
4	Asteraki et al. (2004) †	4	4	0.51	0.54	0.01	Arthropods	Detritivores	Grassland	$\alpha$	491	Different	Calculated	Tables 3 & 4	Tables 3 & 4	Text	X	X	X	X	X
5	Bartomeus et al. (2010)	4	4	0.47	1.60	0.10	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	105000	Different	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X		X	X	X
6	Baur et al. (2006)	4	4	0.36	0.66	0.72	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	768	Different	Calculated	Table 3	Table 3	Fig. 1	X		X	X	X
7	Baur et al. (2006)	4	4	0.75	5.24	0.05	Arthropods	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	768	Different	Calculated	Table 3	Table 3	Fig. 1	X		X	X	X
8	Beck et al. (2002)	12	12	0.04	0.13	1.14	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	75400	Equal	Calculated	Tables 2 & 4	Tables 2 & 4	Text	X	X	X	X	X
9	Beck et al. (2002)	12	12	0.29	1.59	2.25	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	75400	Equal	Calculated	Tables 2 & 4	Tables 2 & 4	Text	X	X	X	X	X
10	Brändle et al. (2001)	7	NA	0.82	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	NA	Equal	Extracted	Text	NA	NA		X	X	X	X
11	Brehm et al. (2007)	12	NA	0.56	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	52500	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X	X	X	X	X
12	Brehm et al. (2007)	12	NA	0.35	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	52500	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X	X	X	X	X
13	Brehm et al. (2007)	12	NA	0.10	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	52500	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X	X	X	X	X
14	Brose (2003)	30	30	0.42	0.49	0.04	Arthropods	NA	Grassland	$\alpha$	146983.924	Equal	Calculated	Fig. 1	Fig. 1	Text	X	X	X	X	
15	Brown et al. (1990)	10	10	0.88	0.40	0.00	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	15200000	Equal	Calculated	Tables 1 & 2	Tables 1 & 2	Text	X		X	X	X
16	Brown et al. (1990)	10	10	0.85	0.49	0.00	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	15200000	Equal	Calculated	Tables 1 & 2	Tables 1 & 2	Text	X		X	X	X
17	Chambers &	44	NA	0.01	NA	NA	Arthropods	Primary	Grassland	$\alpha$	1.6577	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X	X	X	X	X

## Annexes

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in $n$ values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
	Samways (1998)							consumers													
18	Chambers & Samways (1998)	44	NA	0.27	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	1.6577	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X	X	X	X	X
19	Chambers & Samways (1998)	44	NA	0.23	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	1.6577	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X	X	X	X	X
20	Chettri (2010)	19	19	0.35	0.12	0.01	Arthropods	Pollinators	Woodland	$\alpha$	12500	Equal	Extracted	Text	Fig. 3	Fig. 1	X	X	X	X	X
21	Chettri (2010)	19	19	0.84	0.31	0.00	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	12500	Equal	Extracted	Text	Fig. 3	Fig. 1	X	X	X	X	
22	Chettri et al. (2005)	4	4	0.11	-	167.85	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	12500	Different	Calculated	Tables 1 & 2	Tables 1 & 2	Fig. 1	X	X	X	X	
23	Cuevas Reyes et al. (2004)	44	44	0.89	0.33	0.00	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	13200	Equal	Extracted	Text	Fig. 1	Text	X	X	X	X	X
24	Cuevas Reyes et al. (2004)	31	31	0.94	0.38	0.00	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	13200	Equal	Extracted	Text	Fig. 1	Text	X	X	X	X	X
25	Danell et al. (1996)	100	NA	0.54	NA	NA	Mammals	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	60040400	Equal	Extracted	Table 1	NA	Text	X		X		
26	Danell et al. (1996)	100	NA	0.41	NA	NA	Mammals	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	60040400	Equal	Extracted	Table 1	NA	Text	X		X		
27	Danell et al. (1996)	100	NA	0.64	NA	NA	Mammals	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	60040400	Equal	Extracted	Table 1	NA	Text	X		X		
28	Danell et al. (1996)	100	NA	0.49	NA	NA	Mammals	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	60040400	Equal	Extracted	Table 1	NA	Text	X		X		
29	Daniels et al. (1992)	38	NA	0.37	NA	NA	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	1020000	Equal	Extracted	Table 3	NA	Fig. 1	X	X	X	X	
30	Daniels et al. (1992)	20	NA	0.31	NA	NA	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	1020000	Equal	Extracted	Table 3	NA	Fig. 1	X	X	X	X	
31	Debinski et al. (2000)	6	6	0.60	0.21	0.01	Arthropods	Pollinators	Grassland	$\alpha$	120161.054	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Fig. 1	X	X	X	X	X
32	Debinski et al. (2000)	6	6	0.46	0.10	0.01	Birds	NA	Grassland	$\alpha$	120161.054	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Fig. 1	X	X	X	X	
33	Decher & Bahian (1999)	9	NA	0.56	NA	NA	Mammals	NA	Multiple habitat	$\gamma$	158677.9504	Equal	Extracted	Table 4	NA	Fig. 1	X		X		
34	Deconchat & Balent (2001)	46	NA	0.18	NA	NA	Birds	NA	Grassland	$\alpha$	1000000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Text	X	X	X	X	
35	Deconchat & Balent (2001)	18	NA	0.16	NA	NA	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	1000000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Text	X	X	X	X	
36	Deconchat & Balent (2001)	19	NA	0.40	NA	NA	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	1000000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Text	X	X	X	X	



Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in $n$ values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
37	Deconchat & Balent (2001)	15	NA	0.40	NA	NA	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	1000000	Equal	Extractred	Table 4	NA	Text	X	X	X	X	
38	Deconchat & Balent (2001)	4	4	0.07	0.01	0.01	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	1000000	Different	Calculated	Table 4	Table 4	Text	X		X	X	
39	Ding et al. (2008)	5	5	0.75	1.30	0.08	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	888	Different	Calculated	Tables 1 & 2	Tables 1 & 2	Fig. 1	X		X	X	
40	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.76	1.70	0.09	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	
41	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.46	0.21	0.01	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	
42	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.23	0.03	0.00	Arthropods	Secondary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	X
43	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.75	0.17	0.00	Arthropods	Detritivores	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	
44	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.59	0.34	0.01	Arthropods	Secondary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	X
45	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.72	0.24	0.00	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	
46	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.80	0.86	0.02	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	
47	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.61	0.13	0.00	Arthropods	Detritivores	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	
48	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.42	0.04	0.00	Arthropods	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	X
49	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.35	0.10	0.00	Arthropods	Detritivores	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	
50	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.79	0.22	0.00	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	
51	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.82	1.36	0.04	Arthropods	Secondary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	X
52	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.82	1.03	0.02	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	
53	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.81	0.51	0.01	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	
54	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.78	0.58	0.01	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	
55	Duelli & Obrist (1998)	19	19	0.43	0.08	0.00	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	250	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	
56	Ebeling et al. (2008)	73	52	0.18	0.54	0.02	Arthropods	Pollinators	Grassland	$\alpha$	10	Different	Calculated	Fig. 1	Fig. 1	Text	X	X	X	X	X
57	Fernandes et	24	NA	0.65	NA	NA	Arthropods	Primary	Multiple	$\gamma$	75101.034	Equal	Extractred	Text	NA	Text	X		X	X	X

Annexes

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in <i>n</i> values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
	al. (2004)							consumers	habitat												
58	Fernandes et al. (2004)	24	NA	0.56	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	75101.034	Equal	Extractred	Text	NA	Text	X		X	X	X
59	Fernandes et al. (2004)	24	NA	0.55	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	75101.034	Equal	Extractred	Text	NA	Text	X		X	X	X
60	Fernandes et al. (2004)	20	NA	0.49	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	75101.034	Equal	Extractred	Text	NA	Text	X		X	X	X
61	Fonseca et al. (2009)	4	4	0.69	0.30	0.01	Herpets	NA	Woodland	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X				
62	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.08	0.09	0.40	Herpets	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X				
63	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.37	0.39	0.24	Birds	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	
64	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.05	0.07	0.54	Birds	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	
65	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.12	0.46	3.84	Birds	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	
66	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.57	0.20	0.01	Arthropods	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	X
67	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.45	0.21	0.04	Arthropods	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	X
68	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.12	0.15	0.43	Arthropods	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	X
69	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.05	0.12	1.48	Arthropods	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	X
70	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.18	0.56	2.43	Arthropods	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	X
71	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.40	3.30	13.4 3	Arthropods	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	X
72	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.56	0.19	0.01	Herpets	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X				
73	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.05	0.01	0.02	Mammals	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X				
74	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.12	0.05	0.04	Arthropods	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	
75	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.27	0.14	0.06	Arthropods	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	
76	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.54	0.76	0.26	Arthropods	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	
77	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.40	0.16	0.03	Mammals	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X				

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in <i>n</i> values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
78	Fonseca et al. (2009)	4	4	0.13	0.13	0.30	Mammals	NA	Woodland	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X				
79	Fonseca et al. (2009)	4	4	0.04	0.05	0.47	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	X
80	Fonseca et al. (2009)	4	4	-	-	0.81	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	X
81	Fonseca et al. (2009)	4	4	0.52	2.40	3.13	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	1600.77392	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	X
82	Fuller et al. (2008)	5	5	-	-	3.66	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	3049.7114	Different	Calculated	Tables 1 & 3	Tables 1 & 3	Text	X		X	X	
83	Gonçalves-Alvim & Fernandes (2001)	12	12	0.77	0.20	0.00	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	1000	Equal	Extracted	Text	Fig. 2	Text	X	X	X	X	X
84	Gonçalves-Alvim & Fernandes (2001)	12	12	0.41	0.22	0.02	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	1000	Equal	Extracted	Text	Fig. 2	Text	X	X	X	X	X
85	Gonçalves-Alvim & Fernandes (2001)	12	12	0.59	0.50	0.04	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	1000	Equal	Extracted	Text	Fig. 2	Text	X	X	X	X	X
86	Greenberg et al. (1997)	5	5	0.77	7.95	1.88	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	60000	Different	Calculated	Table 3	Table 3	Text	X		X	X	
87	Greenberg et al. (1997)	5	5	0.66	1.13	0.20	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	60000	Different	Calculated	Table 3	Table 3	Text	X		X	X	
88	Grill et al. (2005)	16	16	0.69	0.31	0.01	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	160000	Equal	Extracted	Fig. 7	Fig. 7	Fig. 1	X		X	X	X
89	Grill et al. (2005)	16	16	-	-	0.39	Arthropods	Secondary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	160000	Equal	Extracted	Fig. 7	Fig. 7	Fig. 1	X		X	X	X
90	Haddad et al. (2001)	285	237	0.45	0.73	0.01	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	5.7798	Equal	Extracted	Fig. 3	Fig. 3	Text	X	X	X	X	X
91	Haddad et al. (2001)	285	182	0.24	0.13	0.00	Arthropods	Detritivores	Grassland	$\alpha$	5.7798	Equal	Extracted	Fig. 3	Fig. 3	Text	X	X	X	X	X
92	Haddad et al. (2001)	285	197	0.24	0.14	0.00	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	5.7798	Equal	Extracted	Fig. 3	Fig. 3	Text	X	X	X	X	X
93	Haddad et al. (2001)	285	206	0.45	0.38	0.00	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	5.7798	Equal	Extracted	Fig. 3	Fig. 3	Text	X	X	X	X	X
94	Haddad et al. (2009)	168	NA	0.66	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	5.7798	Equal	Extracted	Fig. 1	NA	Text	X	X	X	X	X
95	Haddad et al. (2009)	168	91	0.52	0.50	0.02	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	5.7798	Equal	Extracted	Fig. 1	Fig. 1	Text	X	X	X	X	X

Annexes

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in <i>n</i> values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
96	Hansson (1999)	28	28	0.34	0.19	0.02	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	250000	Equal	Extracted	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	
97	Hawkins & Pausas (2004)	318	NA	0.28	NA	NA	Mammals	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	3190000	Equal	Extracted	Table 1	NA	Text	X		X		
98	Hawkins & Pausas (2004)	318	NA	0.34	NA	NA	Mammals	Secondary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	3190000	Equal	Extracted	Table 1	NA	Text	X		X		
99	Hawkins & Porter (2003)	93	93	0.42	0.03	0.00	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	42400000	Equal	Extracted	Fig. 2	Fig. 2	Text	X		X	X	X
100	Heithaus (1974)	44	44	0.76	2.03	0.06	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	NA	Equal	Extracted	Fig. 4	Fig. 4	NA			X	X	X
101	Heithaus (1974)	12	12	0.43	1.13	0.45	Arthropods	Pollinators	Grassland	$\alpha$	NA	Equal	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	NA		X	X	X	X
102	Heithaus (1974)	12	12	0.07	0.17	0.56	Arthropods	Pollinators	Woodland	$\alpha$	NA	Equal	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	NA		X	X	X	X
103	Heithaus (1974)	12	12	0.31	0.43	0.14	Arthropods	Pollinators	Woodland	$\alpha$	NA	Equal	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	NA		X	X	X	X
104	Heithaus (1974)	8	8	0.09	0.17	0.21	Arthropods	Pollinators	Woodland	$\alpha$	NA	Equal	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	NA		X	X	X	X
105	Isacch et al. (2005)	28	28	0.66	0.54	0.01	Birds	NA	Grassland	$\alpha$	175000	Different	Calculated	Fig. 3	Fig. 3	Text	X	X	X	X	
106	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.46	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
107	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.62	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
108	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.60	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
109	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.76	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
110	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.13	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
111	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.36	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
112	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.87	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
113	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.21	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
114	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.30	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
115	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.53	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
116	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	-	NA	NA	Arthropods	Secondary	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extracted	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in $n$ values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
6	(2004)			0.16				consumers													
11	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	-	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extractred	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
11	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.87	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extractred	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
11	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.21	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extractred	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
12	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	-	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extractred	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
12	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.67	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extractred	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
12	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	-	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extractred	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
12	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.60	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extractred	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
12	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.13	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extractred	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
12	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	0.24	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extractred	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
12	Jäkel & Roth (2004)	5	NA	-	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	10000	Equal	Extractred	Table 4	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
12	Joern (2005)	42	42	0.47	1.33	0.15	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	3500	Equal	Extractred	Fig. 4	Fig. 4	Text	X	X	X	X	X
12	Kati et al. (2004)	36	NA	-	NA	NA	Herpetes	NA	Multiple habitat	$\gamma$	43000	Equal	Extractred	Table 3	NA	Text	X		X		
12	Kati et al. (2004)	36	NA	0.02	NA	NA	Herpetes	NA	Multiple habitat	$\gamma$	43000	Equal	Extractred	Table 3	NA	Text	X		X		
13	Kati et al. (2004)	36	NA	0.76	NA	NA	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	43000	Equal	Extractred	Table 3	NA	Text	X		X	X	
13	Kati et al. (2004)	36	NA	0.08	NA	NA	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	43000	Equal	Extractred	Table 3	NA	Text	X		X	X	
13	Kati et al. (2004)	36	NA	0.22	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	43000	Equal	Extractred	Table 3	NA	Text	X		X	X	X
13	Kati et al. (2004)	36	NA	0.26	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	43000	Equal	Extractred	Table 3	NA	Text	X		X	X	X
13	Kissling et al. (2008)	160	NA	0.85	NA	NA	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	49280000	Equal	Extractred	Appendix	NA	Text	X		X	X	
13	Kissling et al. (2008)	160	NA	0.82	NA	NA	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	49280000	Equal	Extractred	Appendix	NA	Text	X		X	X	
13	Kissling et al. (2008)	160	NA	0.78	NA	NA	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	49280000	Equal	Extractred	Appendix	NA	Text	X		X	X	

Annexes

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in <i>n</i> values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
137	Kissling et al. (2008)	160	NA	0.79	NA	NA	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	49280000	Equal	Extractred	Appendix	NA	Text	X		X	X	
138	Kitahara & Watanabe (2003)	5	5	0.32	0.49	0.43	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	362.94	Equal	Calculated	Table 2 & Appendix	Table 2 & Appendix	Text	X		X	X	X
139	Kitahara & Watanabe (2003)	5	5	0.49	1.33	0.99	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	362.94	Equal	Calculated	Table 2 & Appendix	Table 2 & Appendix	Text	X		X	X	X
140	Kitahara & Watanabe (2003)	5	5	0.76	0.79	0.02	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	362.94	Equal	Calculated	Table 2 & Appendix	Table 2 & Appendix	Text	X		X	X	X
141	Kitahara & Watanabe (2003)	5	5	0.25	0.52	0.83	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	362.94	Equal	Calculated	Table 2 & Appendix	Table 2 & Appendix	Text	X		X	X	X
142	Kitahara et al. (2008)	6	6	0.10	0.19	0.57	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	151.2	Equal	Calculated	Table 2	Table 2	Text	X		X	X	X
143	Kitahara et al. (2008)	6	6	0.18	0.56	1.53	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	151.2	Equal	Calculated	Table 2	Table 2	Text	X		X	X	X
144	Kitahara et al. (2008)	6	6	0.78	0.81	0.02	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	151.2	Equal	Calculated	Table 2	Table 2	Text	X		X	X	X
145	Kitahara et al. (2008)	6	6	0.57	1.11	0.36	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	151.2	Equal	Calculated	Table 2	Table 2	Text	X		X	X	X
146	Kivinen et al. (2006)	57	4	0.45	0.15	0.01	Arthropods	Pollinators	Grassland	$\alpha$	24000000	Equal	Extractred	Text	Table 3	Fig. 1	X	X	X	X	X
147	Kivinen et al. (2006)	124	5	0.63	0.20	0.00	Arthropods	Pollinators	Grassland	$\alpha$	24000000	Equal	Extractred	Text	Table 3	Fig. 1	X	X	X	X	X
148	Kivinen et al. (2006)	124	5	0.37	0.09	0.00	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	24000000	Equal	Extractred	Text	Table 3	Fig. 1	X	X	X	X	X
149	Knop et. (2006)	84	NA	0.08	NA	NA	Arthropods	Pollinators	Grassland	$\alpha$	300000.15	Equal	Extractred	Text	NA	Text	X	X	X	X	X
150	Knop et. (2006)	84	NA	0.46	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	300000.15	Equal	Extractred	Text	NA	Text	X	X	X	X	X
151	Knops et al. (1999)	163	150	0.51	1.24	0.03	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	5.8	Equal	Extractred	Fig. 3	Fig. 3	Text	X	X	X	X	X
152	Knops et al. (1999)	163	153	0.40	0.71	0.02	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	5.8	Equal	Extractred	Fig. 3	Fig. 3	Text	X	X	X	X	X
153	Koh et al. (2002)	17	17	0.32	0.00	0.00	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	135000	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Fig. 1	X		X	X	X

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in $n$ values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
154	Koh et al. (2002)	17	17	0.55	0.01	0.00	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	135000	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Fig. 1	X		X	X	
155	Koh et al. (2002)	17	17	0.49	0.02	0.00	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	135000	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Fig. 1	X		X	X	
156	Kruess & Tschardtke (2002)	4	4	0.15	0.75	6.42	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	NA	Different	Calculated	Fig. 1	Fig. 1	NA		X	X	X	X
157	Kruess & Tschardtke (2002)	4	4	0.47	1.21	1.16	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	NA	Different	Calculated	Fig. 1	Fig. 1	NA		X	X	X	X
158	Kruess & Tschardtke (2002)	4	4	0.51	0.78	0.36	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	NA	Different	Calculated	Fig. 1	Fig. 1	NA		X	X	X	X
159	Kruess & Tschardtke (2002)	4	4	0.40	1.07	1.45	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	NA	Different	Calculated	Fig. 1	Fig. 1	NA		X	X	X	X
160	Kruess & Tschardtke (2002)	4	4	0.21	0.24	0.32	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	NA	Different	Calculated	Fig. 1	Fig. 1	NA		X	X	X	X
161	Kruess & Tschardtke (2002)	4	4	0.36	2.72	12.15	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	NA	Different	Calculated	Fig. 1	Fig. 1	NA		X	X	X	X
162	Kunte et al. (1999)	4	NA	0.69	NA	NA	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	2400000	Equal	Extractred	Table 5	NA	Text	X		X	X	X
163	Kunte et al. (1999)	4	NA	0.95	NA	NA	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	2400000	Equal	Extractred	Table 5	NA	Text	X		X	X	
164	Lachat et al. (2006)	9	9	0.37	1.43	1.38	Arthropods	NA	Woodland	$\alpha$	16200	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	
165	Lachat et al. (2006)	9	9	0.07	0.11	0.26	Arthropods	NA	Woodland	$\alpha$	16200	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	
166	Maccherini et al. (2009)	4	4	0.45	0.41	0.15	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	17	Different	Calculated	Fig. 1	Fig. 1	Text	X		X	X	X
167	Malcolm & Ray (2000)	7	7	0.63	0.17	0.00	Mammals	NA	Woodland	$\alpha$	NA	Different	Calculated	Table 2	Table 2	NA					
168	Marini et al. (2009)	44	37	0.70	0.46	0.01	Arthropods	Pollinators	Grassland	$\alpha$	620000	Different	Calculated	Fig. 1	Fig. 1	Text	X	X	X	X	X
169	Marini et al. (2009)	44	NA	0.54	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	620000	Different	Calculated	Fig. 1	NA	Text	X	X	X	X	X
170	Matlock & Edwards (2006)	15	15	0.15	0.16	0.07	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	1601.1	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Table 1	X	X	X	X	

Annexes

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in <i>n</i> values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
17 1	McShea & Rappole (2000)	8	NA	0.22	NA	NA	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	196349.5408	Equal	Extracted	Table 5	NA	Text	X	X	X	X	
17 2	Moir et al. (2005)	4	4	0.74	1.36	0.03	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	NA	Different	Calculated	Fig.s 1 & 3	Fig.s 1 & 3	NA			X	X	
17 3	Murdoch et al. (1972) †	20	NA	0.40	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	100	Equal	Extracted	Table 3	NA	Text	X	X	X	X	X
17 4	Murdoch et al. (1972) †	16	NA	0.11	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	100	Equal	Extracted	Table 3	NA	Text	X	X	X	X	X
17 5	Murdoch et al. (1972) †	20	NA	0.08	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	100	Equal	Extracted	Table 3	NA	Text	X	X	X	X	X
17 6	Murray et al. (2006)	6	6	0.34	0.32	0.26	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	90000	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	X
17 7	Murray et al. (2006)	6	6	0.60	1.36	0.86	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	90000	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	X
17 8	Negi & Gadgil (2002)	13	NA	-	NA	NA	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	438530.6978	Equal	Extracted	Table 1	NA	Fig. 1	X		X	X	
17 9	Nemec & Bragg (2008)	6	6	0.52	0.01	0.00	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	5500	Equal	Calculated	Tables 2 & 3	Tables 2 & 3	Text	X	X	X	X	X
18 0	Nemec & Bragg (2008)	6	6	0.26	0.03	0.00	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	5500	Equal	Calculated	Tables 2 & 3	Tables 2 & 3	Text	X	X	X	X	X
18 1	Nemec & Bragg (2008)	6	6	0.05	0.00	0.00	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	5500	Equal	Calculated	Tables 2 & 3	Tables 2 & 3	Text	X	X	X	X	X
18 2	Nemec & Bragg (2008)	6	6	0.18	0.00	0.00	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	5500	Equal	Calculated	Tables 2 & 3	Tables 2 & 3	Text	X	X	X	X	X
18 3	Nemec & Bragg (2008)	6	6	-	0.09	0.00	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	5500	Equal	Calculated	Tables 2 & 3	Tables 2 & 3	Text	X	X	X	X	X
18 4	Noordijk et al. (2010) †	15	15	0.66	0.23	0.00	Arthropods	NA	Grassland	$\alpha$	35032.9951	Equal	Calculated	Appendix	Appendix	Text	X	X	X	X	
18 5	Noordijk et al. (2010) †	15	15	0.58	0.55	0.03	Arthropods	NA	Grassland	$\alpha$	35032.9951	Equal	Calculated	Appendix	Appendix	Text	X	X	X	X	
18 6	Noordijk et al. (2010) †	15	15	0.09	0.03	0.01	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	35032.9951	Equal	Calculated	Appendix	Appendix	Text	X	X	X	X	X
18 7	Noordijk et al. (2010) †	15	15	0.82	0.64	0.01	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	35032.9951	Equal	Calculated	Appendix	Appendix	Text	X	X	X	X	X
18 8	Ohsawa & Nagaïke (2006)	11	NA	0.13	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	8000	Equal	Extracted	Table 3	NA	Text	X	X	X	X	X
18 9	Ohsawa & Nagaïke (2006)	11	NA	0.74	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	8000	Equal	Extracted	Table 3	NA	Text	X	X	X	X	X
19 0	Ohsawa (2005)	44	NA	0.65	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	8000	Equal	Extracted	Table 6	NA	Text	X	X	X	X	X
19 1	Ohsawa (2008)	26	NA	0.12	NA	NA	Arthropods	Detritivores	Woodland	$\alpha$	8000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X



Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in $n$ values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
1																					
19 2	Ohsawa (2008)	26	NA	0.67	NA	NA	Arthropods	Detritivores	Woodland	$\alpha$	8000	Equal	Extractred	Table 2	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
19 3	Ohsawa (2008)	26	NA	0.36	NA	NA	Arthropods	Detritivores	Woodland	$\alpha$	8000	Equal	Extractred	Table 2	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
19 4	Ohsawa (2008)	26	NA	0.50	NA	NA	Arthropods	Detritivores	Woodland	$\alpha$	8000	Equal	Extractred	Table 2	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
19 5	Ohsawa (2008)	26	NA	0.42	NA	NA	Arthropods	Detritivores	Woodland	$\alpha$	8000	Equal	Extractred	Table 2	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
19 6	Ohsawa (2008)	26	NA	0.09	NA	NA	Arthropods	Detritivores	Woodland	$\alpha$	8000	Equal	Extractred	Table 2	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
19 7	Pautasso & Powell (2009)	35	35	0.24	0.02	0.00	Arthropods	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	550000000	Equal	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X		X	X	X
19 8	Perner & Malt (2003)	7	7	0.11	0.66	6.17	Arthropods	NA	Grassland	$\alpha$	16500	Equal	Calculated	Table 2	Table 2	Table 1	X	X	X	X	
19 9	Perner & Malt (2003)	7	7	0.39	0.38	0.12	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	16500	Equal	Calculated	Table 2	Table 2	Table 1	X	X	X	X	X
20 0	Perner et al. (2003)	9	9	0.27	0.15	0.03	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	28.27433388	Different	Calculated	Fig. 6	Fig. 6	Text	X	X	X	X	X
20 1	Perner et al. (2003)	14	14	0.16	0.03	0.00	Arthropods	Detritivores	Grassland	$\alpha$	28.27433388	Different	Calculated	Fig. 6	Fig. 6	Text	X	X	X	X	X
20 2	Perner et al. (2003)	8	8	0.80	0.56	0.01	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	28.27433388	Different	Calculated	Fig. 6	Fig. 6	Text	X	X	X	X	X
20 3	Perner et al. (2003)	14	14	0.65	0.65	0.04	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	28.27433388	Different	Calculated	Fig. 6	Fig. 6	Text	X	X	X	X	X
20 4	Perner et al. (2003)	9	9	0.56	0.31	0.02	Arthropods	Detritivores	Grassland	$\alpha$	28.27433388	Different	Calculated	Fig. 6	Fig. 6	Text	X	X	X	X	X
20 5	Perner et al. (2003)	14	14	0.27	0.11	0.01	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	28.27433388	Different	Calculated	Fig. 6	Fig. 6	Text	X	X	X	X	X
20 6	Perner et al. (2003)	9	9	0.72	0.37	0.01	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	28.27433388	Different	Calculated	Fig. 6	Fig. 6	Text	X	X	X	X	X
20 7	Perner et al. (2003)	9	9	0.39	0.05	0.00	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	28.27433388	Different	Calculated	Fig. 6	Fig. 6	Text	X	X	X	X	X
20 8	Perner et al. (2003)	8	8	0.73	0.20	0.00	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	28.27433388	Different	Calculated	Fig. 6	Fig. 6	Text	X	X	X	X	X
20 9	Perner et al. (2003)	14	14	0.55	0.29	0.01	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	28.27433388	Different	Calculated	Fig. 6	Fig. 6	Text	X	X	X	X	X
21 0	Perner et al. (2003)	14	14	0.46	0.29	0.02	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	28.27433388	Different	Calculated	Fig. 6	Fig. 6	Text	X	X	X	X	X
21 1	Petermann et al. (2010)	47	47	0.03	0.02	0.01	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	9	Equal	Calculated	Fig. 3	Fig. 3	Text	X	X	X	X	X

Annexes

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in <i>n</i> values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
21 2	Petermann et al. (2010)	47	47	0.43	0.17	0.00	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	9	Equal	Calculated	Fig. 3	Fig. 3	Text	X	X	X	X	X
21 3	Petermann et al. (2010)	47	47	0.23	0.13	0.01	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	9	Equal	Calculated	Fig. 3	Fig. 3	Text	X	X	X	X	X
21 4	Pihlgren et al. (2010)	8	8	0.13	0.05	0.02	Arthropods	NA	Grassland	$\alpha$	49813.687	Different	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X	X	X	X	
21 5	Potts et al. (2003)	21	NA	0.72	NA	NA	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	15000	Equal	Extracted	Text	NA	Text	X		X	X	X
21 6	Potts et al. (2004)	7	7	0.77	0.32	0.00	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	15000	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X		X	X	X
21 7	Proches & Cowling (2006)	64	NA	0.43	NA	NA	Arthropods	Detritivores	Multiple habitat	$\gamma$	10000000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Fig. 1	X		X	X	
21 8	Proches & Cowling (2006)	64	NA	0.41	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	10000000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Fig. 1	X		X	X	X
21 9	Proches & Cowling (2006)	64	NA	0.30	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	10000000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Fig. 1	X		X	X	X
22 0	Proches et al. (2009)	62	62	0.29	0.38	0.02	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	26300000	Different	Calculated	Fig. 1	Fig. 1	Text	X		X	X	
22 1	Provencher et al. (2003)	5	5	0.59	0.07	0.00	Herpets	NA	Woodland	$\alpha$	187555	Different	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X				
22 2	Provencher et al. (2003) †	5	5	0.41	0.38	0.10	Arthropods	NA	Woodland	$\alpha$	187555	Different	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X	X	X	X	
22 3	Provencher et al. (2003) †	5	5	0.54	0.13	0.01	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	187555	Different	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X	X	X	X	
22 4	Qian (2007)	28	NA	0.91	NA	NA	Herpets	NA	Multiple habitat	$\gamma$	900000000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X		
22 5	Qian (2007)	28	NA	0.82	NA	NA	Mammals	NA	Multiple habitat	$\gamma$	900000000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X		
22 6	Qian (2007)	28	NA	0.84	NA	NA	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	900000000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X	X	
22 7	Qian (2007)	28	NA	0.74	NA	NA	Herpets	NA	Multiple habitat	$\gamma$	900000000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X		
22 8	Qian et al. (2009)	118	NA	0.62	NA	NA	Mammals	NA	Multiple habitat	$\gamma$	410000000	Equal	Extracted	Appendix	NA	Text	X		X		
22 9	Qian et al. (2009)	118	NA	0.86	NA	NA	Mammals	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	410000000	Equal	Extracted	Appendix	NA	Text	X		X		
23 0	Qian et al. (2009)	118	NA	0.87	NA	NA	Mammals	Secondary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	410000000	Equal	Extracted	Appendix	NA	Text	X		X		

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in $n$ values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
23 1	Rompré et al. (2007)	32	32	0.53	1.11	0.10	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	292500	Equal	Calculated	Table 2	Table 2	Text	X		X	X	
23 2	Sääksjärvi et al. (2006)	15	15	0.24	0.17	0.03	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	57600	Equal	Extracted	Text	Fig. 3	Text	X	X	X	X	X
23 3	Saetersdal et al. (2003)	59	NA	0.37	NA	NA	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	140	Equal	Extracted	Table 5	NA	Text	X		X	X	
23 4	Saetersdal et al. (2003)	59	NA	0.42	NA	NA	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	140	Equal	Extracted	Table 5	NA	Text	X		X	X	
23 5	Saetersdal et al. (2003)	59	NA	0.44	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	140	Equal	Extracted	Table 5	NA	Text	X		X	X	X
23 6	Saetersdal et al. (2003)	59	NA	0.54	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	140	Equal	Extracted	Table 5	NA	Text	X		X	X	X
23 7	Saetersdal et al. (2003)	59	NA	0.40	NA	NA	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	140	Equal	Extracted	Table 5	NA	Text	X		X	X	
23 8	Saetersdal et al. (2003)	59	NA	0.46	NA	NA	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	140	Equal	Extracted	Table 5	NA	Text	X		X	X	
23 9	Santi et al. (2010)	12	NA	0.64	NA	NA	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	300	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X	X	X
24 0	Santi et al. (2010)	12	NA	0.09	NA	NA	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	300	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X	X	X
24 1	Santi et al. (2010)	12	NA	0.73	NA	NA	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	300	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X	X	
24 2	Santi et al. (2010)	12	NA	0.28	NA	NA	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	300	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X	X	
24 3	Scherber et al. (2010)	39	39	0.52	0.28	0.01	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	9	Different	Calculated	Appendix	Appendix	Text	X	X	X	X	X
24 4	Scherber et al. (2010)	48	48	0.74	0.87	0.01	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	9	Different	Calculated	Appendix	Appendix	Text	X	X	X	X	X
24 5	Scherber et al. (2010)	40	40	0.17	0.04	0.00	Arthropods	NA	Grassland	$\alpha$	9	Different	Calculated	Appendix	Appendix	Text	X	X	X	X	
24 6	Scherber et al. (2010)	35	35	0.64	0.24	0.00	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	9	Different	Calculated	Appendix	Appendix	Text	X	X	X	X	X
24 7	Scherber et al. (2010)	38	38	0.27	0.05	0.00	Arthropods	Detritivores	Grassland	$\alpha$	9	Different	Calculated	Appendix	Appendix	Text	X	X	X	X	X
24 8	Scherber et al. (2010)	29	29	0.38	0.10	0.00	Arthropods	Pollinators	Grassland	$\alpha$	9	Different	Calculated	Appendix	Appendix	Text	X	X	X	X	X
24 9	Schwab et al. (2002)	18	NA	0.53	NA	NA	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	243	Equal	Extracted	Table 3	NA	Text	X	X	X	X	X
25 0	Schwab et al. (2002)	18	NA	0.59	NA	NA	Arthropods	NA	Grassland	$\alpha$	243	Equal	Extracted	Table 3	NA	Text	X	X	X	X	
25 1	Siemann et al.	6	6	0.04	0.00	0.00	Arthropods	Detritivores	Grassland	$\alpha$	5.8	Different	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X	X	X	X	X

Annexes

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in <i>n</i> values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
1	(1998)																				
25	Siemann et al. (1998)	6	6	0.71	0.14	0.00	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	5.8	Different	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X	X	X	X	X
25	Siemann et al. (1998)	6	6	0.32	0.01	0.00	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	5.8	Different	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X	X	X	X	X
25	Siemann et al. (1998)	6	6	0.31	0.01	0.00	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	5.8	Different	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X	X	X	X	X
25	Siemann et al. (1999)	17	17	0.94	1.23	0.00	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	5.7798	Different	Calculated	Fig. 2 & 3	Fig.s 2 & 3	Text	X	X	X	X	X
25	Siemann et al. (1999)	17	17	0.78	0.17	0.00	Arthropods	Detritivores	Grassland	$\alpha$	5.7798	Different	Calculated	Fig. 2 & 3	Fig.s 2 & 3	Text	X	X	X	X	X
25	Siemann et al. (1999)	18	18	0.90	0.25	0.00	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	5.7798	Equal	Calculated	Fig. 2 & 3	Fig.s 2 & 3	Text	X	X	X	X	X
25	Siemann et al. (1999)	17	17	0.44	0.11	0.00	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	5.7798	Different	Calculated	Fig. 2 & 3	Fig.s 2 & 3	Text	X	X	X	X	X
25	Similä et al. (2006)	4	4	0.67	0.02	0.00	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	80000	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Fig. 1	X	X	X	X	
26	Similä et al. (2006)	4	4	0.02	0.02	0.16	Arthropods	NA	Woodland	$\alpha$	80000	Different	Calculated	Table 1	Table 1	Fig. 1	X	X	X	X	
26	Simonson et al. (2001)	24	24	0.69	0.21	0.00	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	754	Equal	Extracted	Fig. 3	Fig. 3	Text	X		X	X	X
26	Skowno & Bond (2003)	4	4	0.44	1.20	1.38	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	96000	Different	Calculated	Tables 1 & 2	Tables 1 & 2	Text	X		X	X	
26	Skowno & Bond (2003)	4	4	0.46	0.95	0.74	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	96000	Different	Calculated	Tables 1 & 2	Tables 1 & 2	Text	X		X	X	
26	Smith et al. (2008)	5	5	0.25	0.19	0.10	Arthropods	Pollinators	Woodland	$\alpha$	3240000	Different	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	Fig. 1	X	X	X	X	X
26	Smith et al. (2008)	5	5	0.53	0.86	0.31	Arthropods	Pollinators	Woodland	$\alpha$	3240000	Different	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	Fig. 1	X	X	X	X	X
26	Smith et al. (2008)	4	4	0.24	1.21	0.05	Arthropods	Pollinators	Woodland	$\alpha$	3240000	Different	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	Fig. 1	X	X	X	X	X
26	Smith et al. (2008)	4	4	0.66	1.76	0.45	Arthropods	Pollinators	Woodland	$\alpha$	3240000	Different	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	Fig. 1	X	X	X	X	X
26	Smith et al. (2008)	5	5	0.46	0.19	0.02	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	3240000	Different	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	Fig. 1	X	X	X	X	X
26	Smith et al. (2008)	5	5	0.24	0.22	0.17	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	3240000	Different	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	Fig. 1	X	X	X	X	X
27	Smith et al. (2008)	5	5	0.76	0.97	0.04	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	3240000	Different	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	Fig. 1	X	X	X	X	X
27	Smith et al. (2008)	5	5	0.48	0.74	0.33	Arthropods	Secondary consumers	Woodland	$\alpha$	3240000	Different	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	Fig. 1	X	X	X	X	X

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in $n$ values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
27 2	Smith et al. (2008)	5	5	0.27	0.22	0.12	Birds		Woodland	$\alpha$	3240000	Different	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	Fig. 1	X	X	X	X	
27 3	Smith et al. (2008)	5	5	0.12	0.07	0.07	Birds		Woodland	$\alpha$	3240000	Different	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	Fig. 1	X	X	X	X	
27 4	Smith et al. (2008)	5	5	0.10	0.04	0.03	Birds		Woodland	$\alpha$	3240000	Different	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	Fig. 1	X	X	X	X	
27 5	Smith et al. (2008)	5	5	0.27	0.13	0.04	Birds		Woodland	$\alpha$	3240000	Different	Calculated	Fig. 4	Fig. 4	Fig. 1	X	X	X	X	
27 6	Steck & Pautasso (2008)	42	42	0.83	0.02	0.00	Arthropods	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	577300000	Equal	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X		X	X	X
27 7	Steffan-Dewenter & Tscharntke (1997)	28	7	0.89	0.40	0.01	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	NA	Equal	Extracted	Fig. 1	Fig. 1	NA			X	X	X
27 8	Sullivan & Sullivan (2006)	7	7	0.58	0.07	0.00	Mammals	NA	Multiple habitat	$\gamma$	NA	Equal	Calculated	Tables 1 & 2	Tables 1 & 2	NA			X		
27 9	Sullivan & Sullivan (2006)	7	7	0.26	0.05	0.00	Mammals	NA	Multiple habitat	$\gamma$	NA	Equal	Calculated	Tables 1 & 2	Tables 1 & 2	NA			X		
28 0	Sullivan & Sullivan (2006)	7	7	0.55	0.34	0.03	Mammals	NA	Multiple habitat	$\gamma$	NA	Equal	Calculated	Tables 1 & 2	Tables 1 & 2	NA			X		
28 1	Sullivan et al. (2001) †	5	5	0.55	0.90	0.26	Mammals	NA	Woodland	$\alpha$	2000000	Different	Calculated	Fig.s 7 & 9	Fig.s 7 & 9	Text	X				
28 2	Sullivan et al. (2001) †	5	5	0.25	0.05	0.64	Mammals	NA	Woodland	$\alpha$	2000000	Different	Calculated	Fig.s 7 & 9	Fig.s 7 & 9	Text	X				
28 3	Sullivan et al. (2008) †	5	5	0.08	0.17	0.38	Mammals	NA	Woodland	$\alpha$	NA	Different	Calculated	Fig.s 7 & 9	Fig.s 7 & 9	Text					
28 4	Sullivan et al. (2008) †	5	5	0.35	0.46	0.25	Mammals	NA	Woodland	$\alpha$	NA	Different	Calculated	Fig.s 7 & 9	Fig.s 7 & 9	Text					
28 5	Sullivan et al. (2008) †	5	5	0.20	0.31	0.24	Mammals	NA	Woodland	$\alpha$	NA	Different	Calculated	Fig.s 7 & 9	Fig.s 7 & 9	Text					
28 6	Taboada et al. (2010)	40	8	0.46	0.98	0.11	Arthropods	NA	Woodland	$\alpha$	47111.1466	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	
28 7	Torrusio et al. (2002)	27	5	0.23	0.01	0.02	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	360000	Different	Calculated	Tables 1 & 3	Tables 1 & 3	Text	X	X	X	X	X
28 8	Twedt et al. (1999)	4	4	0.74	0.97	0.01	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	26000	Different	Calculated	Tables 1 & 3	Tables 1 & 3	Text	X	X	X	X	
28 9	Usher & Keiller (1998)	18	18	0.59	0.28	0.01	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	1963.4954	Equal	Extracted	Table 2	Fig. 3	Text	X	X	X	X	X
29 0	Usher & Keiller (1998)	18	NA	0.24	NA	NA	Arthropods	Primary consumers	Woodland	$\alpha$	1963.4954	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X	X	X	X	X

Annexes

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in <i>n</i> values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
29 1	van Weerd & Udo de Haes (2010)	4	4	0.37	0.02	0.00	Mammals	NA	Woodland	$\alpha$	472500	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X				
29 2	van Weerd & Udo de Haes (2010)	4	4	0.49	0.13	0.01	Birds	NA	Woodland	$\alpha$	472500	Equal	Calculated	Table 1	Table 1	Text	X	X	X	X	
29 3	Vessby et al. (2002)	31	NA	0.20	NA	NA	Arthropods	Pollinators	Grassland	$\alpha$	502654.8246	Equal	Extracted	Table 3	NA	Text	X	X	X	X	X
29 4	Vessby et al. (2002)	20	NA	0.36	NA	NA	Arthropods	Pollinators	Grassland	$\alpha$	502654.8246	Equal	Extracted	Table 3	NA	Text	X	X	X	X	X
29 5	Vessby et al. (2002)	28	NA	0.10	NA	NA	Arthropods	Detritivores	Grassland	$\alpha$	502654.8246	Equal	Extracted	Table 3	NA	Text	X	X	X	X	X
29 6	Vessby et al. (2002)	24	NA	0.08	NA	NA	Arthropods	NA	Grassland	$\alpha$	502654.8246	Equal	Extracted	Table 3	NA	Text	X	X	X	X	
29 7	Vessby et al. (2002)	31	NA	0.53	NA	NA	Birds	NA	Grassland	$\alpha$	502654.8246	Equal	Extracted	Table 3	NA	Text	X	X	X	X	
29 8	Watts & Gibbs (2002)	4	4	0.02	0.03	0.68	Arthropods	NA	Multiple habitat	$\gamma$	100	Equal	Calculated	Appendix	Appendix	Text	X		X	X	
29 9	Weibull et al. (2003)	16	16	0.31	0.05	0.00	Arthropods	Pollinators	Grassland	$\alpha$	1440000	Equal	Extracted	Table 2	Table 1	Fig. 1	X	X	X	X	X
30 0	Weibull et al. (2003)	16	16	0.44	0.21	0.01	Arthropods	NA	Grassland	$\alpha$	1440000	Equal	Extracted	Table 2	Table 1	Fig. 1	X	X	X	X	
30 1	Woodcok et al. (2009)	64	64	0.35	2.89	0.93	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	44730.3402	Different	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X	X	X	X	X
30 2	Woodcok et al. (2009)	68	68	0.28	1.70	0.49	Arthropods	Secondary consumers	Grassland	$\alpha$	44730.3402	Different	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X	X	X	X	X
30 3	Woodcok et al. (2009)	73	73	0.29	1.73	0.46	Arthropods	Primary consumers	Grassland	$\alpha$	44730.3402	Different	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X	X	X	X	X
30 4	Woodcok et al. (2009)	72	72	0.02	0.10	0.30	Arthropods	NA	Grassland	$\alpha$	44730.3402	Different	Calculated	Fig. 2	Fig. 2	Text	X	X	X	X	
30 5	Wright & Samways (1998)	21	21	0.83	0.57	0.01	Arthropods	Primary consumers	Multiple habitat	$\gamma$	7800000	Equal	Extracted	Fig. 5	Fig. 5	Fig. 3	X		X	X	X
30 6	Yaacobi et al. (2007)	10	NA	0.67	NA	NA	Arthropods	Detritivores	Grassland	$\alpha$	950	Equal	Extracted	Table 1	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
30 7	Yaacobi et al. (2007)	15	NA	0.62	NA	NA	Arthropods	Detritivores	Grassland	$\alpha$	950	Equal	Extracted	Table 1	NA	Fig. 1	X	X	X	X	X
30 8	Yamamoto et al. (2007)	51	8	0.40	0.08	0.01	Arthropods	Pollinators	Multiple habitat	$\gamma$	800	Equal	Extracted	Text	Appendix	Fig. 1	X		X	X	X
30 9	Zhao et al. (2006)	186	NA	0.51	NA	NA	Mammals	NA	Multiple habitat	$\gamma$	87600000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X		

Case	Reference	nr	nb	r	b	V(b)	Taxon	Trophic level	Habitat	Diversity metrics	Extent (ha)	Difference in <i>n</i> values	Type of r	Source for r	Source for b	Source for extent	1- Spatial extent	2- Habitat	3- Taxon	4- Diversity metric	5- Trophic level
310	Zhao et al. (2006)	186	NA	0.20	NA	NA	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	87600000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X	X	
311	Zhao et al. (2006)	186	NA	0.60	NA	NA	Herpetes	NA	Multiple habitat	$\gamma$	87600000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X		
312	Zhao et al. (2006)	186	NA	0.52	NA	NA	Herpetes	NA	Multiple habitat	$\gamma$	87600000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X		
313	Zhao et al. (2006)	186	NA	0.36	NA	NA	Mammals	NA	Multiple habitat	$\gamma$	87600000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X		
314	Zhao et al. (2006)	186	NA	0.13	NA	NA	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	87600000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X	X	
315	Zhao et al. (2006)	186	NA	0.33	NA	NA	Herpetes	NA	Multiple habitat	$\gamma$	87600000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X		
316	Zhao et al. (2006)	186	NA	0.23	NA	NA	Herpetes	NA	Multiple habitat	$\gamma$	87600000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X		
317	Zhao et al. (2006)	186	NA	0.61	NA	NA	Mammals	NA	Multiple habitat	$\gamma$	87600000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X		
318	Zhao et al. (2006)	186	NA	0.32	NA	NA	Birds	NA	Multiple habitat	$\gamma$	87600000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X	X	
319	Zhao et al. (2006)	186	NA	0.65	NA	NA	Herpetes	NA	Multiple habitat	$\gamma$	87600000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X		
320	Zhao et al. (2006)	186	NA	0.56	NA	NA	Herpetes	NA	Multiple habitat	$\gamma$	87600000	Equal	Extracted	Table 2	NA	Text	X		X		

*nr*: sample size used to calculate variance of effect size, for correlations

*nb*: sample size used to calculate variance of effect size, for slopes

*r*: correlation coefficient

*b*: regression slope

*V(b)*: variance of *b*

NA Not Available data.

*Difference in n*: indicates whether the sample size used in the meta-analysis was *different* or *equal* to the number of replicates reported by authors. *n* values were sometimes “Different” when *r* and *b* had to be re-calculated from tables or digitized from figures.

*Type of r*: *r* values directly *extracted* from original publications or *re-calculated* from tables or figures

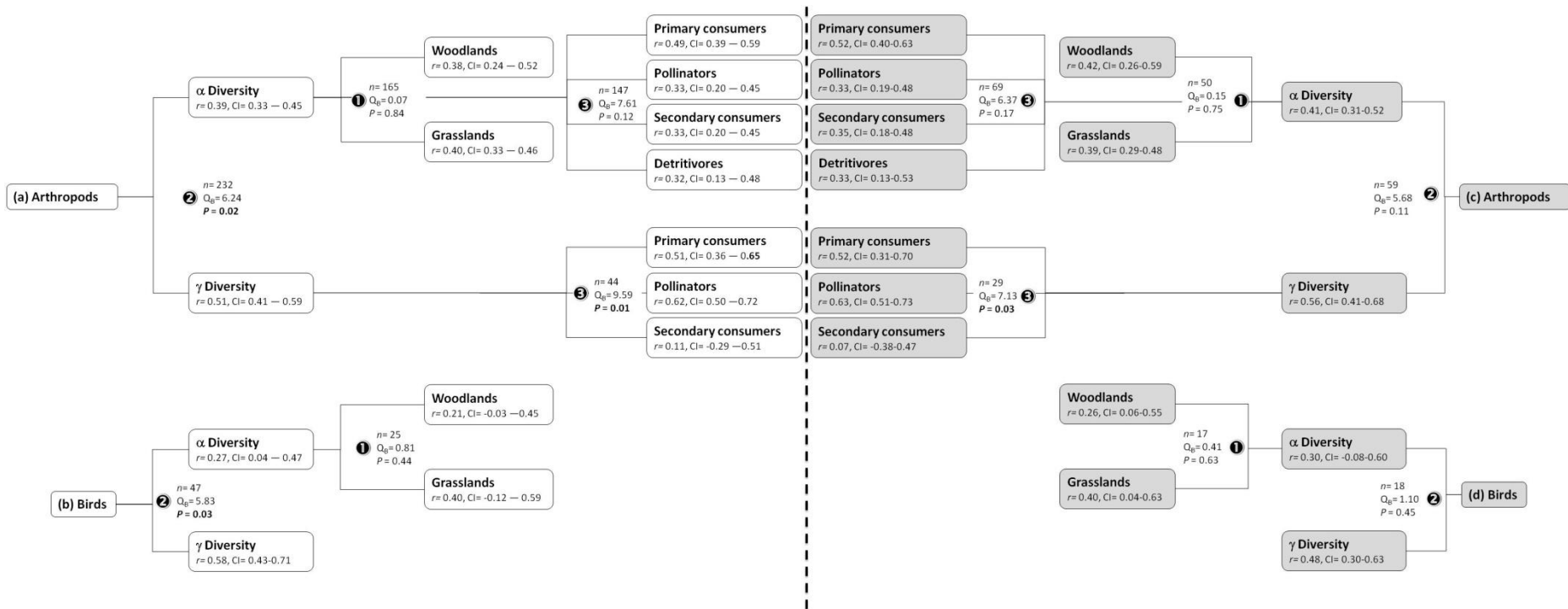
Source of *r*, *b*, *extent*: Text, figures, tables or appendices used to extract *r*, *b* or *spatial extent* values

In the last five columns, the marks indicate the case studies used for a specific meta-analysis. *E.g.* Case 1 was used in the test of the spatial extent, the habitat, the taxon and the diversity metric effects but not in the test of the trophic level effect on plant-animals correlations.

## Appendix 2:

Summary of the effects of habitat (1), diversity metric (2) and trophic level (3) on plant-animal species richness correlations are given for arthropods (a,c) and birds (b, d) for either the whole dataset (a, b) or data averaged at the publication level (c, d). On the right part of the figure (c, d), multiple case studies from the same publication were averaged at the habitat (1), diversity metric (2) and trophic level (3) grain. n: number of case studies; QB: Between group heterogeneity; P: p-value,  $r \pm CI$ : mean correlation coefficient  $\pm$  95% bootstrap confidence interval.

Comparison of the outputs of analyses performed either on the full dataset or on data averaged at the publication level shows the same patterns. Results are consistent in terms of both mean correlation values and significance.





### Appendix 3 : List of references used in the meta-analysis

1. Abrahamczyk, S., and M. Kessler. 2010. Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *Journal of Ornithology* 151:615-625.
2. Asteraki, E. J., B. J. Hart, T. C. Ings, and W. J. Manley. 2004. Factors influencing the plant and invertebrate diversity of arable field margins. *Agriculture Ecosystems & Environment* 102:219-231.
3. Bartomeus, I., M. Vilà, and I. Steffan-Dewenter. 2010. Combined effects of *Impatiens glandulifera* invasion and landscape structure on native plant pollination. *Journal of Ecology* 98:440-450.
4. Baur, B., C. Cremene, G. Groza, L. Rakozy, A. Schileyko, A. Baur, P. Stoll, and A. Erhardt. 2006. Effects of abandonment of subalpine hay meadows on plant and invertebrate diversity in Transylvania, Romania. *Biological Conservation* 132:261-273.
5. Beck, J., C. H. Schulze, K. E. Linsenmair, and K. Fiedler. 2002. From forest to farmland: diversity of geometrid moths along two habitat gradients on Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 18:33-51.
6. Brändle, M., U. Amarell, H. Auge, S. Klotz, and R. Brandl. 2001. Plant and insect diversity along a pollution gradient: understanding species richness across trophic levels. *Biodiversity and Conservation* 10:1497-1511.
7. Brehm, G., R. K. Colwell, and J. Kluge. 2007. The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography* 16:205-219.
8. Brose, U. 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135:407-413.
9. Brown, J. W., and P. A. Opler. 1990. Patterns of Butterfly Species Density in Peninsular Florida. *Journal of Biogeography* 17:615-622.
10. Chambers, B. Q., and M. J. Samways. 1998. Grasshopper response to a 40-year experimental burning and mowing regime, with recommendations for invertebrate conservation management. *Biodiversity and Conservation* 7:985-1012.
11. Chettri, N. 2010. Cross-taxon congruence in a trekking corridor of Sikkim Himalayas: Surrogate analysis for conservation planning. *Journal for Nature Conservation* 18:75-88.
12. Chettri, N., D. C. Deb, E. Sharma, and R. Jackson. 2005. The relationship between bird communities and habitat - A study along a trekking corridor in the Sikkim Himalaya. *Mountain Research and Development* 25:235-243.
13. Cuevas-Reyes, P., M. Quesada, P. Hanson, R. Dirzo, and K. Oyama. 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology* 92:707-716.
14. Danell, K., P. Lundberg, and P. Niemelä. 1996. Species Richness in Mammalian Herbivores: Patterns in the Boreal Zone. *Ecography* 19:404-409.
15. Daniels, R. J. R., N. V. Joshi, and M. Gadgil. 1992. On the Relationship between Bird and Woody Plant-Species Diversity in the Uttara Kannada District of South-India. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 89:5311-5315.
16. Debinski, D. M., M. E. Jakubauskas, and K. Kindscher. 2000. Montane meadows as indicators of environmental change. *Environmental Monitoring and Assessment* 64:213-225.
17. Decher, J., and L. K. Bahian. 1999. Diversity and structure of terrestrial small mammal communities in different vegetation types on the Accra Plains of Ghana. *Journal of Zoology* 247:395-408.
18. Deconchat, M., and G. Balent. 2001. Vegetation and bird community dynamics in fragmented coppice forests. *Forestry* 74:105-118.

19. Ding, T. S., H. C. Liao, and H. W. Yuan. 2008. Breeding bird community composition in different successional vegetation in the montane coniferous forests zone of Taiwan. *Forest Ecology and Management* 255:2038-2048.
20. Duelli, P., and M. K. Obrist. 1998. In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodiversity and Conservation* 7:297-309.
21. Ebeling, A., A. M. Klein, J. Schumacher, W. W. Weisser, and T. Tschardt. 2008. How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? *Oikos* 117:1808-1815.
22. Fernandes, G. W., F. M. C. Castro, M. L. Faria, E. S. A. Marques, and M. K. B. Greco. 2004. Effects of hydrothermal stress, plant richness, and architecture on mining insect diversity. *Biotropica* 36:240-247.
23. Fonseca, C. R., G. Ganade, R. Baldissera, C. G. Becker, C. R. Boelter, A. D. Brescovit, L. M. Campos, T. Fleck, V. S. Fonseca, S. M. Hartz, F. Joner, M. I. Kaffer, A. M. Leal-Zanchet, M. P. Marcelli, A. S. Mesquita, C. A. Mondin, C. P. Paz, M. V. Petry, F. N. Piovensan, J. Putzke, A. Stranz, M. Vergara, and E. M. Vieira. 2009. Towards an ecologically-sustainable forestry in the Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142:1209-1219.
24. Fuller, R., T. H. Oliver, and S. Leather. 2008. Forest management effects on carabid beetle communities in coniferous and broadleaved forests: implications for conservation. *Insect Conservation and Diversity* 1:242-252.
25. Goncalves-Alvim, S. J., and G. W. Fernandes. 2001. Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in four neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation* 10:79-98.
26. Greenberg, R., P. Bichier, A. C. Angon, and R. Reitsma. 1997. Bird populations in shade and sun coffee plantations in central Guatemala. *Conservation Biology* 11:448-459.
27. Grill, A., B. Knoflach, D. Cleary, and V. Kati. 2005. Butterfly, spider, and plant communities in different land-use types in Sardinia, Italy. *Biodiversity and Conservation* 14:1281-1300.
28. Haddad, N. M., G. M. Crutsinger, K. Gross, J. Haarstad, J. M. H. Knops, and D. Tilman. 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters* 12:1029-1039.
29. Haddad, N. M., D. Tilman, J. Haarstad, M. Ritchie, and J. M. H. Knops. 2001. Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: A field experiment. *American Naturalist* 158:17-35.
30. Hansson, L. 1997. Environmental determinants of plant and bird diversity in ancient oak-hazel woodland in Sweden. *Forest Ecology and Management* 91:137-143.
31. Hawkins, B. A., and J. G. Pausas. 2004. Does plant richness influence animal richness? the mammals of Catalonia (NE Spain). *Diversity and Distributions* 10:247-252.
32. Hawkins, B. A., and E. E. Porter. 2003. Does Herbivore Diversity Depend on Plant Diversity? The Case of California Butterflies. *The American Naturalist* 161:40-49.
33. Heithaus, E. R. 1974. The Role of Plant-Pollinator Interactions in Determining Community Structure. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61:675-691.
34. Isacch, J. P., N. O. Maceira, M. S. Bo, M. R. Demaria, and S. Peluc. 2005. Bird-habitat relationship in semi-arid natural grasslands and exotic pastures in the west pampas of Argentina. *Journal of Arid Environments* 62:267-283.
35. Jäkel, A., and M. Roth. 2004. Conversion of single-layered Scots pine monocultures into close-to-nature mixed hardwood forests: effects on parasitoid wasps as pest antagonists. *European Journal of Forest Research* 123:203-212.
36. Joern, A. 2005. Disturbance by fire frequency and bison grazing modulate grasshopper assemblages in tallgrass prairie. *Ecology* 86:861-873.
37. Kati, V., P. Devillers, M. Dufrene, A. Legakis, D. Vokou, and P. Lebrun. 2004. Testing the value of six taxonomic groups as biodiversity indicators at a local scale. *Conservation Biology* 18:667-675.
38. Kissling, W. D., R. Field, and K. Bohning-Gaese. 2008. Spatial patterns of woody plant and bird diversity: functional relationships or environmental effects? *Global Ecology and Biogeography* 17:327-339.

39. Kitahara, M., and M. Watanabe. 2003. Diversity and rarity hotspots and conservation of butterfly communities in and around the Aokigahara woodland of Mount Fuji, central Japan. *Ecological Research* 18:503-522.
40. Kitahara, M., M. Yumoto, and T. Kobayashi. 2008. Relationship of butterfly diversity with nectar plant species richness in and around the Aokigahara primary woodland of Mount Fuji, central Japan. *Biodiversity and Conservation* 17:2713-2734.
41. Kivinen, S., M. Luoto, M. Kuussaari, and J. Helenius. 2006. Multi-species richness of boreal agricultural landscapes: effects of climate, biotope, soil and geographical location. *Journal of Biogeography* 33:862-875.
42. Knop, E., D. Kleijn, F. Herzog, and B. Schmid. 2006. Effectiveness of the Swiss agri-environment scheme in promoting biodiversity. *Journal of Applied Ecology* 43:120-127.
43. Knops, J. M. H., D. Tilman, N. M. Haddad, S. Naeem, C. E. Mitchell, J. Haarstad, M. E. Ritchie, K. M. Howe, P. B. Reich, E. Siemann, and J. Groth. 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* 2:286-293.
44. Koh, L. P., N. S. Sodhi, H. T. W. Tan, and K. S. H. Peh. 2002. Factors affecting the distribution of vascular plants, springtails, butterflies and birds on small tropical islands. *Journal of Biogeography* 29:93-108.
45. Kruess, A., and T. Tschardt. 2002. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biological Conservation* 106:293-302.
46. Kunte, K., A. Joglekar, G. Utkarsh, and P. Padmanabhan. 1999. Patterns of butterfly, bird and tree diversity in the Western Ghats. *Current Science* 77:577-586.
47. Lachat, T., S. Attignon, J. Djego, G. Goergen, P. Nagel, B. Sinsin, and R. Peveling. 2006. Arthropod diversity in Lama forest reserve (South Benin), a mosaic of natural, degraded and plantation forests. *Biodiversity and Conservation* 15:3-23.
48. Maccherini, S., G. Bacaro, L. Favilli, S. Piazzini, E. Santi, and M. Marignani. 2009. Congruence among vascular plants and butterflies in the evaluation of grassland restoration success. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 35:311-317.
49. Malcolm, J. R., and J. C. Ray. 2000. Influence of Timber Extraction Routes on Central African Small-Mammal Communities, Forest Structure, and Tree Diversity. *Conservation Biology* 14:1623-1638.
50. Marini, L., P. Fontana, A. Battisti, and K. J. Gaston. 2009. Agricultural management, vegetation traits and landscape drive orthopteran and butterfly diversity in a grassland-forest mosaic: a multi-scale approach. *Insect Conservation and Diversity* 2:213-220.
51. Matlock, R. B., and P. J. Edwards. 2006. The influence of habitat variables on Bird Communities in Forest Remnants in Costa Rica. *Biodiversity and Conservation* 15:2987-3016.
52. McShea, W. J., and J. H. Rappole. 2000. Managing the abundance and diversity of breeding bird populations through manipulation of deer populations. *Conservation Biology* 14:1161-1170.
53. Moir, M. L., K. E. C. Brennan, J. M. Koch, J. D. Majer, and M. J. Fletcher. 2005. Restoration of a forest ecosystem: The effects of vegetation and dispersal capabilities on the reassembly of plant-dwelling arthropods. *Forest Ecology and Management* 217:294-306.
54. Murdoch, W. W., F. C. Evans, and C. H. Peterson. 1972. Diversity and Pattern in Plants and Insects. *Ecology* 53:819-829.
55. Murray, T. J., K. J. M. Dickinson, and B. I. P. Barratt. 2006. Associations between weevils (Coleoptera : Curculionidea) and plants, and conservation values in two tussock grasslands, Otago, New Zealand. *Biodiversity and Conservation* 15:123-137.
56. Negi, H. R., and M. Gadgil. 2002. Cross-taxon surrogacy of biodiversity in the Indian Garhwal Himalaya. *Biological Conservation* 105:143-155.
57. Nemeček, K. T., and T. B. Bragg. 2008. Plant-feeding Hemiptera and Orthoptera communities in native and restored mesic tallgrass prairies. *Restoration Ecology* 16:324-335.
58. Noordijk, J., A. Schaffers, T. Heijerman, P. Boer, M. Gleichman, and K. Sýkora. 2010. Effects of vegetation management by mowing on ground-dwelling arthropods. *Ecological Engineering* 36:740-750.

59. Ohsawa, M. 2005. Species richness and composition of Curculionidae (Coleoptera) in a conifer plantation, secondary forest, and old-growth forest in the central mountainous region of Japan. *Ecological Research* 20:632-645.
60. Ohsawa, M. 2008. Different effects of coarse woody material on the species diversity of three saproxylic beetle families (Cerambycidae, Melandryidae, and Curculionidae). *Ecological Research* 23:11-20.
61. Ohsawa, M., and T. Nagaike. 2006. Influence of forest types and effects of forestry activities on species richness and composition of Chrysomelidae in the central mountainous region of Japan. *Biodiversity and Conservation* 15:1179-1191.
62. Pautasso, M., and G. Powell. 2009. Aphid biodiversity is positively correlated with human population in European countries. *Oecologia* 160:839-846.
63. Perner, J., and S. Malt. 2003. Assessment of changing agricultural land use: response of vegetation, ground-dwelling spiders and beetles to the conversion of arable land into grassland. *Agriculture Ecosystems & Environment* 98:169-181.
64. Perner, J., W. Voigt, R. Bahrman, W. Heinrich, R. Marstaller, B. Fabian, K. Gregor, D. Lichter, F. W. Sander, and T. H. Jones. 2003. Responses of arthropods to plant diversity: changes after pollution cessation. *Ecography* 26:788-+.
65. Petermann, J. S., C. B. Muller, A. Weigelt, W. W. Weisser, and B. Schmid. 2010. Effect of plant species loss on aphid-parasitoid communities. *Journal of Animal Ecology* 79:709-720.
66. Pihlgren, A., L. Lenoir, and H. Dahms. 2010. Ant and plant species richness in relation to grazing, fertilisation and topography. *Journal for Nature Conservation* 18:118-125.
67. Potts, S. G., B. Vulliamy, A. Dafni, G. Ne'eman, and P. Willmer. 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84:2628-2642.
68. Potts, S. G., B. Vulliamy, S. Roberts, C. O'Toole, A. Dafni, G. Ne'eman, and P. G. Willmer. 2004. Nectar resource diversity organises flower-visitor community structure. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 113:103-107.
69. Proches, S., and R. M. Cowling. 2006. Insect diversity in Cape fynbos and neighbouring South African vegetation. *Global Ecology and Biogeography* 15:445-451.
70. Proches, S., F. Forest, R. Veldtman, S. L. Chown, R. M. Cowling, S. D. Johnson, D. M. Richardson, and V. Savolainen. 2009. Dissecting the plant-insect diversity relationship in the Cape. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51:94-99.
71. Provencher, L., A. R. Litt, and D. R. Gordon. 2003. Predictors of species richness in northwest Florida longleaf pine sandhills. *Conservation Biology* 17:1660-1671.
72. Qian, H. 2007. Relationships between plant and animal species richness at a regional scale in China. *Conservation Biology* 21:937-944.
73. Qian, H., W. D. Kissling, X. L. Wang, and P. Andrews. 2009. Effects of woody plant species richness on mammal species richness in southern Africa. *Journal of Biogeography* 36:1685-1697.
74. Rompre, G., W. D. Robinson, A. Desrochers, and G. Angehr. 2007. Environmental correlates of avian diversity in lowland Panama rain forests. *Journal of Biogeography* 34:802-815.
75. Sääksjärvi, I. E., K. Ruokolainen, H. Tuomisto, S. Haataja, P. V. A. Fine, G. Cardenas, I. Mesones, and V. Vargas. 2006. Comparing composition and diversity of parasitoid wasps and plants in an Amazonian rain-forest mosaic. *Journal of Tropical Ecology* 22:167-176.
76. Saetersdal, M., I. Gjerde, H. H. Blom, P. G. Ihlen, E. W. Myrseth, R. Pommeresche, J. Skartveit, T. Solhoy, and O. Aas. 2004. Vascular plants as a surrogate species group in complementary site selection for bryophytes, macrolichens, spiders, carabids, staphylinids, snails, and wood living polypore fungi in a northern forest. *Biological Conservation* 115:21-31.
77. Santi, E., S. Maccherini, D. Rocchini, I. Bonini, G. Brunialti, L. Favilli, C. Perini, F. Pezzo, S. Piazzini, E. Rota, E. Salerni, and A. Chiarucci. 2010. Simple to sample: Vascular plants as surrogate group in a nature reserve. *Journal for Nature Conservation* 18:2-11.

78. Scherber, C., N. Eisenhauer, W. W. Weisser, B. Schmid, W. Voigt, M. Fischer, E.-D. Schulze, C. Roscher, A. Weigelt, E. Allan, H. Beszler, M. Bonkowski, N. Buchmann, F. Buscot, L. W. Clement, A. Ebeling, C. Engels, S. Halle, I. Kertscher, A.-M. Klein, R. Koller, S. König, E. Kowalski, V. Kummer, A. Kuu, M. Lange, D. Lauterbach, C. Middelhoff, V. D. Migunova, A. Milcu, R. Müller, S. Partsch, J. S. Petermann, C. Renker, T. Rottstock, A. Sabais, S. Scheu, J. Schumacher, V. M. Temperton, and T. Tscharntke. 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468:553-556.
79. Schwab, A., D. Dubois, P. M. Fried, and P. J. Edwards. 2002. Estimating the biodiversity of hay meadows in north-eastern Switzerland on the basis of vegetation structure. *Agriculture Ecosystems & Environment* 93:197-209.
80. Siemann, E., J. Haarstad, and D. Tilman. 1999. Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography* 22:406-414.
81. Siemann, E., D. Tilman, J. Haarstad, and M. Ritchie. 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist* 152:738-750.
82. Simila, M., J. Kouki, M. Monkkonen, A. L. Sippola, and E. Huhta. 2006. Co-variation and indicators, of species diversity: Can richness of forest-dwelling species be predicted in northern boreal forests? *Ecological Indicators* 6:686-700.
83. Simonson, S., P. Opler, T. Stohlgren, and G. Chong. 2001. Rapid assessment of butterfly diversity in a montane landscape. *Biodiversity and Conservation* 10:1369-1386.
84. Skowno, A. L., and W. J. Bond. 2003. Bird community composition in an actively managed savanna reserve, importance of vegetation structure and vegetation composition. *Biodiversity and Conservation* 12:2279-2294.
85. Smith, G., T. Gittings, M. Wilson, L. French, A. Oxbrough, S. O'Donoghue, J. O'Halloran, D. Kelly, F. Mitchell, T. Kelly, S. Iremonger, A.-M. McKee, and P. Giller. 2008. Identifying practical indicators of biodiversity for stand-level management of plantation forests. *Biodiversity and Conservation* 17:991-1015.
86. Steck, C. E., and M. Pautasso. 2008. Human population, grasshopper and plant species richness in European countries. *Acta Oecologica* 34:303-310.
87. Steffan-Dewenter, I., and T. Tscharntke. 1997. Early succession of butterfly and plant communities on set-aside fields. *Oecologia* 109:294-302.
88. Sullivan, T. P., and D. S. Sullivan. 2006. Plant and small mammal diversity in orchard versus non-crop habitats. *Agriculture Ecosystems & Environment* 116:235-243.
89. Sullivan, T. P., D. S. Sullivan, and P. M. F. Lindgren. 2001. Stand structure and small mammals in young lodgepole pine forest: 10-year results after thinning. *Ecological Applications* 11:1151-1173.
90. Sullivan, T. P., D. S. Sullivan, and P. M. F. Lindgren. 2008. Influence of variable retention harvests on forest ecosystems: Plant and mammal responses up to 8 years post-harvest. *Forest Ecology and Management* 254:239-254.
91. Taboada, A., R. Tájrrrega, L. Calvo, E. Marcos, J. Marcos, and J. Salgado. 2010. Plant and carabid beetle species diversity in relation to forest type and structural heterogeneity. *European Journal of Forest Research* 129:31-45.
92. Torrusio, S., M. a. M. Cigliano, and M. a. L. De Wysiecki. 2002. Grasshopper (Orthoptera: Acridoidea) and plant community relationships in the Argentine pampas. *Journal of Biogeography* 29:221-229.
93. Twedt, D. J., R. R. Wilson, J. L. Henne-Kerr, and R. B. Hamilton. 1999. Impact of forest type and management strategy on avian densities in the Mississippi Alluvial Valley, USA. *Forest Ecology and Management* 123:261-274.
94. Usher, M. B., and S. W. J. Keiller. 1998. The macrolepidoptera of farm woodlands: determinants of diversity and community structure. *Biodiversity and Conservation* 7:725-748.
95. van Weerd, M., and H. A. U. de Haes. 2010. Cross-taxon congruence in tree, bird and bat species distributions at a moderate spatial scale across four tropical forest types in the Philippines. *Biodiversity and Conservation* 19:3393-3411.

96. Vessby, K., B. Soderstrom, A. Glimskar, and B. Svensson. 2002. Species-richness correlations of six different taxa in Swedish seminatural grasslands. *Conservation Biology* 16:430-439.
97. Watts, C. H., and G. W. Gibbs. 2002. Revegetation and its Effect on the Ground-Dwelling Beetle Fauna of Matiu-Somes Island, New Zealand. *Restoration Ecology* 10:96-106.
98. Weibull, A. C., O. Östman, and A. Granqvist. 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation* 12:1335-1355.
99. Woodcock, B. A., S. G. Potts, T. Tscheulin, E. Pilgrim, A. J. Ramsey, J. Harrison-Cripps, V. K. Brown, and J. R. Tallwin. 2009. Responses of invertebrate trophic level, feeding guild and body size to the management of improved grassland field margins. *Journal of Applied Ecology* 46:920-929.
100. Wright, M. G., and M. J. Samways. 1998. Insect species richness tracking plant species richness in a diverse flora: gall-insects in the Cape Floristic Region, South Africa. *Oecologia* 115:427-433.
101. Yaacobi, G., Y. Ziv, and M. Rosenzweig. 2007. Effects of interactive scale-dependent variables on beetle diversity patterns in a semi-arid agricultural landscape. *Landscape Ecology* 22:687-703.
102. Yamamoto, N., J. Yokoyama, and M. Kawata. 2007. Relative resource abundance explains butterfly biodiversity in island communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:10524-10529.
103. Zhao, S. Q., J. Y. Fang, C. H. Peng, and Z. Y. Tang. 2006. Relationships between species richness of vascular plants and terrestrial vertebrates in China: analyses based on data of nature reserves. *Diversity and Distributions* 12:189-194.

## Appendix 4

Tait values used to compute the FDis index

Species	Leaf life-span (month)	SLA (mm <sup>2</sup> /mg)	N Content	P Content	Maximal plant height (m)	Leaf surface (cm <sup>2</sup> )	P <sub>50</sub> (MPa)
<i>Betula pendula</i>	4.79	17.90	14.54	1.65	15	51.16	-2.31
<i>Pinus pinaster</i>	36.00	2.40	9.42	0.65	35	18.10	-3.73
<i>Quercus ilex</i>	22.91	5.86	14.51	0.79	25	19.09	-5.8
<i>Quercus pyrenaica</i>	5.39	8.13	22.80	1.58	20	47.14	-2.85
<i>Quercus robur</i>	6.00	14.84	24.12	1.19	45	36.69	-2.83

## Appendix 5

**Summary of genetic data describing the genetic structure of the population used to constructed experimental plots.**

		<b>MT1</b>	<b>MT2</b>	<b>MT3</b>	<b>MT4</b>	<b>Total</b>
<b>Missing genotypes<sup>1</sup></b>		8	15	7	17	30
<b>Mismatch<sup>2</sup></b>		7	3	2	5	12
<b>Number of descent successfully genotyped (out of 270)</b>		255	252	261	248	768
<b>Observed heterozygoty</b>		0.659	0.683	0.725	0.693	0.690
<b>% loci correctly genotyped</b>		0.998	0.993	0.999	0.996	0.997
<b>Number of alleles per locus</b>	<b>PIE223</b>	9	9	9	10	10
	<b>PIE227</b>	6	4	6	8	8
	<b>PIE215</b>	7	7	7	7	7
	<b>PIE258</b>	13	13	17	17	19
	<b>PIE267</b>	13	9	11	12	13
	<b>PIE271</b>	7	8	9	8	10
	<b>PIE239</b>	10	8	5	8	11
	<b>PIE102</b>	7	8	7	9	10
	<b>PIE242</b>	12	11	12	10	13
	<b>PIE243</b>	6	5	5	6	6
<b>PIE152</b>	11	10	13	13	14	

<sup>1</sup> Dead or unamplified individuals

<sup>2</sup> Mismatch between the genotype of the sapling and its mother's one. Individuals with a mismatch were not included in the analyses.





---

## 7. Références bibliographiques

---

## A

- Agrawal, A. A. 2003. Community genetics: New insights into community ecology by integrating population genetics. *Ecology* **84**:543-544.
- Agrawal, A. A. 2004. Resistance and susceptibility of milkweed: Competition, root herbivory, and plant genetic variation. *Ecology* **85**:2118-2133.
- Agrawal, A. A., and M. Fishbein. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* **87**:132-149.
- Agrawal, A. A., J. A. Lau, and P. A. Hambäck. 2006. Community heterogeneity and the evolution of interactions between plants and insect herbivores. *The Quarterly Review of Biology* **81**:349-376.
- Aguilar, J. M., and W. J. Boecklen. 1992. Patterns of Herbivory in the *Quercus-Grisea X Quercus-Gambelii* Species Complex. *Oikos* **64**:498-504.
- Ali, J. G., and A. A. Agrawal. 2012. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science* *In press*.
- Allan, E., and M. J. Crawley. 2011. Contrasting effects of insect and molluscan herbivores on plant diversity in a long-term field experiment. *Ecology Letters* **14**:1246-1253.
- Allen, B., M. Kon, and Y. Bar-Yam. 2009. A new phylogenetic diversity measure generalizing the Shannon index and its application to phyllostomid bats. *American Naturalist* **174**:236-243.
- Andersson, M. N., M. C. Larsson, and F. Schlyter. 2009. Specificity and redundancy in the olfactory system of the bark beetle *Ips typographus*: Single-cell responses to ecologically relevant odors. *Journal of Insect Physiology* **55**:556-567.
- Andow, D. A. 1991. Vegetational Diversity and Arthropod Population Response. *Annual Review of Entomology* **36**:561-586.
- Anttonen, S., R. Piispanen, J. Ovaska, P. Mutikainen, P. Saranpaa, and E. Vapaavuori. 2002. Effects of defoliation on growth, biomass allocation, and wood properties of *Betula pendula* clones grown at different nutrient levels. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **32**:498-508.
- Arnqvist, G., and D. Wooster. 1995. Metaanalysis - Synthesizing Research Findings in Ecology and Evolution. *Trends in Ecology & Evolution* **10**:236-240.
- Atsatt, P. R., and D. J. Odowd. 1976. Plant Defense Guilds. *Science* **193**:24-29.
- Axmacher, J. C., G. Brehm, A. Hemp, H. Tunte, H. V. M. Lyaruu, K. Muller-Hohenstein, and K. Fiedler. 2009. Determinants of diversity in afro-tropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factors? *Journal of Biogeography* **36**.
- Báldi, A. 2003. Using higher taxa as surrogates of species richness: a study based on 3700 Coleoptera, Diptera, and Acari species in Central-Hungarian reserves. *Basic and Applied Ecology* **4**:589-593.
- Balvanera, P., A. B. Pfisterer, N. Buchmann, J. S. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli, and B. Schmid. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* **9**:1146-1156.
- Bangert, R. K., G. J. Allan, R. J. Turek, G. M. Wimp, N. Meneses, G. D. Martinsen, P. Keim, and T. G. Whitham. 2006. From genes to geography: a genetic similarity rule for arthropod community structure at

- multiple geographic scales. *Molecular Ecology* **15**:4215-4228.
- Bangert, R. K., E. V. Lonsdorf, G. M. Wimp, S. M. Shuster, D. Fischer, J. A. Schweitzer, G. J. Allan, J. K. Bailey, and T. G. Whitham. 2008. Genetic structure of a foundation species: scaling community phenotypes from the individual to the region. *Heredity* **100**:121-131.
- Bangert, R. K., and T. G. Whitham. 2007. Genetic assembly rules and community phenotypes. *Evolutionary Ecology* **21**:549-560.
- Bañuelos, M.-J., and J. Kollmann. 2011. Effects of host-plant population size and plant sex on a specialist leaf-miner. *Acta Oecologica* **37**:58-64.
- Baraza, E., J. Gomez, J. Hodar, and R. Zamora. 2004. Herbivory has a greater impact in shade than in sun: response of *Quercus pyrenaica* seedlings to multifactorial environmental variation. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* **82**:357-364.
- Baraza, E., R. Zamora, and J. A. Hódar. 2006. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. *Oikos* **113**:148-156.
- Barbaro, L., L. Couzi, V. Bretagnolle, J. Nezan, and F. Vetillard. 2008. Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. *Biodiversity and Conservation* **17**:1073-1087.
- Barber, N. A., and R. J. Marquis. 2011. Light environment and the impacts of foliage quality on herbivorous insect attack and bird predation. *Oecologia* **166**:401-409.
- Barbosa, P., J. Hines, I. Kaplan, H. Martinson, A. Szczepaniec, and Z. Szendrei. 2009. Associational Resistance and Associational Susceptibility: Having Right or Wrong Neighbors. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **40**:1-20.
- Barbour, R. C., J. M. O'Reilly-Wapstra, D. W. De Little, G. J. Jordan, D. A. Steane, J. R. Humphreys, J. K. Bailey, T. G. Whitham, and B. M. Potts. 2009. A geographic mosaic of genetic variation within a foundation tree species and its community-level consequences. *Ecology* **90**:1762-1772.
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. U. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, B. Mersey, and E. A. Ferrer. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? **471**:51-57.
- Barone, J. A. 1998. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *Journal of Animal Ecology* **67**:400-409.
- Barrett, L. G., and M. Heil. 2012. Unifying concepts and mechanisms in the specificity of plant-enemy interactions. *Trends in Plant Science* **in press**.
- Barton, K. E., and J. Koricheva. 2010. The ontogeny of plant defense and herbivory: characterizing general patterns using meta-analysis. *The American Naturalist* **175**:481-493.
- Bates, D., M. Maechler, and B. Bolker. 2011. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes.
- Baur, B., C. Cremene, G. Groza, A. Schileyko, A. Baur, and A. Erhardt. 2007. Intensified grazing affects endemic plant and gastropod diversity in alpine grasslands of the Southern Carpathian mountains (Romania). *Biologia* **62**:438-445.
- Becker, B. J., and M. J. Wu. 2007. The synthesis of regression slopes in meta-analysis. *Statistical Science* **22**:414-429.
- Behmer, S. T., and A. Joern. 2008. Coexisting generalist herbivores occupy unique nutritional feeding niches. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**:1977-1982.

- Belyea, L. R., and J. Lancaster. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* **86**:402-416.
- Bernays, E. A., K. L. Bright, N. Gonzalez, and J. Angel. 1994. Dietary Mixing in a Generalist Herbivore: Tests of Two Hypotheses. *Ecology* **75**:1997-2006.
- Bernays, E. A., and O. P. J. M. Minkenbergh. 1997. Insect herbivores: different reasons for being a generalist. *Ecology* **78**:1157-1169.
- Bertheau, C., E. G. Brockerhoff, G. Roux-Morabito, F. Lieutier, and H. Jactel. 2010. Novel insect-tree associations resulting from accidental and intentional biological 'invasions': a meta-analysis of effects on insect fitness. *Ecology Letters* **13**:506-515.
- Bini, L. M., A. S. G. Coelho, and J. A. F. Dini-Filho. 2001. Is the relationship between population density and body size consistent across independent studies? A meta-analytical approach. *Revista Brasileira de Biologia* **61**:1-6.
- Björklund, N., G. Nordlander, and H. Bylund. 2005. Olfactory and visual stimuli used in orientation to conifer seedlings by the pine weevil, *Hylobius abietis*. *Physiological Entomology* **30**:225-231.
- Björkman, M., P. A. Hambäck, R. J. Hopkins, and B. Rämert. 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.
- Blaum, N., E. Mosner, M. Schwager, and F. Jeltsch. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation* **20**:2333-2345.
- Boege, K., K. E. Barton, and R. Dirzo. 2011. Influence of Tree Ontogeny on Plant-Herbivore Interactions. Pages 193-214 Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function. SPRINGER, Dordrecht.
- Boege, K., and R. J. Marquis. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:441-448.
- Böhm, S. M., K. Wells, and E. K. V. Kalko. 2011. Top-Down Control of Herbivory by Birds and Bats in the Canopy of Temperate Broad-Leaved Oaks *Quercus robur*. *PLoS ONE* **6**:e17857.
- Bommarco, R., and J. E. Banks. 2003. Scale as modifier in vegetation diversity experiments: effects on herbivores and predators. *Oikos* **102**:440-448.
- Booth, R. E., and J. P. Grime. 2003. Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *Journal of Ecology* **91**:721-730.
- Boppe, L. 1889. *Traité de sylviculture*. Berger-Levrault et C<sup>ie</sup>, Paris.
- Borenstein, M., L. V. Hedges, J. P. T. Higgins, and H. R. Rothstein. 2009. *Introduction to Meta-Analysis*. Wiley edition. John Wiley & Sons, Chichester.
- Brockerhoff, E., H. Jactel, J. Parrotta, C. Quine, and J. Sayer. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation* **17**:925-951.
- Brose, U. 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* **135**:407-413.
- Bruce, T. J. A., and J. A. Pickett. 2011. Perception of plant volatile blends by herbivorous insects: Finding the right mix. *Phytochemistry* **72**:1605-1611.
- Bruce, T. J. A., L. J. Wadhams, and C. M. Woodcock. 2005. Insect host location: a volatile situation. *Trends in Plant Science* **10**:269-274.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel*

- inference : a practical information-theoretic approach, New-York.
- Butchart, S. H. M., M. Walpole, B. Collen, A. van Strien, J. P. W. Scharlemann, R. E. A. Almond, J. E. M. Baillie, B. Bomhard, C. Brown, J. Bruno, K. E. Carpenter, G. M. Carr, J. Chanson, A. M. Chenery, J. Csirke, N. C. Davidson, F. Dentener, M. Foster, A. Galli, J. N. Galloway, P. Genovesi, R. D. Gregory, M. Hockings, V. Kapos, J.-F. Lamarque, F. Leverington, J. Loh, M. A. McGeoch, L. McRae, A. Minasyan, M. H. Morcillo, T. E. E. Oldfield, D. Pauly, S. Quader, C. Revenga, J. R. Sauer, B. Skolnik, D. Spear, D. Stanwell-Smith, S. N. Stuart, A. Symes, M. Tierney, T. D. Tyrrell, J.-C. Vié, and R. Watson. 2010. Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science* **328**:1164-1168.
- Cadotte, M. W., B. J. Cardinale, and T. H. Oakley. 2008. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**:17012-17017.
- Cadotte, M. W., K. Carscadden, and N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* **48**:1079-1087.
- Cadotte, M. W., J. Cavender-Bares, D. Tilman, and T. H. Oakley. 2009. Using Phylogenetic, Functional and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity. *PLoS ONE* **4**:e5695 EP -.
- Cadotte, M. W., T. Jonathan Davies, J. Regetz, S. W. Kembel, E. Cleland, and T. H. Oakley. 2010. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters* **13**:96-105.
- Cardinale, B. J., C. T. Harvey, K. Gross, and A. R. Ives. 2003. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters* **6**:857-865.
- Cardinale, B. J., K. L. Matulich, D. U. Hooper, J. E. Byrnes, E. Duffy, L. Gamfeldt, P. Balvanera, M. I. O'Connor, and A. Gonzalez. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* **98**:572-592.
- Cardinale, B. J., D. S. Srivastava, J. E. Duffy, J. P. Wright, A. L. Downing, M. Sankaran, and C. Jouseau. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* **443**:989-992.
- Cardinale, B. J., J. P. Wright, M. W. Cadotte, I. T. Carroll, A. Hector, D. S. Srivastava, M. Loreau, and J. J. Weis. 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.
- Caro, T. M., and G. O'Doherty. 1999. On the Use of Surrogate Species in Conservation Biology. *Conservation Biology* **13**:805-814.
- Castagneyrol, B., and H. Jactel. 2012. Unravelling plant-animals diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology* **In press**.
- Chaplin-Kramer, R., M. E. O'Rourke, E. J. Blitzer, and C. Kremen. 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* **14**:922-932.
- Clavijo McCormick, A., S. B. Unsicker, and J. Gershenson. 2012. The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies. *Trends in Plant Science* **17**:303-310.

- Colin, F., Y. Brunet, i. Vinkler, and J.-F. Dhôte. 2008. Résistance aux vents forts des peuplements forestiers, et notamment des mélanges d'espèces. *Revue Forestière Française* **60**:191-205.
- Connell. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pages 298-312 in J. d. Boer and G. R. Gradwell, editors. *Dynamics of populations*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Cook-Patton, S. C., S. H. McArt, A. L. Parachnowitsch, J. S. Thaler, and A. A. Agrawal. 2011. A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function. *Ecology* **92**:915-923.
- Cordonnier, T., and F. Gosselin. 2009. La gestion forestière adaptative : intégrer l'acquisition de connaissances parmi les objectifs de gestion. *Revue Forestière Française* **60**:131-143.
- Cornelissen, T., G. W. Fernandes, and J. Vasconcellos-Neto. 2008. Size does matter: variation in herbivory between and within plants and the plant vigor hypothesis. *Oikos* **117**:1121-1130.
- Cornelissen, T., and A. Stiling. 2006. Does low nutritional quality act as a plant defence? An experimental test of the slow-growth, high-mortality hypothesis. *Ecological Entomology* **31**:32-40.
- Cornelissen, T., and P. Stiling. 2008. Clumped distribution of oak leaf miners between and within plants. *Basic and Applied Ecology* **9**:67-77.
- Couvet, D., and A. Teyssède-Couvét. 2010. *Ecologie et biodiversité : des populations aux socioécosystèmes*. Belin edition, Paris.
- Crawford, K. M., G. M. Crutsinger, and N. J. Sanders. 2007. Host-plant genotypic diversity mediates the distribution of an ecosystem engineer. *Ecology* **88**:2114-2120.
- Crawley, M. J., and J. E. Hurrall. 2001. Scale Dependence in Plant Biodiversity. *Science* **291**:864-868.
- Crutsinger, G. M., M. D. Collins, J. A. Fordyce, Z. Gompert, C. C. Nice, and N. J. Sanders. 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science* **313**:966-968.
- Crutsinger, G. M., M. D. Collins, J. A. Fordyce, and N. J. Sanders. 2008a. Temporal dynamics in non-additive responses of arthropods to host-plant genotypic diversity. *Oikos* **117**:255-264.
- Crutsinger, G. M., W. N. Reynolds, A. T. Classen, and N. J. Sanders. 2008b. Disparate effects of plant genotypic diversity on foliage and litter arthropod communities. *Oecologia* **158**:65-75.
- Crutsinger, G. M., L. Souza, and N. J. Sanders. 2008c. Intraspecific diversity and dominant genotypes resist plant invasions. *Ecology Letters* **11**:16-23.
- Cuesta, B., P. Villar-Salvador, J. Puértolas, J. M. Rey Benayas, and R. Michalet. 2010. Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. *Journal of Ecology* **98**:687-696.
- Cuevas-Reyes, P., M. Quesada, P. Hanson, R. Dirzo, and K. Oyama. 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology* **92**:707-716.
- Devictor, V., J. Clavel, R. Julliard, S. Lavergne, D. Mouillot, W. Thuiller, P. Venail, S. Villeger, and N. Mouquet. 2010. Defining and measuring ecological specialization.

- Journal of Applied Ecology **47**:15-25.
- Diaz, S., and M. Cabido. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:646-655.
- Ding, T. S., H. C. Liao, and H. W. Yuan. 2008. Breeding bird community composition in different successional vegetation in the montane coniferous forests zone of Taiwan. *Forest Ecology and Management* **255**:2038-2048.
- Duelli, P., and M. K. Obrist. 1998. In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodiversity and Conservation* **7**:297-309.
- Duelli, P., and M. K. Obrist. 2003. Biodiversity indicators: the choice of values and measures. *Agriculture Ecosystems & Environment* **98**:87-98.
- Dulaurent, A.-M., A. J. Porte, I. van Halder, F. Vetillard, P. Menassieu, and H. Jactel. 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.
- Dungey, H. S., B. M. Potts, T. G. Whitham, and H. F. Li. 2000. Plant genetics affects arthropod community richness and composition: Evidence from a synthetic eucalypt hybrid population. *Evolution* **54**:1938-1946.
- Dyer, L. A., D. K. Letourneau, G. V. Chavarria, and D. S. Amoretti. 2010. Herbivores on a dominant understory shrub increase local plant diversity in rain forest communities. *Ecology* **91**:3707-3718.
- Dyer, L. A., M. S. Singer, J. T. Lill, J. O. Stireman, G. L. Gentry, R. J. Marquis, R. E. Ricklefs, H. F. Greeney, D. L. Wagner, H. C. Morais, I. R. Diniz, T. A. Kursar, and P. D. Coley. 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* **448**:696-U699.
- Ebeling, A., A. M. Klein, J. Schumacher, W. W. Weisser, and T. Tscharntke. 2008. How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? *Oikos* **117**:1808-1815.
- Ebeling, A., A.-M. Klein, W. Weisser, and T. Tscharntke. 2012. Multitrophic effects of experimental changes in plant diversity on cavity-nesting bees, wasps, and their parasitoids. *Oecologia* **169**:453-465.
- Edwards, K. F., K. M. Aquilino, R. J. Best, K. L. Sellheim, and J. J. Stachowicz. 2009. Prey diversity is associated with weaker consumer effects in a meta-analysis of benthic marine experiments. *Ecology Letters* **13**:194-201.
- Endara, M.-J., and P. D. Coley. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* **25**:389-398.
- Faith, D. P. 1992. Conservation Evaluation and Phylogenetic Diversity. *Biological Conservation* **61**:1-10.
- FAO. 2006. Global forest resources assessment 2005 - Progress towards sustainable forest management. Rome, Italy.
- FAO. 2007. State of the world's forests 2007. Rome.
- Favreau, J., C. Drew, G. Hess, M. Rubino, F. Koch, and K. Eschelbach. 2006. Recommendations for Assessing the Effectiveness of Surrogate Species Approaches. *Biodiversity and Conservation* **15**:3949-3969.
- 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.
- Finch, S., and R. H. Collier. 2000. Host-plant selection by insects: a theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia*

- Experimentalis et Applicata **96**:91-102.
- Finke, D. L., and R. F. Denno. 2005. Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology Letters* **8**:1299-1306.
- Floater, G. J., and M. P. Zalucki. 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.
- Flynn, D. F. B., N. Mirotchnick, M. Jain, M. I. Palmer, and S. Naeem. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity--ecosystem-function relationships. *Ecology* **92**:1573-1581.
- Forkner, R. E., R. J. Marquis, and J. T. Lill. 2004. Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology* **29**:174-187.
- Fox, J. W. 2005. Interpreting the "selection effect" of biodiversity on ecosystem function. *Ecology Letters* **8**:846-856.
- Frenzel, M., and R. Brandl. 2001. Hosts as habitats: faunal similarity of phytophagous insects between host plants. *Ecological Entomology* **26**:594-601.
- Gamfeldt, L., and B. Kallstrom. 2007. Increasing intraspecific diversity increases predictability in population survival in the face of perturbations. *Oikos* **116**:700-705.
- Gaston, K. J., and T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell.
- Genung, M., G. Crutsinger, J. Bailey, J. Schweitzer, and N. Sanders. 2012a. Aphid and ladybird beetle abundance depend on the interaction of spatial effects and genotypic diversity. Pages 167-174 *Oecologia*. Springer Berlin / Heidelberg.
- Genung, M. A., J. K. Bailey, and J. A. Schweitzer. 2012b. Welcome to the neighbourhood: interspecific genotype by genotype interactions in *Solidago* influence above- and belowground biomass and associated communities. *Ecology Letters* **15**:65-73.
- Giffard, B., E. Corcket, L. Barbaro, and H. Jactel. *in press*. Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats. *Oecologia*:1-10.
- Giffard, B., H. Jactel, E. Corcket, and L. Barbaro. *in prep*. Influence of surrounding vegetation on insect herbivory: a matter of spatial scale and herbivore specialisation. *Basic and Applied Ecology* *Under review*.
- Glendinning, J. I. 2002. How do herbivorous insects cope with noxious secondary plant compounds in their diet? *Entomologia Experimentalis et Applicata* **104**:15-25.
- Glinwood, R., E. Ahmed, E. Qvarfordt, V. Ninkovic, and J. Pettersson. 2009. Airborne interactions between undamaged plants of different cultivars affect insect herbivores and natural enemies. *Arthropod-Plant Interactions* **3**:215-224.
- Gonzalez, M. A., A. Roger, E. A. Courtois, F. Jabot, N. Norden, C. E. T. Paine, C. Baraloto, C. Thebaud, and J. Chave. 2010. Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest. *Journal of Ecology* **98**:137-146.
- Gould, S. J. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Harvard University Press edition.
- Goyer, R. A., G. J. Lenhard, and B. L. Strom. 2004. The influence of silhouette color and orientation on arrival and emergence of *Ips* pine engravers and their predators in loblolly pine. *Forest Ecology and Management* **191**:147-155.



- Graham, M. H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* **84**:2809-2815.
- Griess, V. C., R. Acevedo, F. Härtl, K. Staupendahl, and T. Knoke. 2012. Does mixing tree species enhance stand resistance against natural hazards? A case study for spruce. *Forest Ecology and Management* **267**:284-296.
- Grill, A., B. Knoflach, D. Cleary, and V. Kati. 2005. Butterfly, spider, and plant communities in different land-use types in Sardinia, Italy. *Biodiversity and Conservation* **14**:1281-1300.
- Gripenberg, S., P. J. Mayhew, M. Parnell, and T. Roslin. 2010. A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters* **13**:383-393.
- Guichoux, E., L. Lagache, S. Wagner, P. Léger, and R. J. Petit. 2011. Two highly validated multiplexes (12-plex and 8-plex) for species delimitation and parentage analysis in oaks (*Quercus* spp.). *Molecular Ecology Resources* **11**:578-585.
- Gurevitch, J., P. S. Curtis, and M. H. Jones. 2001. Meta-analysis in ecology. Pages 199-247 *Advances in Ecological Research*, Vol 32. ACADEMIC PRESS LTD, London.
- Gurevitch, J., and L. V. Hedges. 1999. Statistical issues in ecological meta-analyses. *Ecology* **80**:1142-1149.
- Haddad, N. M., G. M. Crutsinger, K. Gross, J. Haarstad, J. M. H. Knops, and D. Tilman. 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters* **12**:1029-1039.
- Haddad, N. M., G. M. Crutsinger, K. Gross, J. Haarstad, and D. Tilman. 2011. Plant diversity and the stability of foodwebs. *Ecology Letters* **14**:42-46.
- Hajjar, R., D. I. Jarvis, and B. Gemmill-Herren. 2008. The utility of crop genetic diversity in maintaining ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **123**:261-270.
- Hakes, A. S., and J. T. Cronin. 2011. Successional changes in plant resistance and tolerance to herbivory. *Ecology* **93**:1059-1070.
- Hambäck, P. A., J. Ågren, and L. Ericson. 2000. Associational resistance: insect damage to purple loosestrife reduced in thickets of sweet gale. *Ecology* **81**:1784-1794.
- Hanley, M. E., M. Fenner, and P. J. Edwards. 1995. The Effect of Seedling Age on the Likelihood of Herbivory by the Slug *Deroceras-Reticulatum*. *Functional Ecology* **9**:754-759.
- Harvey, J. A., W. H. van der Putten, H. Turin, R. Wagenaar, and T. M. Bezemer. 2008. Effects of changes in plant species richness and community traits on carabid assemblages and feeding guilds. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **127**:100-106.
- Havill, N. P., and K. F. Raffa. 2000. Compound effects of induced plant responses on insect herbivores and parasitoids: implications for tritrophic interactions. *Ecological Entomology* **25**:171-179.
- Hawkins, B. A., and J. G. Pausas. 2004. Does plant richness influence animal richness? the mammals of Catalonia (NE Spain). *Diversity and Distributions* **10**:247-252.
- Hawkins, B. A., and E. E. Porter. 2003. Does Herbivore Diversity Depend on Plant Diversity? The Case of California Butterflies. *The American Naturalist* **161**:40-49.
- Hector, A., and R. Bagchi. 2007a. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* **448**:188-191.
- Hector, A., and R. Bagchi. 2007b. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* **448**:188-U186.

- Hector, A., and R. Hooper. 2002. Ecology - Darwin and the first ecological experiment. *Science* **295**:639-640.
- Hector, A., J. Joshi, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, E. M. Spehn, L. Wacker, M. Weilenmann, E. Bazeley-White, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, P. W. Leadley, M. Loreau, C. P. H. Mulder, C. Nesshoover, C. Palmborg, D. J. Read, A. S. D. Siamantziouras, A. C. Terry, and A. Y. Troumbis. 2007. Biodiversity and ecosystem functioning: reconciling the results of experimental and observational studies. *Functional Ecology* **21**:998-1002.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Hogberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Korner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Scherer-Lorenzen, E. D. Schulze, A. S. D. Siamantziouras, E. M. Spehn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi, and J. H. Lawton. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* **286**:1123-1127.
- Heiermann, J., and S. Schütz. 2008. The effect of the tree species ratio of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) on polyphagous and monophagous pest species: *Lymantria monacha* L. and *Calliteara pudibunda* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) as an example. *Forest Ecology and Management* **255**:1161-1166.
- Henery, M. L. 2011. The constraints of selecting for insect resistance in plantation trees. *Agricultural and Forest Entomology* **13**:111-120.
- Herms, D. A., and W. J. Mattson. 1992. The Dilemma of Plants: to Grow or Defend? *Quarterly Review of Biology* **67**:283-335.
- Hess, G. R., R. A. Bartel, A. K. Leidner, K. M. Rosenfeld, M. J. Rubino, S. B. Snider, and T. H. Ricketts. 2006. Effectiveness of biodiversity indicators varies with extent, grain, and region. *Biological Conservation* **132**:448-457.
- Hilton, G. M., J. R. Packham, and A. J. Willis. 1987. Effects of Experimental Defoliation on a Population of Pedunculate Oak (*Quercus-Robur* L.). *New Phytologist* **107**:603-612.
- Hochwender, C. G., and R. S. Fritz. 2004. Plant genetic differences influence herbivore community structure: evidence from a hybrid willow system. *Oecologia* **138**:547-557.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**:3-35.
- Humphrey, J. W., and M. D. Swaine. 1997. Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods .2. Insect defoliation of trees and seedlings. *Journal of Applied Ecology* **34**:585-593.
- Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* **110**:449-460.
- Hyatt, L. A., M. S. Rosenberg, T. G. Howard, G. Bole, W. Fang, J. Anastasia, K. Brown, R. Grella, K. Hinman, J. P. Kurdziel, and J. Gurevitch. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* **103**:590-602.
- Inventaire Forestier National. 2010. La forêt française, les résultats issus des

- campagnes d'inventaire 2005 à 2009 : les résultats pour la région Aquitaine.
- Isbell, F., V. Calcagno, A. Hector, J. Connolly, W. S. Harpole, P. B. Reich, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, D. Tilman, J. van Ruijven, A. Weigelt, B. J. Wilsey, E. S. Zavaleta, and M. Loreau. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *477*:199-202.
- Ito, M., and K. Ozaki. 2005. Response of a gall wasp community to genetic variation in the host plant *Quercus crispula*: a test using half-sib families. *Acta Oecologica* **27**:17-24.
- Jactel, H., G. Birgersson, S. Andersson, and F. Schlyter. 2011. Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia*:1-9.
- Jactel, H., E. Brockerhoff, and P. Duelli. 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. Pages 235-262 *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*.
- Jactel, H., and E. G. Brockerhoff. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* **10**:835-848.
- Jactel, H., M. Goulard, P. Menassieu, and G. Goujon. 2002. Habitat diversity in forest plantations reduces infestations of the pine stem borer *Dioryctria sylvestrella*. *Journal of Applied Ecology* **39**:618-628.
- Jactel, H., P. Menassieu, F. Vetillard, A. Gaulier, J. C. Samalens, and E. G. Brockerhoff. 2006. Tree species diversity reduces the invasibility of maritime pine stands by the bast scale, *Matsucoccus feytaudi* (Homoptera : Margarodidae). *Canadian Journal of Forest Research* **36**:314-323.
- Jactel, H., J. Petit, M.-L. Desprez-Loustau, S. Delzon, D. Piou, A. Battisti, and J. Koricheva. 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology* **18**:267-276.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist* **104**:501.
- Jeffries, J. M., R. J. Marquis, and R. E. Forkner. 2006. Forest age influences oak insect herbivore community structure, richness, and density. *Ecological Applications* **16**:901-912.
- Jetz, W., H. Kreft, G. Ceballos, and J. Mutke. 2009. Global associations between terrestrial producer and vertebrate consumer diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**:269-278.
- Jobin, L. 1981. Observations on the development of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.), on Douglas-fir and western hemlock. *Canadian Forestry Service Research Notes* **1**:29-30.
- Johnson, D. J., W. T. Beaulieu, J. D. Bever, and K. Clay. 2012. Conspecific Negative Density Dependence and Forest Diversity. *Science* **336**:904-907.
- Johnson, M. T. J., and A. A. Agrawal. 2005. Plant genotype and environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecology* **86**:874-885.
- Johnson, M. T. J., R. Dinnage, A. Y. Zhou, and M. D. Hunter. 2008. Environmental variation has stronger effects than plant genotype on competition among plant species. *Journal of Ecology* **96**:947-955.
- Johnson, M. T. J., M. J. Lajeunesse, and A. A. Agrawal. 2006. Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. *Ecology Letters* **9**:24-34.
- Kagata, H., and T. Ohgushi. 2011. Ecosystem consequences of selective feeding of an insect herbivore:

- palatability-decomposability relationship revisited. *Ecological Entomology* **36**:768-775.
- Kaitaniemi, P., S. Neuvonen, and T. Nyysönen. 1999. Effects of cumulative defoliations on growth, reproduction, and insect resistance in mountain birch. *Ecology* **80**:524-532.
- Kaplan, I., and R. F. Denno. 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* **10**:977-994.
- Karban, R., C. Karban, M. Huntzinger, I. Pearse, and G. Crutsinger. 2010. Diet mixing enhances the performance of a generalist caterpillar, *Platypreria virginialis*. *Ecological Entomology* **35**:92-99.
- Keesing, F., L. K. Belden, P. Daszak, A. Dobson, C. D. Harvell, R. D. Holt, P. Hudson, A. Jolles, K. E. Jones, C. E. Mitchell, S. S. Myers, T. Bogich, and R. S. Ostfeld. 2010a. Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature* **468**:647-652.
- Keesing, F., L. K. Belden, P. Daszak, A. Dobson, C. D. Harvell, R. D. Holt, P. Hudson, A. Jolles, K. E. Jones, C. E. Mitchell, S. S. Myers, T. Bogich, and R. S. Ostfeld. 2010b. Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *468:647-652.*
- Keith, A. R., J. K. Bailey, and T. G. Whitham. 2010. A genetic basis to community repeatability and stability. *Ecology* **91**:3398-3406.
- Kleine, S., and C. Muller. 2011. Intraspecific plant chemical diversity and its relation to herbivory. *Oecologia* **166**:175-186.
- Kleinhenz, M., A. Raffin, and H. Jactel. 1998. Genetic parameters and gain expected from direct selection for resistance to *Dioryctria sylvestrella* Ratz. (Lepidoptera: Pyralidae) in *Pinus pinaster* Ait., using a full diallel mating design. *Forest Genetics* **5**:147-154.
- Kloth, K. J., M. P. M. Thoen, H. J. Bouwmeester, M. A. Jongsma, and M. Dicke. 2012. Association mapping of plant resistance to insects. *Trends in Plant Science* **17**:311-319.
- Knops, J. M. H., D. Tilman, N. M. Haddad, S. Naeem, C. E. Mitchell, J. Haarstad, M. E. Ritchie, K. M. Howe, P. B. Reich, E. Siemann, and J. Groth. 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* **2**:286-293.
- Koh, L. P., R. R. Dunn, N. S. Sodhi, R. K. Colwell, H. C. Proctor, and V. S. Smith. 2004. Species Coextinctions and the Biodiversity Crisis. *Science* **305**:1632-1634.
- Koricheva, J., C. P. H. Mulder, B. Schmid, J. Joshi, and K. Huss-Danell. 2000. Numerical responses of different trophic groups of invertebrates to manipulations of plant diversity in grasslands. *Oecologia* **125**:271-282.
- Koricheva, J., H. Vehviläinen, J. Riihimäki, K. Ruohomäki, P. Kaitaniemi, and H. Ranta. 2006. Diversification of tree stands as a means to manage pests and diseases in boreal forests: myth or reality? *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **36**:324-336.
- Kotowska, A. M., J. F. Cahill, Jr., and B. A. Keddie. 2010. Plant genetic diversity yields increased plant productivity and herbivore performance. *Journal of Ecology* **98**:237-245.
- Krauss, J., R. Bommarco, M. Guardiola, R. K. Heikkinen, A. Helm, M. Kuussaari, R. Lindborg, E. Ockinger, M. Partel, J. Pino, J. Poyry, K. M. Raatikainen, A. Sang, C. Stefanescu, T. Teder, M. Zobel, and I. Steffan-Dewenter. 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at

- different trophic levels. *Ecology Letters* **13**:597-605.
- Krell, F. T. 2004. Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies - pitfalls and applicability of 'morphospecies' sorting. *Biodiversity and Conservation* **13**:795-812.
- Kuussaari, M., R. Bommarco, R. K. Heikkinen, A. Helm, J. Krauss, R. Lindborg, E. Öckinger, M. Pärtel, J. Pino, F. Rodà, C. Stefanescu, T. Teder, M. Zobel, and I. Steffan-Dewenter. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* **24**:564-571.
- Laliberte, E., and P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* **91**:299-305.
- Laliberté, E., and P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* **91**:299-305.
- Langellotto, G., and R. Denno. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* **139**:1-10.
- Lankau, R. A. 2007. Specialist and generalist herbivores exert opposing selection on a chemical defense. *New Phytologist* **175**:176-184.
- Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* **28**:23-39.
- Le Corff, J., and R. J. Marquis. 1999. Differences between understorey and canopy in herbivore community composition and leaf quality for two oak species in Missouri. *Ecological Entomology* **24**:46-58.
- Legay, M., T. Cordonnier, and J.-F. Dhôte. 2008. Des forêts mélangées pour composer avec les changements climatiques. *Revue Forestière Française* **60**:181-190.
- Letourneau, D. K., I. Armbrrecht, B. S. Rivera, J. M. Lerma, E. J. Carmona, M. C. Daza, S. Escobar, V. Galindo, C. Gutiérrez, S. D. López, J. L. Mejía, A. M. A. Rangel, J. H. Rangel, L. Rivera, C. A. Saavedra, A. M. Torres, and A. R. Trujillo. 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications* **21**:9-21.
- Lewandowski, A. S., R. F. Noss, and D. R. Parsons. 2010. The Effectiveness of Surrogate Taxa for the Representation of Biodiversity. *Conservation Biology* **24**:1367-1377.
- Lewinsohn, T. M., and T. Roslin. 2008. Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters* **11**:398-416.
- Lill, J. T., and R. J. Marquis. 2003. Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. *Ecology* **84**:682-690.
- Lill, J. T., R. J. Marquis, M. A. Walker, and L. Peterson. 2007. Ecological consequences of shelter sharing by leaf-tying caterpillars. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **124**:45-53.
- Loreau, M., and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* **412**:72-76.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman, and D. A. Wardle. 2001. Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* **294**:804-808.
- Losey, J. E., and M. Vaughan. 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience* **56**:311-323.
- MacArthur, R. H., J. M. Diamond, and J. R. Karr. 1972. Density Compensation in Island Faunas. *Ecology* **53**:330-342.
- Mace, G. M., H. Masundire, J. Baillie, T. H. Ricketts, T. M. Brooks, M.

- Hoffmann, S. Stuart, A. Balmford, A. Purvis, B. Reyers, J. Wang, C. Revenga, E. T. Kennedy, S. Naeem, R. Alkemade, T. Allnutt, M. Bakarr, W. Bond, J. Chanson, N. Cox, G. Fonseca, C. Hilton-Taylor, C. Loucks, A. Rodrigues, W. Sechrest, A. J. Stattersfield, B. van Rensburg, and C. Whiteman. 2005a. Biodiversity. Millennium Ecosystem Assessment: Current State and Trends: Findings of the Condition and Trends Working Group. Ecosystems and Human well-being. Island press.
- Mace, G. M., H. Masundire, J. Baillie, T. H. Ricketts, T. M. Brooks, M. Hoffmann, S. Stuart, A. Balmford, A. Purvis, B. Reyers, J. Wang, C. Revenga, E. T. Kennedy, S. Naeem, R. Alkemade, T. Allnutt, M. Bakarr, W. Bond, J. Chanson, N. Cox, G. Fonseca, C. Hilton-Taylor, C. Loucks, A. Rodrigues, W. Sechrest, A. J. Stattersfield, B. van Rensburg, and C. Whiteman. 2005b. Biodiversity. Pages 77-122 in R. Hassan, R. Scholes, and N. Ash, editors. Ecosystems and human well-being : current state and trends : findings of the Condition and Trends Working Group. Island press, Washington, USA.
- Mace, G. M., K. Norris, and A. H. Fitter. 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution* **27**:19-26.
- Madritch, M. D., and M. D. Hunter. 2002. Phenotypic diversity influences ecosystem functioning in an oak sandhills community. *Ecology* **83**:2084-2090.
- Madritch, M. D., and M. D. Hunter. 2005. Phenotypic variation in oak litter influences short- and long-term nutrient cycling through litter chemistry. *Soil Biology and Biochemistry* **37**:319-327.
- Massey, F. P., K. Massey, M. C. Press, and S. E. Hartley. 2006. Neighbourhood composition determines growth, architecture and herbivory in tropical rain forest tree seedlings. *Journal of Ecology* **94**:646-655.
- Mauffette, Y., M. J. Lechowicz, and L. Jobin. 1984. Host preferences of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.), in southern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **13**:53-60.
- McCann, K. S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* **405**:228-233.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:178-185.
- McGlynn, T. P., M. D. Weiser, and R. R. Dunn. 2010. More individuals but fewer species: testing the 'more individuals hypothesis' in a diverse tropical fauna. *Biology Letters*.
- McNair, C., G. Gries, and R. Gries. 2000. Cherry bark tortrix, *Enarmonia formosana*: Olfactory recognition of and behavioral deterrence by nonhost angio- and gymnosperm volatiles. *Journal of Chemical Ecology* **26**:809-821.
- Mediavilla, S., and A. Escudero. 2003. Mature trees versus seedlings: Differences in leaf traits and gas exchange patterns in three co-occurring Mediterranean oaks. *Annals of Forest Science* **60**:455-460.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and human well-being. Biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.
- Miller, A. M., C. McArthur, and P. J. Smethurst. 2007. Effects of within-patch characteristics on the vulnerability of a plant to herbivory. *Oikos* **116**:41-52.
- Mody, K., and K. E. Linsenmair. 2004. Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not

- necessarily herbivory. *Ecological Entomology* **29**:217-225.
- Mody, K., S. B. Unsicker, and K. E. Linsenmair. 2007. Fitness related diet-mixing by intraspecific host-plant-switching of specialist insect herbivores. *Ecology* **88**:1012-1020.
- Mooney, K. A., D. S. Gruner, N. A. Barber, S. A. Van Bael, S. M. Philpott, and R. Greenberg. 2010. Interactions among predators and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**:7335-7340.
- Mopper, S., P. Stiling, K. Landau, D. Simberloff, and P. Van Zandt. 2000. Spatiotemporal variation in leafminer population structure and adaptation to individual oak trees. *Ecology* **81**:1577-1587.
- Morin, X., L. Fahse, M. Scherer-Lorenzen, and H. Bugmann. 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters* **14**:1211-1219.
- Mouillot, D., S. Villeger, M. Scherer-Lorenzen, and N. W. H. Mason. 2011. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *PLoS ONE* **6**.
- Mulder, C. P. H., J. Koricheva, K. Huss-Danell, P. Hogberg, and J. Joshi. 1999. Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. *Ecology Letters* **2**:237-246.
- Murakami, M., and N. Wada. 1997. Difference in leaf quality between canopy trees and seedlings affects migration and survival of spring-feeding moth larvae. *Canadian Journal of Forest Research* **27**:1351-1356.
- Murakami, M., K. Yoshida, H. Hara, and M. J. Toda. 2005. Spatio-temporal variation in Lepidopteran larval assemblages associated with oak, *Quercus crispula*: the importance of leaf quality. *Ecological Entomology* **30**:521-531.
- Nadrowski, K., C. Wirth, and M. Scherer-Lorenzen. 2010. Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability* **2**:75-79.
- Nakagawa, S., and I. C. Cuthill. 2007. Effect size, confidence interval and statistical significance: a practical guide for biologists. *Biological Reviews* **82**:591-605.
- Ness, J. H., E. J. Rollinson, and K. D. Whitney. 2011. Phylogenetic distance can predict susceptibility to attack by natural enemies. *Oikos* **120**:1327-1334.
- Nichols, J. D., M. Bristow, and J. K. Vanclay. 2006. Mixed-species plantations: Prospects and challenges. *Forest Ecology and Management* **233**:383-390.
- Nixon, A. E., and J. Roland. 2012. Generalist predation on forest tent caterpillar varies with forest stand composition: an experimental study across multiple life stages. *Ecological Entomology* **37**:13-23.
- Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* **4**:355-364.
- Novotny, V., and Y. Basset. 2005. Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**:1083-1090.
- Novotny, V., Y. Basset, S. E. Miller, G. D. Weiblen, B. Bremer, L. Cizek, and P. Drozd. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* **416**:841-844.
- Novotny, V., P. Drozd, S. E. Miller, M. Kulfan, M. Janda, Y. Basset, and G. D. Weiblen. 2006. Why Are There So Many Species of Herbivorous Insects in Tropical Rainforests? *Science* **313**:1115-1118.

- Novotny, V., S. E. Miller, L. Baje, S. Balagawi, Y. Basset, L. Cizek, K. J. Craft, F. Dem, R. A. I. Drew, J. Hulcr, J. Leps, O. T. Lewis, R. Pokon, A. J. A. Stewart, G. Allan Samuelson, and G. D. Weiblen. 2010. Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* **79**:1193-1203.
- Ødegaard, F., O. H. Diserud, and K. Østbye. 2005. The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. *Ecology Letters* **8**:612-617.
- Olf, H., and M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* **13**:261-265.
- Oliver, I., and A. J. Beattie. 1993. A Possible Method for the Rapid Assessment of Biodiversity. *Conservation Biology* **7**:562-568.
- Orians, C. M., and C. Björkman. 2009. Associational resistance to a tropical leaf-miner: does neighbour identity matter? *Journal of Tropical Ecology* **25**:551-554.
- Otway, S. J., A. Hector, and J. H. Lawton. 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of Animal Ecology* **74**:234-240.
- Paine, C. E. T., N. Norden, J. Chave, P. M. Forget, C. Fortunel, K. G. Dexter, and C. Baraloto. 2011. Phylogenetic density dependence and environmental filtering predict seedling mortality in a tropical forest. *Ecology Letters* **15**:34-41.
- Paiva, M. R., E. Mateus, M. H. Santos, and M. R. Branco. 2011. Pine volatiles mediate host selection for oviposition by *Thaumetopoea pityocampa* (Lep., Notodontidae). *Journal of Applied Entomology* **135**:195-203.
- Paquette, A., and C. Messier. 2009. The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**:27-34.
- Paquette, A., and C. Messier. 2010. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography* **20**:170-180.
- Parker, J. D., D. E. Burkepile, M. J. Lajeunesse, and E. M. Lind. 2011. Phylogenetic isolation increases plant success despite increasing susceptibility to generalist herbivores. *Diversity and Distributions* **18**:1-9.
- Parker, J. D., J.-P. Salminen, and A. A. Agrawal. 2010. Herbivory enhances positive effects of plant genotypic diversity. *Ecology Letters* **13**:553-563.
- Peacock, L., and S. Herrick. 2000. Responses of the willow beetle *Phratora vulgatissima* to genetically and spatially diverse *Salix spp.* plantations. *Journal of Applied Ecology* **37**:821-831.
- Peacock, L., T. Hunter, H. Turner, and P. Brain. 2001. Does host genotype diversity affect the distribution of insect and disease damage in willow cropping systems? *Journal of Applied Ecology* **38**:1070-1081.
- Pearse, I. S., and A. L. Hipp. 2009. Phylogenetic and trait similarity to a native species predict herbivory on non-native oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**:18097-18102.
- Pearson, C. V., and L. A. Dyer. 2006. Trophic diversity in two grassland ecosystems. *Journal of insect science* **6**:25:available online: [insectscience.org/6.25](http://insectscience.org/6.25).
- Pigot, A. L., and S. R. Leather. 2008. Invertebrate predators drive distance-dependent patterns of seedling mortality in a temperate tree *Acer pseudoplatanus*. *Oikos* **117**:521-530.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and the R Development Core Team.



2011. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models, R package version 3.1-102.
- Plath, M., S. Dorn, J. Riedel, H. Barrios, and K. Mody. 2012. Associational resistance and associational susceptibility: specialist herbivores show contrasting responses to tree stand diversification. *Oecologia*:1-11.
- Plath, M., K. Mody, C. Potvin, and S. Dorn. 2011. Establishment of native tropical timber trees in monoculture and mixed-species plantations: Small-scale effects on tree performance and insect herbivory. *Forest Ecology and Management* **261**:741-750.
- Poelman, E. H., J. J. A. van Loon, and M. Dicke. 2008. Consequences of variation in plant defense for biodiversity at higher trophic levels. *Trends in Plant Science* **13**:534-541.
- Potts, S. G., B. Vulliamy, A. Dafni, G. Ne'eman, and P. Willmer. 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* **84**:2628-2642.
- Potvin, C., and N. J. Gotelli. 2008. Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. *Ecology Letters* **11**:217-223.
- Poulin, R., and D. Mouillot. 2003. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. *Parasitology* **126**:473-480.
- Prittinen, K., J. Puseenius, K. Koivunoro, and H. Roininen. 2003a. Genotypic variation in growth and resistance to insect herbivory in silver birch (*Betula pendula*) seedlings. *Oecologia* **137**:572-577.
- Prittinen, K., J. Puseenius, K. Koivunoro, M. Rousi, and H. Roininen. 2003b. Mortality in seedling populations of Silver Birch: genotypic variation and herbivore effects. *Functional Ecology* **17**:658-663.
- Proches, S., F. Forest, R. Veldtman, S. L. Chown, R. M. Cowling, S. D. Johnson, D. M. Richardson, and V. Savolainen. 2009. Dissecting the plant-insect diversity relationship in the Cape. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **51**:94-99.
- Qian, H., and W. D. Kissling. 2010. Spatial scale and cross-taxon congruence of terrestrial vertebrate and vascular plant species richness in China. *Ecology* **91**:1172-1183.
- Qian, H., W. D. Kissling, X. L. Wang, and P. Andrews. 2009. Effects of woody plant species richness on mammal species richness in southern Africa. *Journal of Biogeography* **36**:1685-1697.
- Qian, H., and R. E. Ricklefs. 2008. Global concordance in diversity patterns of vascular plants and terrestrial vertebrates. *Ecology Letters* **11**:547-553.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* **8**:224-239.
- Randlkofer, B., E. Obermaier, M. Hilker, and T. Meiners. 2010. Vegetation complexity: The influence of plant species diversity and plant structures on plant chemical complexity and arthropods. *Basic and Applied Ecology* **11**:383-395.
- Randlkofer, B., E. Obermaier, and T. Meiners. 2007. Mother's choice of the oviposition site: balancing risk of egg parasitism and need of food supply for the progeny with an infochemical shelter? *Chemoecology* **17**:177-186.
- Rausher, M. D. 1981. The Effect of Native Vegetation on the Susceptibility of

- Aristolochia Reticulata* (Aristolochiaceae) to Herbivore Attack. *Ecology* **62**:1187-1195.
- Reich, P. B., D. Tilman, F. Isbell, K. Mueller, S. E. Hobbie, D. F. B. Flynn, and N. Eisenhauer. 2012. Impacts of Biodiversity Loss Escalate Through Time as Redundancy Fades. *Science* **336**:589-592.
- Reusch, T. B. H., A. Ehlers, A. Hammerli, and B. Worm. 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**:2826-2831.
- Rieske, L. K., and K. F. Raffa. 1998. Interactions among insect herbivore guilds: Influence of thrips bud injury on foliar chemistry and suitability to gypsy moths. *Journal of Chemical Ecology* **24**:501-523.
- Riihimäki, J., P. Kaitaniemi, J. Koricheva, and H. Vehviläinen. 2005. Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia* **142**:90-97.
- Ronnberg-Wastljung, A. C., I. Ahman, C. Glynn, and O. Widenfalk. 2006. Quantitative trait loci for resistance to herbivores in willow: field experiments with varying soils and climates. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **118**:163-174.
- Root, R. B. 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs* **43**:95-124.
- Roscher, C., V. M. Temperton, M. Scherer-Lorenzen, M. Schmitz, J. Schumacher, B. Schmid, N. Buchmann, W. W. Weisser, and E. D. Schulze. 2005. Overyielding in experimental grassland communities - irrespective of species pool or spatial scale. *Ecology Letters* **8**:419-429.
- Rosenberg, M. S. 2005. The file-drawer problem revisited: a general weighted method for calculating fail-safe numbers in meta-analysis. *Evolution* **59**:464-468.
- Rosenberg, M. S., D. C. Adams, and J. Gurevitch. 2000. MetaWin: Statistical software for meta-analysis. Version 2.0. *in* S. Associates, editor., Sunderland, MA, USA.
- Ross, D. W., C. W. Berisford, and J. F. Godbee. 1990. Pine Tip Moth, *Rhyacionia spp.*, Response to Herbaceous Vegetation Control in an Intensively Site-Prepared Loblolly Pine Plantation. *Forest Science* **36**:1105-1118.
- Rousi, M., J. Tahvanainen, H. Henttonen, D. A. Herms, and I. Uotila. 1997. Clonal variation in susceptibility of white birches (*Betula spp.*) to mammalian and insect herbivores. *Forest Science* **43**:396-402.
- Rousset, O., and J. Lepart. 2003. Neighbourhood effects on the risk of an unpalatable plant being grazed. *Plant Ecology* **165**:197-206.
- Rubtsov, V. V. 1996. Influence of repeated defoliations by insects on wood increment in common oak (*Quercus robur* L.). *Annales Des Sciences Forestieres* **53**:407-412.
- Rudgers, J. A., and K. D. Whitney. 2006. Interactions between insect herbivores and a plant architectural dimorphism. *Journal of Ecology* **94**:1249-1260.
- Santi, E., S. Maccherini, D. Rocchini, I. Bonini, G. Brunialti, L. Favilli, C. Perini, F. Pezzo, S. Piazzini, E. Rota, E. Salerni, and A. Chiarucci. 2010. Simple to sample: Vascular plants as surrogate group in a nature reserve. *Journal for Nature Conservation* **18**:2-11.
- Sardin, T., J. Bock, and J. Becquey. 2008. Les peuplements mélangés : enjeux et interrogations des gestionnaires.

- Revue Forestière Française **60**:121-128.
- Scherber, C., N. Eisenhauer, W. W. Weisser, B. Schmid, W. Voigt, M. Fischer, E.-D. Schulze, C. Roscher, A. Weigelt, E. Allan, H. Beszler, M. Bonkowski, N. Buchmann, F. Buscot, L. W. Clement, A. Ebeling, C. Engels, S. Halle, I. Kertscher, A.-M. Klein, R. Koller, S. König, E. Kowalski, V. Kummer, A. Kuu, M. Lange, D. Lauterbach, C. Middelhoff, V. D. Migunova, A. Milcu, R. Müller, S. Partsch, J. S. Petermann, C. Renker, T. Rottstock, A. Sabais, S. Scheu, J. Schumacher, V. M. Temperton, and T. Tschardt. 2010a. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* **468**:553-556.
- Scherber, C., J. Heimann, G. Kohler, N. Mitschunas, and W. W. Weisser. 2010b. Functional identity versus species richness: herbivory resistance in plant communities. *Oecologia* **163**:707-717.
- Scherber, C., A. Milcu, S. Partsch, S. Scheu, and W. W. Weisser. 2006a. The effects of plant diversity and insect herbivory on performance of individual plant species in experimental grassland. *Journal of Ecology* **94**:922-931.
- Scherber, C., P. N. Mwangi, V. M. Temperton, C. Roscher, J. Schumacher, B. Schmid, and W. W. Weisser. 2006b. Effects of plant diversity on invertebrate herbivory in experimental grassland. *Oecologia* **147**:489-500.
- Schielzeth, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* **1**:103-113.
- Schoonhoven, L. M., J. J. A. v. Loon, and M. Dicke. 2005. *Insect-plant biology*. 2nd edition. Oxford University press, New York.
- Schuldt, A., M. Baruffol, M. Böhnke, H. Bruelheide, W. Härdtle, A. C. Lang, K. Nadrowski, G. v. Oheimb, W. Voigt, H. Zhou, and T. Assmann. 2010. Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology* **98**:917-926.
- Schuldt, A., S. Both, H. Bruelheide, W. Härdtle, B. Schmid, H. Z. Zhou, and T. Assmann. 2011. Predator Diversity and Abundance Provide Little Support for the Enemies Hypothesis in Forests of High Tree Diversity. *PLoS ONE* **6**.
- Schweitzer, J. A., J. K. Bailey, S. C. Hart, G. M. Wimp, S. K. Chapman, and T. G. Whitham. 2005. The interaction of plant genotype and herbivory decelerate leaf litter decomposition and alter nutrient dynamics. *Oikos* **110**:133-145.
- Shelton, A. M., and E. Badenes-Perez. 2006. Concepts and applications of trap cropping in pest management. *Annual Review of Entomology* **51**:285-308.
- Shrivastava, G., M. Rogers, A. Wszelaki, D. R. Panthee, and F. Chen. 2010. Plant Volatiles-based Insect Pest Management in Organic Farming. *Critical Reviews in Plant Sciences* **29**:123-133.
- Siemann, E. 1998. Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology* **79**:2057-2070.
- Siemann, E., J. Haarstad, and D. Tilman. 1999. Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography* **22**:406-414.
- Siemann, E., D. Tilman, J. Haarstad, and M. Ritchie. 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist* **152**:738-750.
- Silfver, T., H. Roininen, E. Oksanen, and M. Rousi. 2009. Genetic and environmental determinants of silver birch growth and herbivore

- resistance. *Forest Ecology and Management* **257**:2145-2149.
- Smith, D. S., J. K. Bailey, S. M. Shuster, and T. G. Whitham. 2011. A geographic mosaic of trophic interactions and selection: trees, aphids and birds. *Journal of Evolutionary Biology* **24**:422-429.
- Sobek, S., M. M. Goßner, C. Scherber, I. Steffan-Dewenter, and T. Tscharntke. 2009a. Tree diversity drives abundance and spatiotemporal beta diversity of true bugs (Heteroptera). *Ecological Entomology* **34**:772-782.
- Sobek, S., M. M. Gossner, C. Scherber, I. Steffan-Dewenter, and T. Tscharntke. 2009b. Tree diversity drives abundance and spatiotemporal beta-diversity of true bugs (Heteroptera). *Ecological Entomology* **34**:772-782.
- Sobek, S., C. Scherber, I. Steffan-Dewenter, and T. Tscharntke. 2009c. Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia* **160**:279-288.
- Southwood, T. R. E., G. R. W. Wint, C. E. J. Kennedy, and S. R. Greenwood. 2004. Seasonality, abundance, species richness and specificity of the phytophagous guild of insects on oak (*Quercus*) canopies. *European Journal of Entomology* **101**:43-50.
- Southwood, T. R. E., G. R. W. Wint, C. E. J. Kennedy, and S. R. Greenwood. 2005. The composition of the arthropod fauna of the canopies of some species of oak (*Quercus*). *European Journal of Entomology* **102**:65-72.
- Srivastava, D. S., M. W. Cadotte, A. A. M. MacDonald, R. G. Marushia, and N. Mirotchnick. 2012. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters* **in press**:n/a.
- Srivastava, D. S., and J. H. Lawton. 1998. Why More Productive Sites Have More Species: An Experimental Test of Theory Using Tree-Hole Communities. *The American Naturalist* **152**:510-529.
- Stein, C., S. B. Unsicker, A. Kahmen, M. Wagner, V. Audorff, H. Auge, D. Prati, and W. W. Weisser. 2010. Impact of invertebrate herbivory in grasslands depends on plant species diversity. *Ecology* **91**:1639-1650.
- Stenberg, J. A., and L. Ericson. 2007. Visual cues override olfactory cues in the host-finding process of the monophagous leaf beetle *Altica engstroemi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **125**:81-88.
- Stireman, J. O., J. D. Nason, S. B. Heard, and J. M. Seehawer. 2006. Cascading host-associated genetic differentiation in parasitoids of phytophagous insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **273**:523-530.
- Szendrei, Z., and C. Rodriguez-Saona. 2010. A meta-analysis of insect pest behavioral manipulation with plant volatiles. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **134**:201-210.
- Tack, A. J. M., M. T. J. Johnson, and T. Roslin. 2012. Sizing up community genetics: it's a matter of scale. *Oikos* **121**:481-488.
- Tack, A. J. M., O. Ovaskainen, P. J. Harrison, and T. Roslin. 2009. Competition as a structuring force in leaf miner communities. *Oikos* **118**.
- Tack, A. J. M., O. Ovaskainen, P. Pulkkinen, and T. Roslin. 2010. Spatial location dominates over host plant genotype in structuring an herbivore community. *Ecology* **91**:2660-2672.
- Tack, A. J. M., and T. Roslin. 2011. The relative importance of host-plant genetic diversity in structuring the associated herbivore community. *Ecology* **92**:1594-1604.

- Taki, H., Y. Yamaura, I. Okochi, T. Inoue, K. Okabe, and S. Makino. Effects of reforestation age on moth assemblages in plantations and naturally regenerated forests. *Insect Conservation and Diversity* **3**:257-265.
- Tikkanen, O.-P., and R. Julkunen-Tiitto. 2003. Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata*. *Oecologia* **136**:244-251.
- Tikkanen, O.-P., M. Rousi, T. Ylioja, and H. Roininen. 2003. No negative correlation between growth and resistance to multiple herbivory in a deciduous tree, *Betula pendula*. *Forest Ecology and Management* **177**:587-592.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology* **80**:1455-1474.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, and E. Siemann. 1997a. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**:1300-1302.
- Tilman, D., C. L. Lehman, and K. T. Thomson. 1997b. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**:1857-1861.
- Tilman, D., P. B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke, and C. Lehman. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* **294**:843-845.
- Tilman, D., P. B. Reich, and J. M. H. Knops. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* **441**:629-632.
- Tonhasca, A., and D. N. Byrne. 1994. The effects of crop diversification on herbivorous insects: a meta-analysis approach. *Ecological Entomology* **19**:239-244.
- Ulyshen, M. D. 2011. Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: Implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology and Management* **261**:1479-1489.
- Unsicker, S., A. Oswald, G. Köhler, and W. Weisser. 2008. Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore. *Oecologia* **156**:313-324.
- Unsicker, S. B., N. Baer, A. Kahmen, M. Wagner, N. Buchmann, and W. W. Weisser. 2006. Invertebrate herbivory along a gradient of plant species diversity in extensively managed grasslands. *Oecologia* **150**:233-246.
- Utsumi, S., Y. Ando, T. P. Craig, and T. Ohgushi. 2011. Plant genotypic diversity increases population size of a herbivorous insect. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*:Pages?
- Valiente-Banuet, A., and M. Verdú. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology* **96**:489-494.
- Van Zandt, P. A., and A. A. Agrawal. 2004. Community-wide impacts of herbivore-induced plant responses in milkweed (*Asclepias syriaca*). *Ecology* **85**:2616-2629.
- Vehviläinen, H., and J. Koricheva. 2006. Moose and vole browsing patterns in experimentally assembled pure and mixed forest stands. *Ecography* **29**:497-506.
- Vehviläinen, H., J. Koricheva, and K. Ruohomäki. 2007. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* **152**:287-298.
- Vehviläinen, H., J. Koricheva, and K. Ruohomäki. 2008. Effects of stand tree species composition and

- diversity on abundance of predatory arthropods. *Oikos* **117**:935-943.
- Vehvilainen, H., J. Koricheva, K. Ruohomaki, T. Johansson, and S. Valkonen. 2006. Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. *Basic and Applied Ecology* **7**:1-11.
- Verheyen, K., H. Bulteel, C. Palmborg, B. Olivie, I. Nijs, D. Raes, and B. Muys. 2008. Can complementarity in water use help to explain diversity-productivity relationships in experimental grassland plots? *Oecologia* **156**:351-361.
- Vessby, K., B. Soderstrom, A. Glimskar, and B. Svensson. 2002. Species-richness correlations of six different taxa in Swedish seminatural grasslands. *Conservation Biology* **16**:430-439.
- Vialatte, A., R. I. Bailey, C. Vasseur, A. Matocq, M. M. Gossner, D. Everhart, X. Vitrac, A. Belhadj, A. Ernoult, and A. Prinzing. 2010. Phylogenetic isolation of host trees affects assembly of local Heteroptera communities. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **277**:2227-2236.
- Vila, M., J. Vayreda, L. Comas, J. Josep Ibanez, T. Mata, and B. Obon. 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* **10**:241-250.
- Villéger, S., N. W. H. Mason, and D. Mouillot. 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology* **89**:2290-2301.
- Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang, C. c. H. Albert, C. Hulshof, V. Jung, and J. Messier. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **27**:244-252.
- Visser, J. H. 1986. Host Odor Perception in Phytophagous Insects. *Annual Review of Entomology* **31**:121-144.
- Viswanathan, D. V., A. J. T. Narwani, and J. S. Thaler. 2005. Specificity in induced plant responses shapes patterns of herbivore occurrence in *Solanum dulcamara*. *Ecology* **86**:886-896.
- Wada, N., M. Murakami, and K. Yoshida. 2000. Effects of herbivore-bearing adult trees of the oak *Quercus crispula* on the survival of their seedlings. *Ecological Research* **15**:219-227.
- Waller, D. A., and C. G. Jones. 1989. Measuring Herbivory. *Ecological Entomology* **14**:479-481.
- Wang, J. 2011. COANCESTRY: a program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Molecular Ecology Resources* **11**:141-145.
- Wang, L., D. Wang, Y. Bai, Y. Huang, M. Fan, J. Liu, and Y. Li. 2010. Spatially complex neighboring relationships among grassland plant species as an effective mechanism of defense against herbivory. *Oecologia* **164**:193-200.
- Ward, L. K., and D. F. Spalding. 1993. Phytophagous British insects and mites and their food-plant families: total numbers and polyphagy. *Biological Journal of the Linnean Society* **49**:257-276.
- Warton, D. I., and F. K. C. Hui. 2010. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology* **92**:3-10.
- Webster, B., T. Bruce, J. Pickett, and J. Hardie. 2010. Volatiles functioning as host cues in a blend become nonhost cues when presented alone to the black bean aphid. *Animal Behaviour* **79**:451-457.
- White, J. A., and T. G. Whitham. 2000. Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* **81**:1795-1803.

- Whitham, T. G., J. K. Bailey, J. A. Schweitzer, S. M. Shuster, R. K. Bangert, C. J. Leroy, E. V. Lonsdorf, G. J. Allan, S. P. DiFazio, B. M. Potts, D. G. Fischer, C. A. Gehring, R. L. Lindroth, J. C. Marks, S. C. Hart, G. M. Wimp, and S. C. Wooley. 2006. A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics* **7**:510-523.
- Whitham, T. G., C. A. Gehring, L. J. Lamit, T. Wojtowicz, L. M. Evans, A. R. Keith, and D. S. Smith. 2012. Community specificity: life and afterlife effects of genes. *Trends in Plant Science*.
- Whitham, T. G., W. P. Young, G. D. Martinsen, C. A. Gehring, J. A. Schweitzer, S. M. Shuster, G. M. Wimp, D. G. Fischer, J. K. Bailey, R. L. Lindroth, S. Woolbright, and C. R. Kuske. 2003. Community and ecosystem genetics: A consequence of the extended phenotype. *Ecology* **84**:559-573.
- Whitlock, R., J. P. Grime, R. Booth, and T. Burke. 2007. The role of genotypic diversity in determining grassland community structure under constant environmental conditions. *Journal of Ecology* **95**:895-907.
- Whitlock, R., J. P. Grime, and T. Burke. 2010. Genetic variation in plant morphology contributes to the species-level structure of grassland communities. *Ecology* **91**:1344-1354.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* **30**:279-338.
- Whittaker, R. J. 2010a. Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology* **91**:2522-2533.
- Whittaker, R. J. 2010b. Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology* **91**:2522-2533.
- Wielgoss, A., Y. Clough, B. Fiala, A. Rumede, and T. Tschardtke. 2012. A minor pest reduces yield losses by a major pest: plant-mediated herbivore interactions in Indonesian cacao. *Journal of Applied Ecology* **49**:465-473.
- Wilson, M. W., J. Pithon, T. Gittings, T. C. Kelly, P. S. Giller, and J. O'Halloran. 2006. Effects of growth stage and tree species composition on breeding bird assemblages of plantation forests. *Bird Study* **53**:225-236.
- Wimp, G. M., G. D. Martinsen, K. D. Floate, R. K. Bangert, and T. G. Whitham. 2005. Plant genetic determinants of arthropod community structure and diversity. *Evolution* **59**:61-69.
- Wimp, G. M., S. Wooley, R. K. Bangert, W. P. Young, G. D. Martinsen, P. Keim, B. Rehill, R. L. Lindroth, and T. G. Whitham. 2007. Plant genetics predicts intra-annual variation in phytochemistry and arthropod community structure. *Molecular Ecology* **16**:5057-5069.
- Wolters, V., J. Bengtsson, and A. S. Zaitsev. 2006a. Relationship among species richness of different taxa. *Ecology* **87**:1886-1895.
- Wolters, V., J. Bengtsson, and A. S. Zaitsev. 2006b. Relationship among the species richness of different taxa. *Ecology* **87**:1886-1895.
- Yee, D., and S. Juliano. 2007. Abundance matters: a field experiment testing the more individuals hypothesis for richness-productivity relationships. *Oecologia* **153**:153-162.
- Yguel, B., R. Bailey, N. D. Tosh, A. Vialatte, C. Vasseur, X. Vitrac, F. Jean, and A. Prinzing. 2011. Phytophagy on phylogenetically isolated trees: why hosts should escape their relatives. *Ecology Letters* **14**:1117-1124.
- Zhang, Q.-H., and F. Schlyter. 2003. Redundancy, synergism, and active

- inhibitory range of non-host volatiles in reducing pheromone attraction in European spruce bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* **101**:299-310.
- Zhang, Q.-H., and F. Schlyter. 2004. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology* **6**:1-20.
- Zhang, Y., and J. Adams. 2011. Top-down control of herbivores varies with ecosystem types. *Journal of Ecology* **99**:370-372.
- Zhang, Y., H. Y. H. Chen, and P. B. Reich. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology* **100**:742-749.
- Zhao, S. Q., J. Y. Fang, C. H. Peng, and Z. Y. Tang. 2006. Relationships between species richness of vascular plants and terrestrial vertebrates in China: analyses based on data of nature reserves. *Diversity and Distributions* **12**:189-194.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. Walker, A. A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York.