

N° d'ordre :



THÈSE

PRÉSENTÉE A

L'UNIVERSITÉ BORDEAUX 1

ÉCOLE DOCTORALE Sciences et Environnements

Par Brice Giffard

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : Écologie évolutive, fonctionnelle et des communautés

Influence des interactions biotiques complexes sur la régénération des essences forestières feuillues

Directeur de recherche : Hervé Jactel

Co-direction : Emmanuel Corcket & Luc Barbaro

Soutenue le :

Devant la commission d'examen formée de :

Mme LE CORFF Josiane M. DECONCHAT Marc	Professeure Directeur de Recherches	Agrocampus Ouest, Angers INRA Toulouse	Rapporteur Rapporteur
M. ARCHAUX Frédéric M. BUTTLER Alexandre	Ingénieur-Chercheur Professeur	CEMAGREF EPFL Lausanne	Examineur Examineur
M. JACTEL Hervé M. CORCKET Emmanuel M. BARBARO Luc	Directeur de Recherches Maître de Conférences Chargé de Recherches	INRA Bordeaux Université Bordeaux INRA Bordeaux	Directeur de thèse Co-directeur Co-directeur

Résumé

Les herbivores consomment les tissus végétaux et affectent la survie et la croissance des végétaux. Les ennemis naturels des herbivores peuvent réguler leurs populations et indirectement diminuer les dommages sur la végétation. Les relations entre plantes, herbivores et prédateurs sont liées aux caractéristiques intrinsèques des espèces végétales mais aussi influencées par la communauté végétale environnante. L'hypothèse de résistance par association stipule qu'une communauté végétale diversifiée entraîne une diminution des dégâts sur une plante cible par dilution, répulsion des herbivores et/ou favorisation des ennemis naturels. Inversement, les herbivores peuvent se concentrer sur la plante-cible dans une communauté végétale diversifiée (susceptibilité par association).

L'objectif de cette thèse est d'évaluer 1) l'influence de la composition de la communauté végétale sur les herbivores et leurs dommages sur une plante-cible, 2) l'impact de la régulation des herbivores par les prédateurs et 3) les interactions entre herbivores, communauté végétale et prédateurs, et les conséquences pour les intensités d'herbivorie sur la plante-cible.

Nous nous sommes focalisés sur les dommages causés par les insectes herbivores sur des plantules d'essences forestières feuillues (*Betula pendula*, *Quercus robur* et *Q. ilex*). La variété importante de communautés végétales, au niveau inter (essences dominantes) et intraparcellaire (présence, structure et composition), nous a permis de tester les effets du voisinage végétal sur les insectes herbivores et leurs dommages sur les plantules cibles. Les oiseaux insectivores sont les principaux prédateurs d'insectes et nous avons cherché à estimer les effets de leur exclusion sur les insectes et les conséquences pour les plantules, et ceci le long des gradients de composition du voisinage végétal. Enfin, le degré de spécialisation (spécialiste/généraliste) et le mode de vie (exo/endophyte) ont été caractérisés car ils conditionnent les réponses des insectes herbivores à la végétation voisine ainsi que la prédation avienne.

Le voisinage végétal des plantules-cibles modifie la charge en herbivores et les dommages engendrés. Ces réponses sont liées à la spécialisation de l'insecte herbivore : la colonisation des plantules par les espèces spécialistes (mineuses de feuilles) est négativement affectée par la structure de la végétation locale (présence, recouvrement arbustif). Les dommages d'insectes généralistes augmentent avec la richesse spécifique des peuplements et dans les parcelles dominées par des espèces conspécifiques. Les abondances des insectes externes et leurs dommages sont régulés par les oiseaux insectivores mais cet effet indirect dépend de l'espèce de plantule-cible et de la composition de la communauté végétale. Les effets de cascade trophique sont les plus intenses dans les parcelles de pin maritime où les plantules constituent une ressource nouvelle pour les niveaux trophiques supérieurs. Plus localement, le voisinage végétal modifie la sensibilité des arthropodes à la prédation: les oiseaux insectivores bénéficient aux plantules lorsque les proies sont plus accessibles (végétation environnante supprimée).

Pour conclure, une des principales richesses de ces résultats vient de la mise en évidence d'interactions très fortes existant entre les effets des oiseaux insectivores et la végétation environnante. Les effets indirects des prédateurs et directs de la végétation environnante sont très liés au degré de spécialisation des insectes phytophages et à leur mode de vie.

Mots-clés : résistance / susceptibilité par association ; ennemis naturels ; herbivorie ; insectes spécialistes / généralistes ; régénération ; forêt de plantation ; oiseaux insectivores ; cascade trophique ; interactions tritrophiques ; effets descendants / ascendants.

Abstract

Herbivory is thought to depend on intrinsic plant resistance traits and negatively affect survival and growth of plants. Predators can depress herbivore populations and thereby indirectly limit the consumption of primary producers. The surrounding vegetation is also expected to modify the interactions between a focal plant, its herbivores and their natural enemies. The surrounding vegetation may disrupt the colonisation and the consumption of a focal plant by insect herbivores, providing associational resistance. Increasing diversity of neighbouring vegetation can decrease resource availability or enhance herbivores control by predators. By contrast, associational susceptibility may occur with higher levels of herbivory in a focal plant in more diverse plant communities.

We tested 1) the effect of the neighbouring vegetation on the levels of herbivory on seedlings, 2) the indirect impact of predators on herbivores and subsequent herbivory, and 3) the interactions between surrounding vegetation, focal plants, herbivores and predators.

We examined the damage caused by insect herbivores on three native broadleaved species. We then compared the importance of taxonomic similarity between seedlings and canopy tree species and the structure and composition of surrounding vegetation at both large- and small-scales. Birds are vertebrate predators likely to limit damage to plants and facilitate plant growth by consuming herbivorous insects. We estimated their effects by excluding them from focal plants, and compared their interactive effects with vegetation diversity or removal. The effects of surrounding vegetation and avian predation were also disentangled on concealed- vs. external-feeding guilds (predation sensitivity) and specialist- vs. generalist-insects.

Surrounding vegetation of focal seedlings influences the abundance of insect herbivores and damage. Specialist insects (leaf miners) are affected by the understorey vegetation close to oak seedlings, decreasing with its presence or structural diversity. The damage caused by generalist insects depend on the large-scale composition of plant communities, and increase with tree species richness and cover or on conspecific forest habitats. Exclusion of insectivorous birds affects insect herbivory in a species-specific manner, and also greatly varies with forest habitats and presence of vegetation around focal plants. The indirect effect of bird predation on leaf damage is observed on seedlings beneath noncongeneric canopy trees. The removal of local surrounding vegetation affects the top-down effect of insectivorous birds on insect herbivores, according to their sensitivity to predation and the accessibility of preys.

To conclude, our studies provide experimental evidences of interactive effects between bird predation and neighbouring vegetation on insect herbivores and levels of herbivory. These indirect effects are strongly related to the specialisation of herbivores and to their sensitivity to bird predation.

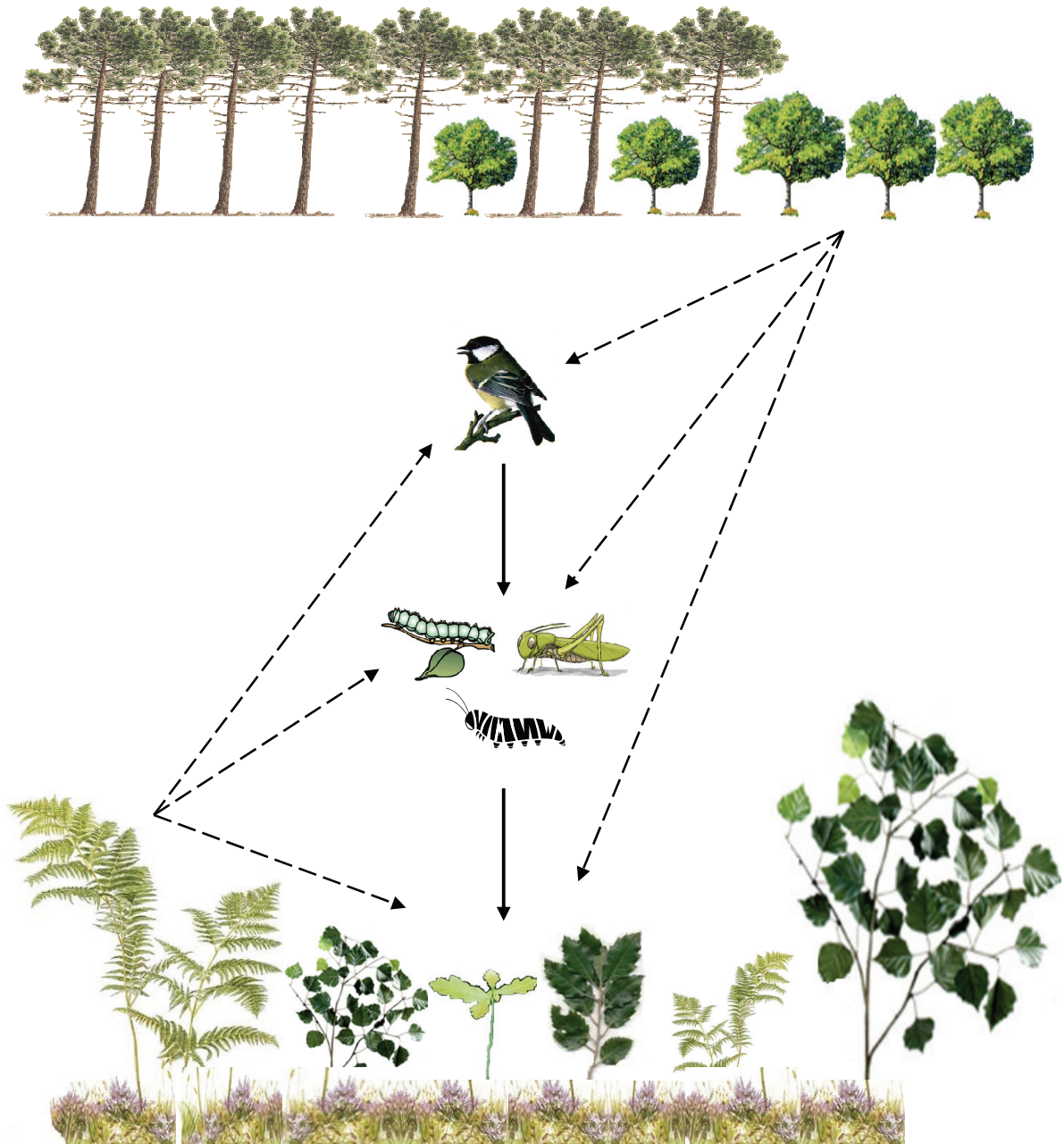
Keywords: associational resistance vs. susceptibility ; natural enemies ; insect herbivory ; host plant specialisation ; seedling recruitment and growth ; plantation forests ; insectivorous birds ; trophic cascade ; tritrophic interactions ; top-down vs. bottom-up effects.

Sommaire

Résumé	1
Abstract	3
Sommaire	5
Chapitre 1 : Introduction générale	7
"Plants are not passive agents, waiting to be decimated by herbivores"	12
"Having right or wrong neighbors"	14
"Tree diversity reduces herbivory by forest insects"	17
Effets positif ou négatif des voisins : quels facteurs de variation ?	18
"Terrestrial trophic cascades: How much do they trickle?"	24
"Birds help plants"	26
Système d'étude : la forêt des Landes de Gascogne	29
Problématique et objectifs de la thèse	31
Chapitre 2 : Effets contrastés de la prédation des oiseaux insectivores sur les dommages d'insectes herbivores sur des plantules dans différents types de peuplements forestiers	33
Chapitre 3 : Influence du voisinage végétal proche et de la prédation par les oiseaux insectivores sur les arthropodes et l'herbivorie engendrée sur des plantules feuillues	57
Chapitre 4 : Voisinage végétal et herbivorie sur les plantules de chêne Importance de l'échelle spatiale et de la gamme d'hôtes des insectes herbivores	81
Chapitre 5 : Discussion générale	101
Résistance par association	104
Susceptibilité par association	113
Synthèse et perspectives	118
Références bibliographiques	131
Annexes	151
1. Les modèles mixtes, les modèles linéaires généralisés & les modèles mixtes linéaires mixtes généralisés	153
2. Article sous presse Oecologia Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats	161
3. Chapitre 30 – Livre "Des insectes et des plantes" Réseaux trophiques : cascade plante-phytophage-prédateur et interactions végétales	171
4. Actes du Colloque Ecoveg 4 Variations dans les interactions tritrophiques lors de la régénération d'essences feuillues	191
Remerciements	199
Structures d'accueil	201

Chapitre 1

Introduction générale



L'herbivorie est depuis longtemps considérée comme un facteur prépondérant de la dynamique des populations de producteurs primaires et du fonctionnement des écosystèmes (Crawley 1989). Les herbivores exercent une pression de sélection extrêmement forte sur les végétaux à tous leurs stades de développement et sous de multiples formes (Atsatt & O'Dowd 1976). Les insectes, les mammifères et les gastéropodes sont les principaux agents terrestres responsables de la consommation de tissus végétaux. Cette perturbation biotique engendre une destruction de biomasse qui diminue les performances des végétaux (Grime 1979). La perte de tissus photosynthétiques peut engendrer une diminution de la production de fleurs et/ou de graines, ou encore affecter la croissance de la plante, diminuant son aptitude compétitive envers les plantes alentour. Les herbivores influent également sur la dispersion des graines et la germination des plantules. L'effet négatif de l'herbivorie sur l'établissement des plantules peut avoir des effets synergétiques avec ceux des pathogènes, virus ou de compétition pour les ressources entre espèces végétales. Chez les espèces d'arbres longévives, la mortalité des plantules dans les premières années de vie est très élevée (Callaway 1992, Rousset & Lepart 2000, Thomas et al. 2002) et les herbivores sont souvent responsables d'une part importante de cette mortalité.

Consécutivement à la mise en évidence de l'influence des herbivores sur les producteurs primaires, une littérature importante s'est attachée à détailler le large éventail de défenses développées par les espèces végétales pour diminuer l'impact négatif de l'herbivorie. Avec ce type d'approche "espèce-centrée", la probabilité pour une plante d'être endommagée par des herbivores est seulement liée à ses qualités intrinsèques (Agrawal et al. 2006). Trois mécanismes majeurs sont alors négligés : les caractéristiques de la communauté végétale environnante (Root 1973, Atsatt & O'Dowd 1976, Crawley 1989), le contrôle des populations d'herbivores par les prédateurs (Hairston et al. 1960) et la productivité globale du milieu dépendante du compartiment abiotique (Oksanen et al. 1981).

Dès les années 1970, l'influence de la communauté végétale sur les relations entre une plante cible et ses herbivores est évoqué (Root 1973, Atsatt & O'Dowd 1976, Crawley 1989). Atsatt & O'Dowd (1976) décrivent des guildes de défenses de plantes ("plant defense guild") alors que Root et ses collaborateurs (Tahvanainen & Root 1972, Root 1973) posent les bases d'un concept proche : la résistance par association ("associational resistance hypothesis"). Les communautés végétales présentent des particularités synergétiques anti-herbivores, comme la présence de ressources complémentaires (nectar, pollen, diversité de proies) qui favorise les ennemis naturels des herbivores ("enemies hypothesis" reprise par Russell [1989]). Dans une association végétale, la présence de plantes répulsives empêche la colonisation et la consommation d'une espèce végétale cible ("repellent plant" hypothesis). De même, l'herbivore néglige l'espèce végétale cible en présence de plantes plus attractives ("attractant decoy" hypothesis).

Plus simplement pour les herbivores, une espèce cible sera diluée ou concentrée en fonction de la composition, de la densité et/ou de la structure de la communauté végétale environnante. Une augmentation de l'intensité des dommages sur la plante cible traduit un effet de susceptibilité par association (White & Whitham 2000) alors que leur diminution rend compte d'effets protecteurs et/ou dilueurs de la végétation environnante ("resource concentration" hypothesis). De plus, au sein d'une communauté végétale, chaque plante lutte pour sa propre dominance sur les individus conspécifiques et d'espèces différentes qui l'entourent. Il est donc primordial de tenir compte des relations négatives de compétition (Herms & Mattson 1992) et positives de facilitation pour les ressources (Callaway 1995) qui sont susceptibles toutes deux d'interférer avec les interactions plantes-herbivores.

Les réseaux trophiques complexes organisés autour d'une plante et de ses herbivores peuvent également fortement influencer la dynamique de ces interactions (Polis 1999). L'hypothèse du "monde vert" confère une très grande importance au niveau trophique supérieur des prédateurs et à leur impact négatif sur les populations d'herbivores (Hairston et al. 1960, Polis 1999). Cette régulation descendante ("top-down") par les prédateurs, au sens large, évitent que les producteurs primaires ne soient totalement consommés par les herbivores. Polis (1999) décrit plus précisément ce troisième niveau trophique, constitué d'organismes divers pouvant être des prédateurs (au sens strict), parasites, parasitoïdes et pathogènes. Ces "PPPP" sont susceptibles de générer une « cascade trophique » : les prédateurs ont un effet négatif sur les herbivores, qui ont eux-même un effet négatif sur les producteurs primaires d'où un effet indirect positif des prédateurs sur les végétaux.

Une autre façon d'envisager les interactions plantes-herbivores est la prise en compte du compartiment abiotique, c'est-à-dire de l'ensemble des paramètres physiques (lumière, température, humidité) et chimiques (nutriments, composés carbonés) qui influencent les populations végétales et animales. L'Hypothèse d'Exploitation des Écosystèmes (EEH) se base sur la séparation en niveaux trophiques qui consomment le niveau trophique inférieur (Oksanen et al. 1981, 2000). Les milieux les plus productifs structurent une forte biomasse végétale qui supporte des populations importantes d'herbivores et de prédateurs. La forte productivité du milieu abiotique permet la diversification et l'abondance des niveaux trophiques supérieurs (Oksanen et al. 2000). Les milieux les moins productifs sont soumis à une défoliation très intense car l'influence des herbivores ne varie pas ou peu avec la diminution de la biomasse végétale. Les populations d'herbivores y sont davantage régulées par les contraintes abiotiques et les effets ascendants ("bottom-up") de la faible productivité du milieu limitent les niveaux trophiques supérieurs. Le débat sur l'importance des effets ascendants et descendants ("top-down vs. bottom-up") sur les végétaux et les herbivores a mis en évidence une très importante variabilité des cascades trophiques dans les écosystèmes étudiés (Hunter & Price 1992, Borer et al. 2006) ainsi que des facteurs explicatifs de ces variations (Polis 1999, Shurin et al. 2002).

Une vision d'ensemble de ces hypothèses et mécanismes intimement liés et centrés sur les interactions plantes-herbivores est parfois masquée par les cloisonnements entre différentes disciplines de l'écologie. Est définie, sans pour autant avoir de cadre très strict, la notion d'interactions biotiques complexes : les multiples acteurs impliqués dans les réseaux d'interactions sont autant de forces potentielles influençant l'organisation et la composition des communautés et écosystèmes (Figure I-1).

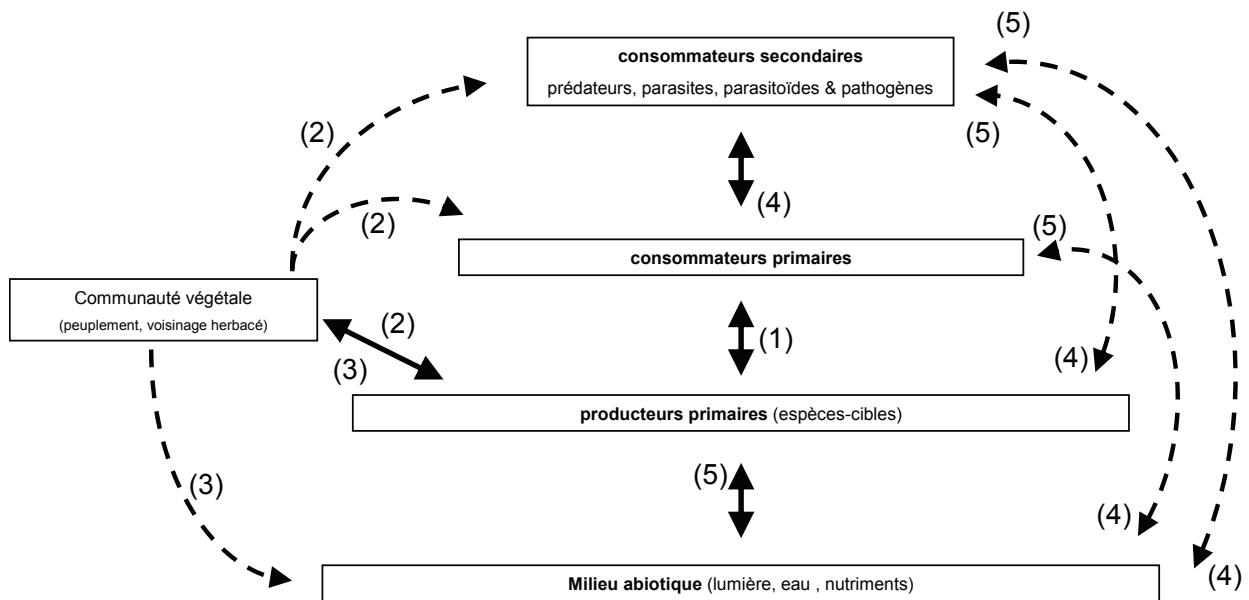


Figure I-1 Schéma représentant les différents mécanismes pouvant influencer sur l'interaction « simple » entre producteurs et consommateurs primaires. Les interactions directes sont représentées en traits pleins alors que les indirectes (ou les directes *via* un autre niveau) sont représentées en pointillés. Ces relations entre compartiments font référence aux interactions : (1) plantes-herbivores (défenses des plantes, développement des herbivores), (2) entre la communauté végétale environnante, le couple plante-hôte / herbivores, et le 3ème niveau trophique des ennemis naturels, (3) plantes-plantes *via* la compétition et/ou la facilitation pour les ressources, (4) entre les prédateurs et les niveaux trophiques inférieurs (effets « top-down ») et (5) entre la productivité du milieu et les niveaux trophiques supérieurs (effets « bottom-up »)

"Plants are not passive agents, waiting to be decimated by herbivores" (Polis 1999)

Chaque espèce de plante présente des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou chimiques ayant pour but de minimiser les impacts négatifs du niveau trophique supérieur des herbivores. Les traits de défense des plantes sont dits constitutifs lorsqu'ils sont synthétisés ou mis en place par la plante de façon fixée génétiquement lors de l'ontogénèse. Ils sont dits induits lorsque la plante produit ces composés en réaction aux dommages causés par un herbivore (Agrawal 1999). Ces composés entraînent une diminution des dommages causés par les insectes sur les feuilles, même si plusieurs études ont mis en évidence d'importantes variations inter-espèces et selon le milieu dans lequel l'individu se développe (Dudt & Shure 1994, Forkner et al. 2004).

Un des mécanismes de défense les plus étudiés est la chimie des tissus foliaires, comme le rapport carbone/azote, la quantité d'eau contenue ou la dureté (toughness) qui influent fortement sur l'appétence de la ressource pour les herbivores. Certains composés secondaires synthétisés diminuent la survie et/ou le développement des larves d'insectes (Wold & Marquis 1997, Cornelissen & Stiling 2006).

De nombreuses études se sont intéressées aux effets de composés anti-herbivores spécifiques de certains taxons, comme les tannins (*Quercus* spp.) ou les glucosinolates (famille des Brassicacées). Cependant, la mise en place de ces défenses a un coût énergétique important et les ressources dont la plante dispose dans son milieu conditionnent la synthèse de ces composés. Les produits carbonés issus de la photosynthèse sont alloués à la croissance, à la reproduction, ou à la défense contre les herbivores (Herms & Mattson 1992). L'hypothèse d'équilibre entre composés carbonés – azotés ("nutrient-carbon balance") stipule que les plantes se développant en conditions limitantes en nutriments vont privilégier la conservation des tissus en les protégeant des herbivores grâce à des composés phénoliques carbonés de défense. De même, les plantes se développant en pleine lumière allouent l'excès de photosynthèse à la synthèse de ces composés (Chapin et al. 1990).

L'augmentation de la disponibilité en nutriments, et spécifiquement en azote, induit une diminution de la synthèse de composés phénoliques : les produits de la photosynthèse sont préférentiellement investis à la croissance de la plante (milieux plus compétitifs). Ces notions renvoient à celle détaillée par Herms & Mattson (1992) du dilemme auquel les plantes font face : grandir ou se défendre. Particulièrement dans les milieux les plus productifs, les plantes sont en compétition avec les plantes environnantes pour acquérir un maximum de ressources. Elles doivent également maintenir un arsenal de défenses pour limiter les impacts négatifs des herbivores et pathogènes, qui peuvent amenuiser leurs chances de survie ("growth-differentiation balance" hypothesis). De nombreuses études ont montré des résultats contradictoires sur l'influence du milieu abiotique sur les traits foliaires et les conséquences sur les communautés d'insectes herbivores associées. En conditions non limitantes en énergie lumineuse, les feuilles présentent une résistance plus forte aux herbivores grâce à l'augmentation de la quantité de

tannins, une appétence plus faible due à une diminution de la surface spécifique foliaire (Specific Leaf Area), ou une diminution de la qualité des tissus liée aux quantités d'eau et d'azote contenus dans les feuilles.

De façon contradictoire, certaines plantes, bien que mieux protégées, subissent des attaques d'herbivores plus importantes (Aide & Zimmerman 1990, Baraza et al. 2004, Chacon & Armesto 2006, Eichhorn et al. 2007, Richards & Coley 2007, Salgado-Luarte & Gianoli 2010). Plusieurs éléments de discussion sont à envisager, notamment l'impact du microclimat (humidité de l'air, température) qui peut avoir un effet inverse à l'augmentation des défenses de la plante hôte car certaines espèces d'insectes se développent préférentiellement en conditions atmosphériques sèches (Moore et al. 1988, Corcket et al. 2003, Savilaakso et al. 2009). D'autres insectes recherchent des plantes susceptibles de leur fournir une quantité importante d'azote afin de réduire la durée de leur cycle de développement (Mattson 1980). Enfin, certains insectes spécialistes utilisent les alcaloïdes synthétisés par les plantes pour se défendre contre leurs prédateurs en concentrant ces composés (ex. Müller et al. 2006).

D'autres réponses végétales phénologiques ou morphologiques ont été décrites comme des traits constitutifs ou induits en réponse aux dommages des herbivores. Certains de ces traits de réponse sont indirects comme l'abscission foliaire prématurée (Faeth et al. 1981), le phénomène de "crying-for-help", c'est-à-dire la synthèse de composés attractifs de prédateurs des herbivores (Janssen et al. 2002, Mäntylä et al. 2008a) ou encore la communication chimique entre plantes qui permet de se prémunir au niveau populationnel de la présence d'herbivores (Dicke et al. 2003).

L'architecture du plant ou des feuilles influence également les dégâts d'herbivorie subis par la plante (Hanley et al. 2007). En particulier, certaines femelles d'insectes (Lépidoptères, Hyménoptères) choisissent une plante hôte au feuillage plus dense pour l'oviposition (Alonso & Herrera 1996), ou une architecture des feuilles plus propices à la formation de structure de protection des larves contre leurs prédateurs ("leaf-tying caterpillars" Marquis et al. 2002). L'apparence ("host-tree apparency hypothesis") comme moyen de résistance ou d'aggravation des dégâts sur une plante cible a été très étudiée et mise en évidence notamment pour l'herbivorie due aux grands mammifères (Rao et al. 2003), même si les insectes herbivores y sont également sensibles (Alonso & Herrera 1996, Wool 2005).

Des différences de phénologie entre plantes, au niveau interspécifique mais aussi intraspécifique, expliquent la variabilité des intensités de dommages. Le débourrement des feuilles ou l'abscission foliaire, la phénologie de la formation des fleurs ou des fruits, conditionnent les populations d'insectes herbivores et les dégâts engendrés (Faeth et al. 1981, Crawley & Akhteruzzaman 1988, Tikkanen & Julkunen-Tiito 2003, Tikkanen et al. 2006, Forkner et al. 2008). Pour des espèces sempervirentes, la distribution et la quantité de nouvelles feuilles est particulièrement importante, à la fois pour la plante qui met en place une nouvelle

cohorte de feuilles, mais aussi pour les herbivores qui profitent de cette ressource plus appétente pour mener à bien leur développement (Basset 1992).

Certaines études ont également mis en évidence des phénomènes d'abscission foliaire prématurée, c'est-à-dire avant la fin de saison de végétation. En réponse à la défoliation, une plante perd prématurément ses feuilles ce qui entraîne une migration des herbivores, la ressource ayant disparu. Cette stratégie d'évitement permet d'éviter à la plante l'accumulation des dégâts d'herbivores et de remettre en place une cohorte de feuilles, une fois que les herbivores ont migré vers d'autres ressources ou ont été éliminés dans le cas d'insectes endophytes (Faeth et al. 1981, Giertych et al. 2006).

Des variations saisonnières ou interannuelles de l'appétence ou de la concentration en composés de défenses des tissus végétaux influent également sur la dynamique des populations d'insectes herbivores (Hunter & Price 1992, Riipi et al. 2002). Ces variations sont susceptibles de se produire à plusieurs échelles, notamment sur un même individu pour les espèces arborées longévives à structure complexe (Moore et al. 1988, Fortin & Mauffette 2001, Fortin & Mauffette 2002, Roslin et al. 2006, Ruhnke et al. 2009, Thomas et al. 2010).

"Having right or wrong neighbors" (Barbosa et al. 2009)

Au delà des caractéristiques intrinsèques de résistance à l'herbivorie d'un individu ou d'une espèce végétale, la communauté végétale environnante influe sur les interactions entre une plante cible et sa communauté d'herbivores. Cette hypothèse renvoie aux travaux préliminaires sur les notions de résistance par association (Tahvanainen & Root 1972, Root 1973) et de "gilde de défense des plantes" (Atsatt & O'Dowd 1976). Une communauté végétale est caractérisée par une association d'espèces végétales à un moment et un endroit donnés, sous l'influence prépondérante de facteurs climatiques et pédologiques. A une échelle plus fine, une multitude d'interactions positives ou négatives, directes ou indirectes, régissent la survie, le développement et/ou la reproduction d'un individu et conditionnent ainsi le maintien d'une espèce ou d'un individu au sein de la communauté.

L'hypothèse de résistance par association (ou de gilde de plantes répulsives décrite par Atsatt & O'Dowd 1976) oppose les monocultures agricoles artificielles et les communautés végétales semi-naturelles composées d'une multitude d'espèces taxonomiquement très différentes. La présence d'espèces végétales non-hôtes influe sur la recherche et la probabilité pour une espèce herbivore de coloniser les plantes appartenant à la gamme d'espèces végétales dont elle peut se nourrir. La structure simplifiée des monocultures entraîne une diminution des distances entre plantes-hôtes et de faibles variations microclimatiques au sein d'une parcelle (souvent très importantes dans une communauté végétale naturelle).

Tous ces facteurs risquent d'augmenter la probabilité de pullulation d'insectes herbivores, comme l'illustre le cas de la forte augmentation des populations de chrysomèle *Phyllotreta cruciferae* dans les monocultures de chou *Brassica oleracea* comparées aux cultures plantées à proximité de végétation herbacée indigène (Tahvanainen & Root 1972).

L'observation de ce système simplifié a amené à distinguer plusieurs mécanismes explicatifs sous-jacents à l'hypothèse de résistance par association, dont celui de concentration des ressources ("resource concentration hypothesis"). Une espèce herbivore trouve sa plante-hôte sans difficultés, s'y développe et s'y reproduit si celle-ci est très abondante. Les monocultures sont moins riches en espèces d'insectes herbivores, mais le plus souvent l'abondance en insectes herbivores spécialisés sur cette espèce végétale dominante est plus forte entraînant des dommages plus importants (Root 1973).

Une autre hypothèse a été avancée pour expliquer ces relations diversité végétale – résistance aux ravageurs. Tahvanainen & Root (1972) et Root (1973) ont observé que les monocultures, en abritant une diversité plus faible d'insectes, présentaient également un déficit en ennemis naturels, tant en terme de richesse que d'abondance. Les ennemis naturels des herbivores sont définis comme l'ensemble des prédateurs, parasites, parasitoïdes et pathogènes. La diversité végétale conditionne la richesse et l'abondance des herbivores mais aussi des prédateurs (Siemann et al. 1998, Schaffers et al. 2008). Les populations de prédateurs sont favorisés par une grande diversité de ressources en proies potentielles et seront donc plus efficaces pour réguler les populations d'herbivores dans les milieux les plus diversifiés (Letourneau 1987, Russell 1989).

Ces hypothèses, bien qu'issues de travaux sur les interactions entre plantes cultivées et insectes ravageurs, ont été testées en parallèle dans d'autres écosystèmes et plus récemment sur d'autres taxons de consommateurs primaires (Encart 1). Un grand nombre d'expérimentations ont été mises en place pour tester la prépondérance ou la complémentarité des effets de concentration de ressources et des ennemis naturels sur les dommages d'insectes herbivores sur une plante cible. Les effets des insectes herbivores ont été particulièrement étudiés en écosystèmes forestiers, du fait de leur importance dans ces systèmes (Haukioja & Koricheva 2000). Inversement, les recherches sur les relations plantes-herbivores en systèmes prairiaux se sont essentiellement concentrées sur les effets des grands herbivores (mammifères domestiques ou sauvages) même si plus récemment, des expérimentations portant sur les effets des arthropodes herbivores ont été menées dans ces milieux, ciblés sur les enjeux de conservation d'espèces végétales et animales (ex. Jena Grassland Diversity Experiment).

Pour éviter de développer des hypothèses inhérentes à d'autres systèmes d'étude (cultures et prairies), nous nous intéresserons aux expérimentations menées en systèmes forestiers.

Encart 1 : Les relations plantes-insectes, mais pas que...

L'hypothèse de résistance par association développée dans les années 1970 sur les insectes herbivores et les effets de la communauté végétale environnante a été plus récemment adaptée aux interactions entre plantes et autres taxons du niveau trophique supérieur. Les champignons, les virus, les bactéries, mais aussi les nématodes ou les arthropodes herbivores endogés ont des effets négatifs sur la végétation. Les composés de défense ou les stratégies de réponse des végétaux à ces agresseurs sont très similaires à ceux mis en place pour limiter les dommages des herbivores épigés. Leur mode de vie et/ou leur taille microscopique ont longtemps été des facteurs limitants à l'étude de leurs effets sur les végétaux, ainsi que leur régulation par leurs ennemis naturels et ou par la végétation environnante. Ces taxons sont régulés par des hyperparasites, hypovirus, parasitoïdes et prédateurs. Par des effets de dilution ou encore de synthèse de composés toxiques, la communauté végétale entourant la plante cible peut également entraîner des effets de résistance par association vis-à-vis de ces bioagresseurs (ex. Packer & Clay 2000, Allan et al. 2010, Scherber et al. 2010).

Concernant les herbivores au sens large, leurs interactions avec les plantes et communautés végétales sont souvent divisées entre les grands mammifères herbivores ("grazers") et les arthropodes. L'embranchement des mollusques compte également de nombreuses espèces herbivores à l'origine de dommages importants sur la végétation, parfois même plus intenses que ceux dus aux arthropodes dans certains systèmes (ex. Hulme 1996). Certaines particularités de comportement inhérentes à ces taxons (mollusques, mammifères ou insectes) modifient la manière d'aborder leurs interactions avec les végétaux et les conséquences sur la dynamique des producteurs primaires. Les capacités de déplacement et de sélectivité de la plante broutée augmentent pour un mammifère et les conséquences pour la plante sont plus fortes, notamment l'abrutissement de bourgeons apicaux. Les insectes ont par comparaison de plus faibles capacités de dispersion ou de façon fortement aléatoire (ex. dispersion par le vent lors des phases larvaires). Leurs dommages, comme ceux des mollusques, concernent le plus souvent une faible proportion des tissus foliaires d'un arbre mature, sauf en cas de pullulations (rares en systèmes naturels). Par exemple, les dégâts causés par les cervidés sur les stades de régénération peuvent entraîner une mortalité très forte de cohortes de plantules alors que les dégâts d'insectes et de pathogènes diminuent les performances des plantules mais n'influent pas directement sur leur survie (Thomas et al. 2002).

Dans la lignée de ces différences de comportement et de conséquences pour la végétation, une hypothèse différente, bien que non-contradictoire, a été développée sur les relations de résistance ou de susceptibilité aux herbivores d'une espèce végétale au sein d'une communauté. Ainsi, les interactions de facilitation indirecte éliminent ou atténuent fortement les contraintes biotiques (ou abiotiques) avec des conséquences primordiales pour l'espèce cible et/ou la communauté végétale (Bertness & Callaway 1994, Barbosa et al. 2009). L'espèce facilitée persiste dans le milieu uniquement grâce aux effets positifs des plantes voisines. La plupart des études se sont focalisées sur des espèces appétentes dont la régénération est facilitée à proximité ou sous une espèce végétale non-appétente, épineuse ou fortement répulsive. Ces plantes nurses protègent les plantules de l'herbivorie liée à la présence de grands troupeaux de mammifères herbivores sauvages ou domestiqués (Callaway 1995). Dans le cadre de l'hypothèse de résistance par association, l'herbivorie par les insectes diminue pour la plante cible dans une communauté végétale diversifiée. La principale différence provient du fait que la résistance par association diminue les dommages sur la plante-cible alors que la facilitation indirecte est prépondérante pour la survie de cette plante et son maintien dans la communauté végétale (Barbosa et al. 2009).

"Tree diversity reduces herbivory by forest insects" (Jactel & Brockerhoff al. 2007)

Les résultats des méta-analyses sur les interactions arbre – insecte herbivore en systèmes forestiers (Jactel & Brockerhoff 2007, Vehviläinen et al. 2007) ainsi que celle de Barbosa et al. (2009) englobant une plus grande diversité de systèmes, sont assez surprenantes par l'importante variabilité de réponses des dégâts d'insectes herbivores à la diversité végétale. Toutes les études prises en compte ont cherché à comparer les différences d'abondance des insectes herbivores et l'intensité de leurs dégâts sur une essence cible, plantée en monoculture ou en peuplement mélangé à d'autres espèces. La tendance majoritaire est une prévalence des relations de résistance par association : les peuplements mélangés sont moins sujets aux pullulations d'insectes et présentent moins de dommages sur les espèces cibles que dans les monocultures (Jactel & Brockerhoff 2007, Vehviläinen et al. 2007). Des résultats similaires ont été obtenus par Barbosa et al. (2009) sur une plus grande gamme de systèmes mais le résultat n'est réellement probant et significatif que lorsque l'on s'intéresse aux populations d'herbivores et non à leurs dommages.

Consécutivement à la multiplication des expérimentations visant à mettre en évidence des effets de résistance par association dans différents systèmes, une hypothèse antagoniste a émergée. Une communauté végétale plus diversifiée peut entraîner une augmentation des dommages des herbivores sur l'individu et/ou espèce cible, entraînant un mécanisme de susceptibilité par association. Les différentes études synthétiques ont soulevé un possible biais de publication concernant le nombre d'expérimentations ayant mis en évidence et discuté des mécanismes de susceptibilité par association (ex. Parker & Root 1981, Rand 1999, Thomas 1986, White & Whitham 2000), pouvant aboutir à conclure rapidement à la prévalence des effets de résistance par association.

Plus récemment avec le développement de travaux de recherche portant sur les relations entre diversité génétique et herbivorie, certaines études se sont penchées sur les relations intraspécifiques de résistance ou de susceptibilité à l'herbivorie d'un individu cible en association avec des voisins conspécifiques. Les défenses phénologiques, morphologiques et/ou chimiques varient entre individus d'une même espèce. Certains mélanges de génotypes et/ou de phénotypes augmentent ou réduisent les dommages causés par les herbivores sur un "génotype" ou "phénotype" cible, présentant ou non certaines caractéristiques de défense vis-à-vis de ses voisins conspécifiques (ex. Bailey et al. 2006, Cook-Patton et al. 2011).

Effets positif ou négatif des voisins : quels facteurs de variation ?

La multiplication des études expérimentales et synthétiques a permis la mise en évidence de nombreux facteurs expliquant les effets contrastés de résistance et de susceptibilité par association. Les principaux facteurs détaillés concernent l'appartenance taxonomique ou le degré de spécialisation des herbivores. Les effets de concentration de la ressource, les mécanismes d'interférence chimique et/ou visuelle des plantes environnantes ainsi que la qualité des voisins ou leur proximité taxonomique expliquent les variations d'effets des associations végétales sur les herbivores.

Un autre champ étudié est celui de la résistance par association *via* les ennemis naturels des herbivores. La diversité taxonomique et fonctionnelle des prédateurs, leur efficacité de régulation, la compétition entre prédateurs ou la prédation intragilde modifient les effets des ennemis naturels sur les herbivores en lien avec la diversité du voisinage végétal.

Enfin, ces interactions entre diversité végétale et contrôle biologique des herbivores peuvent être conditionnées par l'échelle spatiale à laquelle les études sont menées. Par exemple, la composition de la matrice paysagère influe sur la dispersion des herbivores et des prédateurs.

La résistance ou la susceptibilité par association varient selon l'appartenance taxonomique de l'espèce d'herbivore. Les principaux taxons étudiés, insectes et mammifères, diffèrent par leur mode de détection et de recherche de nourriture (Barbosa et al. 2009). Chez les mammifères, la plupart des études se sont focalisées sur l'effet répulsif de végétation peu appétente pour les grands herbivores, et la facilitation indirecte induite pour la germination d'espèces plus appétentes (ex. Baraza et al. 2006, Anthelme & Michalet 2009 – encart 1).

La gamme de plantes hôtes consommables par une espèce d'herbivore renvoie aux notions de spécialiste et généraliste, parfois proche de la catégorisation en guildes ou en groupes fonctionnels (encart 2). Les herbivores spécialistes consomment les tissus d'une espèce végétale ou d'un petit nombre d'espèces appartenant à un taxon végétal assez restreint (genre). Cela revient à décrire des espèces monophages (consommant une seule espèce végétale) ou oligophages, cette deuxième distinction correspondant à des espèces herbivores se nourrissant de plusieurs espèces apparentées.

A l'inverse, certaines espèces herbivores sont décrites comme polyphages ou généralistes : elles se nourrissent et se développent sur une multitude de plantes-hôtes qui peuvent être phylogénétiquement très éloignées. Un exemple très étudié est celui de la chenille du bombyx disparate *Lymantria dispar*, invasif en Amérique du Nord, qui se nourrit préférentiellement des feuilles d'espèces d'arbres feuillus. En cas de pullulations et par conséquent de raréfaction de sa ressource principale (*Quercus* spp. décidus), les chenilles peuvent élargir leur régime alimentaire aux espèces sempervirentes et aux conifères (Brown et al. 1988).

Ces changements d'hôtes, même s'ils sont tolérés par les espèces généralistes, peuvent avoir des conséquences sur le développement et la croissance de l'insecte. La qualité de la ressource végétale (rapport carbone/azote ou concentration en composés secondaires) diffère entre les espèces végétales consommées (Stockhoff 1993). Plusieurs hypothèses sont ainsi suggérées : un insecte généraliste se nourrit préférentiellement d'une gamme de plantes-hôtes qui optimise sa croissance, ou maximise le nombre d'espèces consommées car ce mélange aura des effets complémentaires bénéfiques pour son développement (Unsicker et al. 2008).

Les effets de résistance ou de susceptibilité aux herbivores d'une plante-cible par association à une communauté végétale spécifique varient en fonction du degré de spécialisation de l'espèce d'insecte herbivore. Les effets de résistance par association semblent plus intenses et plus facilement mis en évidence pour les espèces spécialistes (Jactel & Brockerhoff 2007). Les dommages qu'ils infligent à leur(s) plante(s)-hôte(s) diminuent en peuplements mélangés du fait de la plus faible abondance de leur espèce hôte. L'exemple des insectes dispersés par le vent au stade larvaire illustre cet effet de dilution de la ressource : la probabilité de rencontre avec un arbre hôte diminue dans un peuplement mélangé par rapport à une monoculture (Cappuccino et al. 1998). Inversement, les herbivores généralistes peuvent bénéficier de l'augmentation de la diversité végétale, entraînant des dommages plus élevés sur une espèce cible ou sur la communauté végétale dans son ensemble (Massey et al. 2006, Axmacher et al. 2009, Sobek et al. 2009, Schuldt et al. 2010). Ces résultats confirment ceux de multiples expérimentations qui observent une augmentation de la richesse et de l'abondance des insectes (y compris herbivores) dans les communautés végétales les plus diversifiées (Scherber et al. 2006, Castagneyrol et al. *soumis*).

La communauté végétale environnante peut également jouer un rôle de barrière physique et/ou chimique à la localisation et à la colonisation d'une plante hôte par ses herbivores (Randklofer et al. 2010). Certaines espèces d'insectes herbivores et plus particulièrement les spécialistes utilisent des signaux visuels pour localiser leur plante hôte. La présence d'autres espèces d'arbres (non-hôtes) de taille plus grande ou de couleur différente influe sur la recherche de sites d'oviposition pour les femelles (Moore et al. 1988, Floater & Zalucki 2000, Dulaurent et al. *sous presse*). Dans la strate herbacée, les niveaux d'infestation de plantules diminuent avec l'augmentation de la couverture végétale environnante (Bellocq & Smith 1995, Sun et al. 2000). Les espèces végétales environnantes peuvent émettre une quantité et une diversité importante de composés organiques volatiles : cette augmentation de diversité "chimique" dilue le signal olfactif utilisé par l'insecte herbivore pour reconnaître sa plante-hôte et diminue la probabilité de colonisation (Jactel et al. 2002, Zhang & Schlyter 2004, Jactel et al. 2011).

Dans une communauté, les espèces végétales peuvent être taxonomiquement proches, ce qui conditionne les effets de résistance ou de susceptibilité par association. L'hypothèse de Janzen-Connell, surtout développée en écosystèmes forestiers tropicaux, explique la faible densité d'individus conspécifiques c'est-à-dire de plantules et de plants en régénération sous un arbre de même espèce (Janzen 1970, Connell 1978, Lemen 1981). Les adultes produisent des graines pour l'établissement d'une descendance, mais sont aussi une source d'insectes et de pathogènes pour les cohortes de juvéniles. Cette pression très forte en herbivores et pathogènes favorise la régénération à plus longue distance des plantules conspécifiques, et explique partiellement le très fort niveau de diversité en forêts tropicales (Massey et al. 2006, Norghauer et al. 2008, Norghauer et al. 2010).

Cette hypothèse peut se transposer au niveau interspécifique pour des espèces très proches phylogénétiquement et partageant un cortège d'herbivores et de pathogènes. L'espèce végétale présentant des défenses constitutives plus faibles, et/ou un meilleur apport nutritionnel pour les herbivores, concentre les abondances d'insectes et leurs dommages. La diversification de la communauté végétale environnante entraîne alors un effet de susceptibilité par association (Maetô & Fukuyama 1997, White & Whitham 2000). Une communauté végétale diversifiée peut également être favorable pour un insecte. Plusieurs espèces végétales sont complémentaires pour une même espèce d'insecte à différents stades de son développement. Une espèce végétale est préférée comme source de nourriture lors des premiers stades larvaires alors que le dernier stade larvaire consommera les tissus d'une autre espèce végétale (White & Whitham 2000).

La notion d'ennemis naturels (prédateurs au sens large) fait référence à l'ensemble des espèces et individus qui consomment les herbivores. Ne pouvant pas synthétiser leur propre matière organique (hétérotrophes), ils tirent leur énergie et matière des consommateurs primaires et forment le niveau trophique des consommateurs secondaires. Ils peuvent appartenir à une très grande diversité de taxons que Polis (1999) classe en quatre groupes prépondérants que sont les prédateurs au sens strict, les parasites, les parasitoïdes et les pathogènes (PPPP). Les capacités de déplacement ou d'intensité de régulation des herbivores varient très fortement entre mais également au sein de ces groupes, et ceci spécialement pour la classe des prédateurs au sens strict.

Les effets de la diversité végétale sur la diversité des ennemis naturels et leur efficacité de régulation des populations d'herbivores ont été au centre de nombreuses études. La présence de ressources complémentaires dans la végétation environnante (pollen, nectar) améliore la durée de vie des parasitoïdes, ce qui, par conséquent, augmente le taux de parasitisme de leurs hôtes (Russell 1989, Dulaurent et al. 2011). Les prédateurs sont également favorisés par des effets de complémentarité à l'échelle du paysage ou de la parcelle car la présence d'habitats complémentaires offre des ressources non-substituables (Dunning et al. 1992). Plusieurs espèces de prédateurs cohabitent grâce à la forte diversité de sites de prospection disponible au sein d'un même habitat (Whelan 2001). La complémentarité des niches écologiques occupées par les prédateurs, mesurée par la diversité fonctionnelle d'une communauté, accroît alors l'effet négatif de régulation des herbivores (Philpott et al. 2009). La

présence de plusieurs espèces de prédateurs intervenant sur plusieurs étapes du cycle de la proie ou de l'hôte augmente également le contrôle des populations de ravageurs (Tylianakis & Romo 2010). La distribution spatiale des proies est liée à la complexité de structure du milieu qui affecte les comportements de prédation et de parasitisme des ennemis naturels (Tylianakis & Romo 2010). La complexité en structure, la diversité de sites de prospection ou la présence de ressources complémentaires sont ainsi très liées à la composition de la communauté végétale, qui influe également sur les communautés d'insectes. Il est alors difficile de découpler les relations qui existent entre la diversité végétale (composition, structure), la richesse et l'abondance des insectes herbivores (Morris 2000, Schaffers et al. 2008) et les communautés de prédateurs, aussi bien arthropodes comme les araignées, les carabes, les fourmis ou les staphylinidés (Riihimäki et al. 2005, Schaffers et al. 2008, Vehviläinen et al. 2008) que vertébrés comme les oiseaux insectivores (Greenberg et al. 1997, Philpott et al. 2009).

La dimension spatiale des interactions entre une plante et ses herbivores a été longtemps négligée comme facteur possible de variation des interactions de résistance et de susceptibilité par association (Root 1973). La surface des parcelles utilisées dans les expérimentations de cultures influence les effets de diversification végétale et de résistance aux insectes ravageurs (Bommarco & Banks 2003). Les insectes herbivores réagissent à la concentration des plantes hôtes à des échelles très locales, alors que ces effets peuvent être inexistantes lorsque l'on prend en compte des surfaces plus grandes (Banks 1998, Hambäck et al. 2007, Hambäck et al. 2010). L'effet de résistance par association constaté à une échelle très locale à un temps donné peut s'amenuiser très rapidement du fait de l'existence à plus grande distance de parcelles en monoculture qui font office de sources en insectes et réduisent progressivement l'effet positif d'association locale (Gunton & Kunin 2007). De plus, les insectes utilisent des signaux visuels et/ou olfactifs pour repérer leur plante hôte et la probabilité de rencontre avec cette plante hôte est fortement liée à la capacité de dispersion de l'espèce (Hambäck et al. 2010). L'hétérogénéité spatiale du paysage a donc une importance considérable sur ces effets de résistance à des échelles spatiales. Les variations de structure, de microclimat ou de barrières à la colonisation influent sur la dispersion des insectes entre parcelles (Tscharntke et al. 2007, Hambäck et al. 2010).

De plus, le degré de spécialisation ainsi que les signes éventuels utilisés pour la reconnaissance de la plante hôte par un insecte spécialiste sont susceptibles de varier en prenant en compte cette diversité de recouvrement à l'échelle locale ou plus large. Ces variations spatiales de composition comme l'alternance de parcelles en culture monospécifique et de communautés végétales dites "naturelles" influencent également les prédateurs, arthropodes ou vertébrés (Tscharntke et al. 2007).

Plus spécifiquement pour les oiseaux insectivores, la territorialité et la compétition pour les ressources entre espèces ou entre individus d'une même espèce nécessitent la prise en compte de la dimension spatiale dans la mesure de leur efficacité de prédation (Marshall et al. 2002, Marshall & Cooper 2004). Les espèces d'oiseaux protègent une taille de territoire susceptible de leur fournir une abondance de proies suffisante pour la saison de reproduction.

Certaines espèces d'oiseaux "calculent" un volume optimal de territoire lié à la structure du feuillage et à l'abondance de proies potentielles (Marshall & Cooper 2004).

Ces différentes hypothèses explicatives, sous-jacentes à la mise en évidence de résistance ou de susceptibilité par association, peuvent être résumées dans le schéma suivant (Figure I-2). La multiplication des études expérimentales a permis de synthétiser les facteurs prépondérants influant sur l'intensité des mécanismes de résistance et de susceptibilité par association. Quand les végétaux voisins n'ont pas d'effet ou alors négatif pour les herbivores spécialistes, la plante-cible (ou hôte) bénéficie de résistance par association. Pour les herbivores généralistes, plus les plantes qui composent la communauté sont de qualité inférieure à la plante cible et plus celle-ci risque de concentrer les attaques d'herbivores (susceptibilité par association). D'un point de vue global, au niveau de la communauté végétale, si plusieurs plantes cibles sont étudiées, il est possible de constater des effets de résistance par association pour certaines espèces et de susceptibilité pour d'autres. Le plus souvent, ces effets ont été comparés entre un système de monoculture, simplifié, contre un système plus diversifié à quelques espèces (arbres ou espèces de culture).

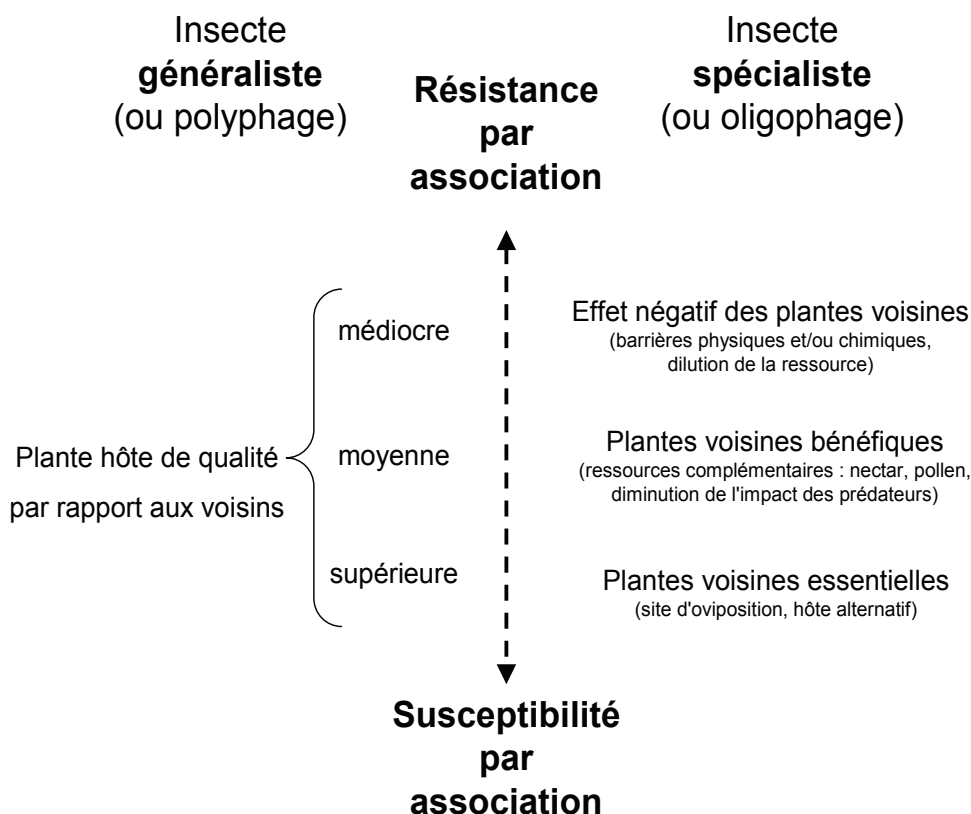


Figure I-2 Schéma représentant les effets d'association végétale positives (résistance) ou négatives (susceptibilité) en fonction du régime alimentaire de l'insecte herbivore et de l'importance du voisinage végétal pour le couple herbivore-plante cible (adapté d'Agrawal et al. 2004, 2006).

Encart 2 : Des "guildes" et groupes d'espèces

Une guildes est définie comme un ensemble d'espèces exploitant une ressource commune avec un mode opératoire similaire. Elle regroupe plusieurs espèces sans tenir compte de leur position taxonomique, mais seulement du recouvrement de leurs niches écologiques. Ce concept permet à la fois de simplifier l'étude des communautés et de garder une approche plus fine que la catégorisation en simple niveau trophique. Une même guildes est représentée dans plusieurs communautés, ce qui permet une comparaison de la diversité ou de la biomasse entre plusieurs biotopes (Root 1967). Les insectes phytophages ont ainsi été classés par guildes en prenant en compte leur impact potentiel sur la plante hôte (Mattson et al. 1998, Eichhorn et al. 2006). Les guildes engendrant les impacts les plus bénins sont les galligènes et les mineurs de feuilles alors que les défoliateurs ("chewers") entraînent des dommages très importants notamment en cas de pullulation ou lors de stades phénologiques prépondérants pour la plante. Est également distinguée la guildes des squeletteuses qui ne consomment que les tissus épidermiques des feuilles, laissant apparaître les nervures ("skeletonisers"). Les suceurs de sève ou les xylophages (Hémiptères, Coléoptères) sont parfois responsables de dégâts importants mais certaines espèces sont particulièrement étudiées car vectrices de pathogènes qu'elles introduisent dans les tissus végétaux (cicadelle de la vigne *Scaphoideus titanus* vectrice d'un phytoplasme responsable de la flavescence dorée, cérambycide *Monochamus galloprovincialis* vecteur du nématode du pin *Bursaphelenchus xylophius*). Dans d'autres taxons, par exemple l'avifaune, Root (1967) décrit des assemblages d'espèces d'oiseaux assemblées en guildes selon leur régime alimentaire et distingue tout d'abord granivores, nectarivores ou encore carnivores. Dans cette dernière guildes, des sous-ensembles peuvent être décrits selon les proies préférées, ou le mode de capture des arthropodes ou encore de la strate de végétation utilisée pour la prospection (Mac Nally 1994).

La notion de groupe fonctionnel a été tout d'abord développée pour les communautés végétales, et correspond à une convergence de caractéristiques biologiques entre espèces et à une fonction ou niche similaire dans l'écosystème (Lavorel 1997). Le groupe fonctionnel fait plus explicitement référence aux traits morphologiques et aux processus écologiques impliqués qu'aux espèces qui le composent (Blondel 2003). Les guildes ont été décrites sur les communautés d'oiseaux et d'insectes prioritairement dans un but de simplification des assemblages et pour relier la diversité de ces groupes à des caractéristiques du milieu ou aux conséquences des activités humaines (fragmentation, cultures, ...). Ces deux concepts sont alors cloisonnés aux modèles d'étude, les groupes fonctionnels étant traditionnellement liés aux végétaux alors que les guildes sont plus souvent définies sur des taxons animaux.

Terrestrial trophic cascades: How much do they trickle? (Halaj & Wise 2001)

L'influence du niveau trophique supérieur des ennemis naturels sur la régulation des herbivores renvoie à un champ bibliographique qui, bien que très proche, s'est développé en parallèle. La bibliographie abordant les notions de cascade trophique et/ou de régulations ascendante et descendante ("bottom-up vs. top-down") a peu fait référence à l'hypothèse de résistance par association *via* les ennemis naturels (mais voir Greenberg et al. 2000 ou Hambäck et al. 2000). La plupart des expérimentations se sont concentrées sur l'impact des prédateurs et des herbivores sur une espèce végétale cible. Les effets des prédateurs sur la communauté végétale entière ("community-level trophic cascades" Polis et al. 2000), ou tout du moins les conséquences de la diminution des dégâts d'herbivores sur une espèce ont été peu développées. Certaines études ont cependant insisté sur les conséquences économiques des effets des prédateurs sur le rendement des parcelles cultivées (ex. Koh 2008) ou sur la dynamique de communautés végétales naturelles (ex. Marquis & Whelan 1994). Le rôle de la communauté végétale environnante sur les cascades trophiques a fait l'objet d'un petit nombre de travaux de recherche jusqu'à présent.

Les prédateurs régulent les populations d'herbivores et diminuent indirectement la pression d'herbivorie sur la végétation, le long de réactions descendantes en cascade (Figure I-3A). Inversement, les ressources du milieu limitent la biomasse végétale, et par conséquent le long de réactions ascendantes, les populations d'herbivores et de prédateurs (Figure I-3B). La diminution de la richesse et de l'abondance des prédateurs et parasitoïdes peut profiter indirectement aux herbivores.

Beaucoup d'études ont prouvé l'existence de cascades trophiques en milieu aquatique : l'exclusion des prédateurs entraîne une forte augmentation de l'abondance des herbivores et une réduction drastique de l'abondance des producteurs primaires (Shurin et al. 2002). Le milieu terrestre semble moins propice à la mise en évidence de cascades trophiques, à la fois en occurrence et en intensité. La forte productivité en milieu aquatique, la proximité de composition cellulaire entre producteurs primaires et herbivores, ainsi que des taux de consommation entre niveaux trophiques largement supérieurs à ceux observés en milieu terrestre, rendent les phénomènes de cascade trophique visibles à très court terme et très intenses (Shurin et al. 2002).

En écosystèmes terrestres, la complexité des organismes impliqués dans les relations tritrophiques atténuent les effets descendants des prédateurs (Schmitz et al. 2000, Halaj & Wise 2001). Les effets directs négatifs des prédateurs sur les herbivores sont localement ou temporairement intenses (Schmitz et al. 2000, Halaj & Wise 2001) mais la persistance d'un "monde resté vert" n'est pas seulement due à la régulation des herbivores par les prédateurs (Hairston et al. 1960, Polis 1999). La majorité des études mettent en évidence une augmentation de l'abondance des herbivores et des dommages sur les plantes quand les prédateurs sont exclus. Autrement dit, les prédateurs régulent les herbivores et diminuent indirectement les dommages sur la végétation. Les conséquences en termes de croissance et

de reproduction sont beaucoup plus variables et le plus souvent plus intenses en systèmes de culture qu'en écosystèmes forestiers et prairiaux (Schmitz et al. 2000, Halaj & Wise 2001). Dans certains systèmes cultivés, il a d'ailleurs été mis en évidence l'importance de la régulation des herbivores par les prédateurs, en particulier les effets positifs des oiseaux insectivores sur le rendement (Mols et Visser 2002, Koh 2008, Whelan et al. 2008).

Les expérimentations testant l'existence et l'intensité de l'effet de prédateurs sur la végétation ont été menées dans de multiples écosystèmes et impliquent une multitude de taxons à chaque niveau trophique. Sans en présenter une liste exhaustive, nous allons maintenant nous concentrer sur celles impliquant les oiseaux insectivores et leurs effets négatifs sur les populations d'arthropodes.

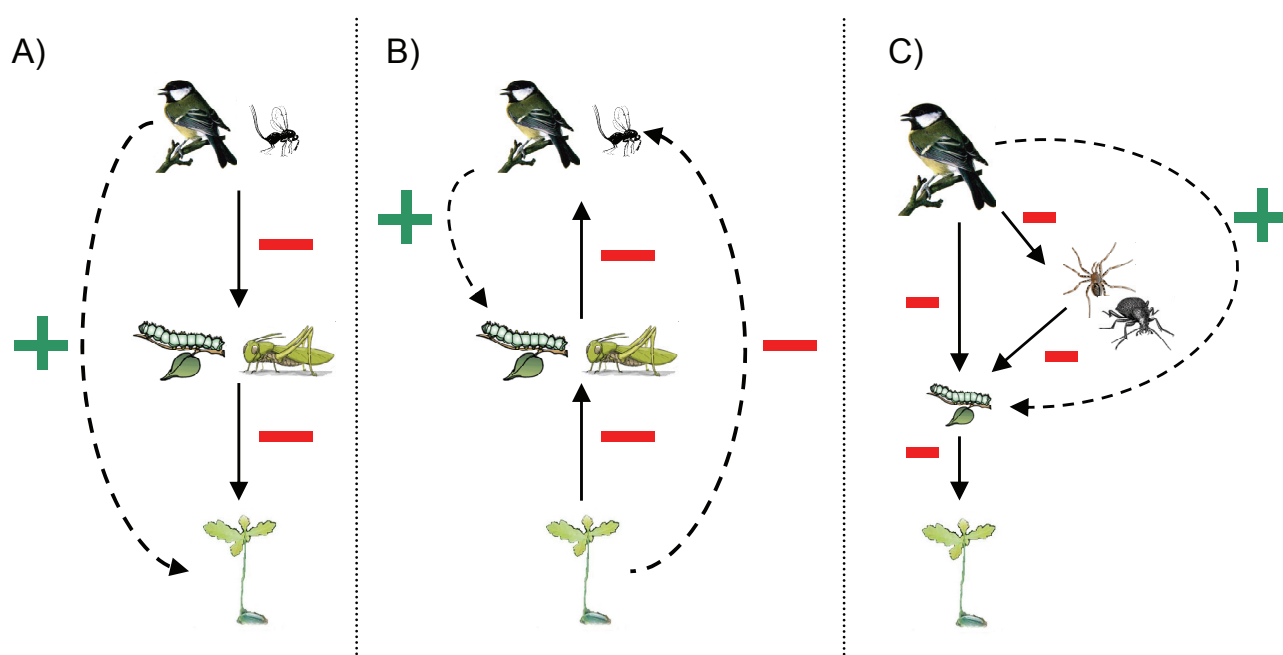


Figure I-3 Schémas présentant A) la cascade trophique initiée par les prédateurs, c'est-à-dire l'effet positif indirect des prédateurs sur les producteurs primaires par régulation des herbivores, B) la limitation de la ressource végétale à disposition pour les herbivores (fonction de la productivité du milieu) qui indirectement limite les populations de prédateurs (et pouvant en retour favoriser les herbivores supportant une plus faible prédation) et C) le mécanisme de prédation intraguilde. Dans un système avec une abondance importante de proies intraguilides ("intermediate predators"), les prédateurs intraguilides ("top predators") consomment les proies intraguilides, ce qui entraîne un effet indirect positif sur les herbivores et donc négatif sur les producteurs primaires.

"Birds help plants" (Mäntylä et al. 2011)

Dans une méta-analyse très récente, Mäntylä et al. (2011) ont montré que les oiseaux insectivores diminuent indirectement les dommages sur la végétation. Les conséquences sur les plantes (croissance, reproduction, survie) sont très variables et globalement faibles à nulles (Mäntylä et al. 2011). Tous les résultats présentés dans cette méta-analyse cherchaient à mettre en évidence les effets de l'exclusion des oiseaux insectivores sur les populations de proies, des insectes herbivores, et indirectement leurs dommages sur la végétation. D'autres études ont manipulé les densités de prédateurs par la capture d'oiseaux insectivores (Murakami & Nakano 2000) ou l'installation de nichoirs, pour localement accroître les populations d'oiseaux insectivores (Sanz 2001). La prédation intraguilde, la densité-dépendance entre communautés de proies et de prédateurs, ou encore les effets indirects de la végétation, sont les principales hypothèses développées pour tenter d'expliquer l'absence ou la faiblesse des effets de régulation des oiseaux insectivores dans certains systèmes.

Largement répandue dans les écosystèmes, la prédation intraguilde semble être un mécanisme susceptible d'atténuer l'intensité des cascades trophiques (Arim & Marquet 2004, Finke & Denno 2005).

Un prédateur intraguilde ("top predator") consomme à la fois des proies appartenant au niveau trophique des consommateurs secondaires (proie intraguilde ou "intermediate predator") et des proies appartenant à celui des consommateurs primaires (proie extraguilde ou herbivore). Les interactions entre ces quatre compartiments se complexifient car la proie intraguilde est elle-même prédatrice d'herbivores. Par exemple, un oiseau insectivore consomme des chenilles de Lépidoptères et des araignées, ces dernières étant elle-mêmes prédatrices de chenilles (Figure I-3C). Ce type de prédation intraguilde est dit asymétrique, alors qu'il est dit symétrique dans le cas où deux arthropodes sont réciproquement la proie et le prédateur de l'autre (à des stades de développement différents par exemple). Les effets d'exclusion ou de disparition d'un des deux prédateurs sont plus difficiles à mettre en évidence puisque les populations du prédateur restant augmentent et compensent la perte d'un des deux protagonistes.

La prédation intraguilde impliquant des oiseaux insectivores est asymétrique : les populations de proies intraguilides ("intermediate predator") sont supposées augmenter lorsque les oiseaux sont exclus ou disparaissent. Quand les proies et prédateurs intraguilides sont présents, les oiseaux insectivores bénéficient indirectement aux populations d'herbivores en régulant les populations de proies intraguilides (Figure I-3C).

Cependant, la méta-analyse réalisée par Mooney et al. (2010) ne met pas en évidence ce mécanisme de compensation de prédation et ces conséquences sur la végétation. Les effets descendants ("top-down") des prédateurs intraguildes sont plus intenses que les mécanismes de compensation de prédation : ils régulent à la fois les populations de proies extraguildes et intraguildes. Le mécanisme de compensation semble pouvoir se produire dans les milieux les moins riches en prédateurs et herbivores. Par exemple, l'exclusion des oiseaux insectivores entraîne une augmentation de l'abondance des araignées chasseuses sur les branches de *Pinus ponderosa* mais les conséquences pour les communautés d'herbivores sont difficilement mises en évidence (Mooney et al. 2006).

Les oiseaux insectivores réagissent à la quantité de ressources disponible et adaptent leurs efforts de prospection aux variations spatiales et temporelles d'abondance de leurs proies (Gale et al. 2001, Whelan & Maina 2005, Barber et al. 2008, Barbaro & Battisti 2011). Les milieux plus productifs favorisent les espèces végétales compétitrices, allouant peu à la défense contre les herbivores, et peuvent abriter des populations importantes d'herbivores mais également de prédateurs (Bridgeland et al. 2010). Des effets de densité-dépendance liés à l'abondance des populations d'herbivores conditionnent la mise en évidence des effets descendants des prédateurs. De nombreux auteurs attribuent l'absence de cascade trophique au sein de leur système d'étude aux faibles densités en insectes herbivores (Lichtenberg & Lichtenberg 2002, Low & Connor 2003, Barber & Marquis 2009).

En augmentant artificiellement les ressources (fertilisation) ou le long de gradients en disponibilité de l'eau, l'accroissement de la biomasse végétale et/ou de l'appétence des végétaux favorise la biomasse en herbivores associée (Forkner & Hunter 2000, Gruner 2004, Mazia et al. 2004). Les relations avec le niveau trophique supérieur des prédateurs s'atténuent même si des effets de concentration des arthropodes prédateurs sont observés sur les plants fertilisés et présentant des densités de proies plus importantes (Forkner & Hunter 2000, Bridgeland et al. 2010).

Des variations intra et interannuelles de l'intensité de la régulation des proies par les oiseaux insectivores sont fonction de la disponibilité des proies et du comportement des prédateurs. Les proies les plus faciles d'accès (donc les moins coûteuses énergétiquement à capturer) et les plus nutritives seront privilégiées durant les saisons de reproduction ou pré-migratoires. La pression d'insectivorie par les mésanges devient plus forte sur les araignées en saison froide alors que les larves de Lépidoptères sont privilégiées durant la saison de reproduction (Banbura et al. 1994). De la même manière, ces effets de densité-dépendance sont observés sur les espèces végétales très défendues chimiquement ou morphologiquement. L'effet des prédateurs généralistes comme les oiseaux insectivores est faible à inexistant du fait de l'abondance très faible des proies, elles-mêmes limitées par l'appétence de la végétation. Dans ces études, les herbivores les plus abondants sont des insectes spécialistes, souvent adaptés aux fortes concentrations en composés secondaires, et à mode de vie endophyte donc peu soumis à la prédation par les oiseaux insectivores (Sipura 1999).

Le mode de vie des herbivores influence fortement leur sensibilité à la prédation par les oiseaux insectivores (Hawkins et al. 1997). Les populations de mineuses ou de galligènes sont très peu prédatées par les oiseaux insectivores du fait de leur mode de vie endophyte donc peu accessibles à des animaux de forte taille. Certaines études ont cependant montré des effets non négligeables des oiseaux insectivores sur les populations de chenilles enrouleuses et/ou plieuses de feuilles ("leaf roller" and "leaf tyer") reflétant des adaptations locales des prédateurs à la ressource dominante (Murakami 1999). Le régime alimentaire de la plupart des oiseaux insectivores forestiers est constitué de larves de chenilles (Lépidoptères) ou de tenthrèdes Symphytes (Hyménoptères) (Kristin & Patocka 1997). En systèmes prairiaux, les Orthoptères influent sur les communautés végétales par leur herbivorie sélective sur des espèces appétentes (Corcket et al. 2003, Schmitz 2006). Ils constituent une part importante du régime alimentaire d'espèces d'oiseaux insectivores plutôt inféodés aux milieux ouverts (Joern 1986, Bock et al. 1992, Belovsky & Slade 1993, Kaspari & Joern 1993).

A échelle plus locale, la structure de la végétation influence les arthropodes mais aussi les comportements de recherche de proies des oiseaux insectivores ("foraging"). En systèmes prairiaux, la prospection peut être entravée par un couvert végétal herbacé trop important (Groner & Ayal 2001, Whittingham & Devereux 2008). En systèmes forestiers, l'architecture des feuilles ou des branches diffère selon les espèces forestières et conditionne les sites favorables aux différentes guildes d'oiseaux insectivores, en fonction de leur mode de capture des proies (Robinson & Holmes 1982, Whelan 2001, Park et al. 2008 – encart 2).

L'augmentation de la diversité en structure et en composition de la communauté végétale favorise les communautés d'arthropodes (Lawton 1983, Shaffers et al. 2008). Cette augmentation en abondance des proies potentielles ne se traduit pas obligatoirement par une plus forte intensité de prédation. La prospection et le succès de capture pour les oiseaux insectivores sont limités par la disponibilité des proies et diminués par la complexification en structure de la communauté végétale (Romanowski & Zmihorski 2008, Schaub et al. 2010).

Système d'étude : la forêt des Landes de Gascogne

Le plateau des Landes de Gascogne s'étend sur environ un million d'hectares, dont 75% sont boisés (environ 990 000 ha, IFN 2005). Ses principales caractéristiques sont un substrat sableux et de faibles variations du gradient hydrique, qui ont pour conséquences une variabilité faible de la composition floristique et de la structure de végétation sur l'ensemble du massif forestier. Les forêts sont dominées par une seule essence plantée en monoculture : le pin maritime *Pinus pinaster* avec environ 82% de recouvrement des surfaces boisées, hors coupes rases.

La diversité en autres essences est peu importante : seules subsistent quelques essences feuillues natives qui se développent en sous-étage des plantations de pin maritime (soit environ 3,5% de la surface boisée estimée) ou dans des îlots relictuels de faible superficie (environ 12,5% de la surface boisée) pérennisés pour la chasse (palombières) ou associés aux habitations humaines. Les essences feuillues les plus représentées sont le chêne pédonculé (*Quercus robur* ; essence dominante avec 8% environ du recouvrement en feuillu), le chêne tauzin (*Q. pyrenaica* ; dans les zones les plus sèches), le chêne vert (*Q. ilex* ; peu répandu sur le plateau mais densités assez fortes sur le cordon littoral) ainsi que le bouleau verruqueux (*Betula pendula* ; dans les zones les moins drainées). D'autres espèces feuillues sont retrouvées à proximité des cours d'eau (ripisylves) comme les aulnes et saules, avec un recouvrement très localisé à ces zones plus humides et peu propices à la plantation de pins et aux travaux associés.

Le faible recouvrement des essences feuillues est lié aux activités humaines qui ont fortement ralenti leur dynamique de régénération et de colonisation depuis quelques siècles. Le cycle sylvicole du pin maritime influe profondément sur la structure du paysage landais avec une durée de rotation d'une quarantaine d'années (Trichet et al. 1999). Les coupes rases effectuées régulièrement limitent la régénération et le développement d'espèces longévives comme les chênes.

Au delà des ces activités anthropiques, de nombreux massifs forestiers européens présentent un déficit important de régénération (Thomas et al. 2002). Le renouvellement des essences forestières feuillues, de façon naturelle ou assistée, est un objectif prioritaire des gestionnaires forestiers depuis quelques décennies. Les stades de germination et de développement des plantules sont des étapes cruciales dans la dynamique des écosystèmes forestiers et de multiples agents biotiques et abiotiques vont imposer des pressions de sélection très fortes sur ces stades juvéniles. Parmi ces agents, l'herbivorie par les insectes a souvent été négligée.

Les oiseaux constituent une part importante de la biodiversité du massif landais et des écosystèmes forestiers en général. Parmi eux, les oiseaux insectivores consomment une quantité très importante d'arthropodes et notamment d'insectes herbivores (Kristin & Patocka 1997). La régulation des insectes herbivores par ces prédateurs est un processus important à quantifier lors de ces stades de régénération (Marquis & Whelan 1994).

De plus, des travaux de recherche et des inventaires naturalistes effectués dans ce massif forestier ont montré l'importance des essences feuillues pour la conservation de la biodiversité associée. Les régénérations de ces espèces constituent pour le massif forestier des Landes de Gascogne un objectif important pour maintenir la diversité des types d'habitats forestiers (ONF 2011). De nombreuses espèces d'oiseaux, d'araignées, de coléoptères ou de lépidoptères sont inféodées aux parcelles feuillues ou aux peuplements mixtes de pins et de feuillus (Barbaro et al. 2005, van Halder et al. 2008, Barbaro & van Halder 2009). Certaines espèces d'oiseaux cavernicoles ont également besoin des îlots feuillus pour trouver des sites de nidification (Barbaro et al. 2008).

Les essences forestières feuillues ont également montré un rôle possible de protection contre certains ravageurs du pin maritime. La présence de ces essences minoritaires favorise les prédateurs et parasitoïdes d'insectes ravageurs, notamment la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* (Dulaurent et al. 2011) ou la pyrale du tronc *Dioryctria sylvestrella* (Jactel et al. 2002). De récents rapports préconisent la préservation de ces essences sous forme de haies en bords de parcelle, d'îlots (conservation d'accrus) ou encore de laisser la dynamique naturelle de régénération dans certaines parties des parcelles de plantation.

Les essences forestières feuillues sont au niveau régional d'une importance considérable pour de multiples aspects, tant au niveau de la conservation de la biodiversité associée qu'à la résistance des peuplements de pin maritime aux ravageurs.

Problématique et objectifs de la thèse

La forêt des Landes de Gascogne est un milieu propice à la mise en place d'expérimentations visant à démontrer l'importance des effets de la prédation par les oiseaux insectivores sur les insectes herbivores et de leurs dégâts engendrés sur les plantules de feuillus. La mosaïque de peuplements forestiers, parcelles en monoculture, peuplements mixtes ou îlots relictuels de feuillus, permet de manipuler les effets de composition végétale sur les interactions tritrophiques. Les communautés d'oiseaux, d'insectes et de plantes varient avec la composition des parcelles mais les contraintes abiotiques restent sensiblement les mêmes.

L'étude de l'influence de facteurs écologiques d'origine biotique sur la régénération des feuillus permettrait de mieux comprendre la dynamique de ces essences dans le massif forestier landais.

Les objectifs de cette thèse sont donc de tester les hypothèses reliant la composition des parcelles forestières à plusieurs échelles spatiales, les impacts indirects des oiseaux insectivores et les dommages d'insectes herbivores sur les plantules d'essences forestières feuillues.

- 1) La composition du voisinage végétal influence les relations entre une plante-cible et ses herbivores. Dans la forêt landaise et sa mosaïque de peuplements, nous avons testé l'hypothèse que la différence entre espèce de plantules et espèce dominante de la strate arborée conditionnait les dégâts d'insectes herbivores.
- 2) Le voisinage végétal local des plantules ainsi que la diversité de la strate arborée peuvent augmenter les dommages des insectes herbivores généralistes. Nous avons donc étudié les effets de composition et de la présence de voisinage végétal local sur les intensités d'herbivorie.
- 3) Les communautés d'oiseaux insectivores et leur efficacité de prédation sur les arthropodes varient en fonction des peuplements forestiers et de la structure de la végétation. Nous avons testé les effets de leur exclusion dans différents habitats forestiers ainsi qu'en présence ou absence de végétation environnante.
- 4) Les guildes d'insectes herbivores, et leur degré de spécialisation, répondent différemment à la communauté végétale environnante. Nous avons émis les hypothèses suivantes : les insectes généralistes et leurs dégâts sont plus abondants dans les parcelles plus riches ou plus proches taxonomiquement des espèces de plantules. Inversement, les insectes spécialistes sont affectés négativement par la structure de la végétation environnante à une échelle spatiale beaucoup plus locale.

Ce manuscrit comprend trois chapitres, rédigés sous forme d'articles scientifiques :

Chapitre 2 : Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats (*Oecologia*, *sous presse*)

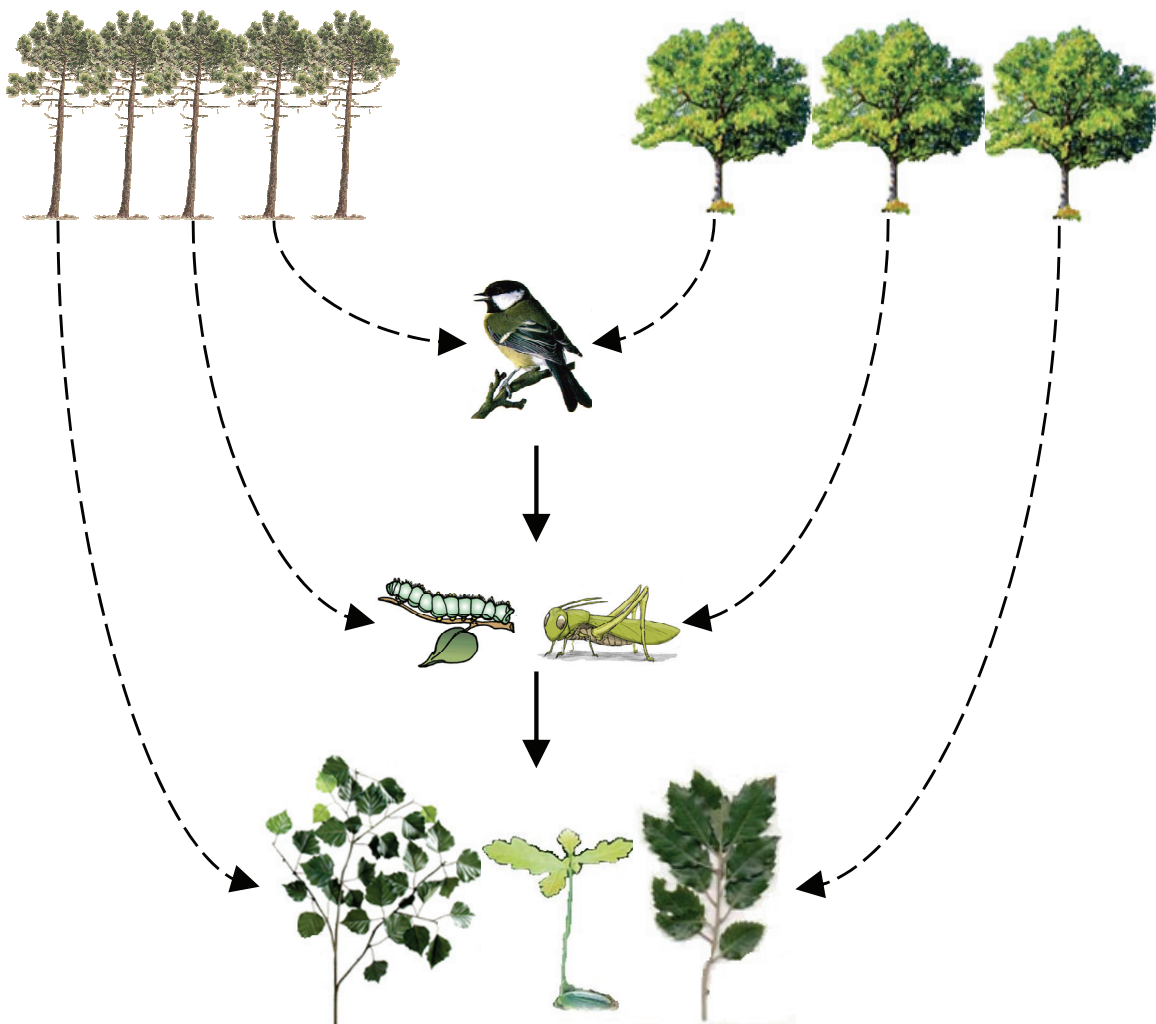
Chapitre 3 : Plant neighbours mediate bird predation effects on arthropod abundance and herbivory (*Oikos*, *refusé en seconde révision 05/08*)

Chapitre 4 : Influence of surrounding vegetation on insect herbivory: a matter of spatial scale and herbivore specialization (*soumis à Basic and Applied Ecology*)

Une discussion générale où plusieurs résultats complémentaires sont ensuite apportés constitue le cinquième chapitre.

Chapitre 2

Effets contrastés de la prédation par les oiseaux insectivores sur les dommages d'insectes herbivores sur des plantules dans différents types de peuplements forestiers



Objectifs :

Évaluer l'impact indirect des oiseaux insectivores sur la régulation de l'herbivorie par les insectes sur trois espèces de plantules feuillues.

Étudier la relation entre espèce dominante de la canopée (type de peuplement) et intensité des interactions tritrophiques

Résumé de l'article :

Les intensités des interactions entre les plantes et les insectes herbivores varient en fonction de la composition du peuplement forestier et de l'espèce végétale cible. De plus, les ennemis naturels comme les oiseaux insectivores sont susceptibles de réguler les dommages des herbivores. Afin de tester si l'effet indirect des oiseaux insectivores varie entre types de peuplements et/ou entre espèce végétale cible, les dommages d'insectes herbivores ont été mesurés pendant deux saisons de végétation sur des plantules de bouleau verruqueux *Betula pendula*, de chêne pédonculé *Quercus robur* et de chêne vert *Q. ilex*, transplantées sous des cages excluant les oiseaux insectivores ou en condition témoin. Ces transplantations ont été réalisées dans des parcelles de pin maritime, des îlots natifs composés majoritairement de chêne pédonculé et de bouleau, et des parcelles de chênes exotiques (chêne rouge *Q. rubra* essentiellement).

La cascade trophique initiée par les oiseaux insectivores, autrement dit l'effet indirect positif des oiseaux insectivores sur la végétation, est mise en évidence sur les plantules de bouleau, et dans les parcelles de pin maritime, quelque soit l'espèce de plantule transplantée. Les dommages des insectes herbivores sont plus intenses dans les parcelles de feuillus (exotiques et natifs) mais leur régulation est prépondérante dans les parcelles de pin où les communautés d'oiseaux insectivores sont les moins riches et les moins abondantes.

Article accepté dans Oecologia (Annexe 2)

Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats

Abstract

According to the associational resistance hypothesis, neighbouring plants are expected to influence both the insect herbivore communities and their natural enemies. However, this has rarely been tested for the effects of canopy trees on herbivory of seedlings. One possible mechanism responsible for associational resistance is the indirect impact of natural enemies on insect herbivory, such as insectivorous birds. But it remains unclear to what extent such trophic cascades are influenced by the composition of plant associations (i.e. identity of ‘associated’ plants). Here, we compared the effect of bird exclusion on insect leaf damage for seedlings of three broadleaved tree species in three different forest habitats. Exclusion of insectivorous birds affected insect herbivory in a species-specific manner: leaf damage increased on *Betula pendula* seedlings whereas bird exclusion had no effect for two oaks (*Quercus robur* and *Q. ilex*). Forest habitat influenced both the extent of insect herbivory and the effect of bird exclusion. Broadleaved seedlings had lower overall leaf damage within pine plantations than within broadleaved stands, consistent with the resource concentration hypothesis. The indirect effect of bird exclusion on leaf damage was only significant in pine plantations, but not in exotic and native broadleaved woodlands. Our results support the enemies hypothesis, which predicts that the effects of insectivorous birds on insect herbivory on seedlings are greater beneath noncongeneric canopy trees. Although bird species richness and abundance were greater in broadleaved woodlands, birds were unable to regulate insect herbivory on seedlings in forests of more closely related tree species.

Keywords

Tritrophic interactions - Insectivorous birds - Resource concentration hypothesis

Natural enemies hypothesis - Seedling herbivory

Introduction

The relative importance of different mechanisms regulating patterns of insect herbivory in plant communities is still a matter of debate. In particular, insect herbivory is thought to depend on intrinsic plant resistance traits, as a given plant species may experience different rates of herbivory depending on the identity and concentration of neighbouring plants. This is one of the principles of the “associational resistance” theory (Barbosa et al. 2009). Two main hypotheses have been proposed to explain associational resistance: the resource concentration hypothesis and the natural enemies hypothesis (Root 1973; Russell 1989). The resource concentration hypothesis states that the likelihood of a plant being located by herbivores, i.e. its apparency (Karban 2010), is influenced by the relative abundance and the nature of neighbouring plants. In more diverse plant communities, a given host plant is proportionally less frequent and can be hidden by neighbouring non-host plants. The natural enemies hypothesis suggests that richer plant assemblages offer a greater array of complementary food and habitat resources that benefit natural enemies which can, in turn, control herbivores more effectively (Root 1973; Russell 1989).

It has been suggested that the resource concentration hypothesis may account for a significant part in the reduction of damage from specialised herbivores within diverse plant communities (Finch and Collier 2000; Björkman et al. 2010). In particular, the association of noncongeneric plant species with contrasting morphological or semiochemical traits can greatly reduce the ability of host-specific herbivores to locate, colonise and exploit their host plants (Jactel and Brockerhoff 2007). However, while some studies observed clearly reduced insect herbivory in more diverse forests (Jactel and Brockerhoff 2007), others found no clear evidence for this (Vehviläinen et al. 2006). Depending on the presence of host tree species in mixed forest, there can even be an opposite effect (Vehviläinen et al. 2007) that may be attributable to associational susceptibility (Barbosa et al. 2009).

Most previous studies on this subject focussed on canopy trees, but the same issues apply to seedlings and saplings which represent a critical developmental stage for forest regeneration. Interestingly, similarly varying responses of insect herbivory were observed on young trees along tree diversity gradients or underneath other adult tree species, with examples of more (White and Whitham 2000; Schuldt et al. 2010) or less damage (Maetô and Fukuyama 1997; Sobek et al.

2009). Tree seedlings can be expected to experience a higher risk of insect herbivore spillover from conspecific canopy trees (Maetô and Fukuyama 1997; Pigot and Leather 2008), according to the Janzen–Connell hypothesis (Norghauer et al. 2010).

Surprisingly few studies have investigated the role of natural enemies in controlling insect herbivory on tree seedlings along ecological gradients (Riihimäki et al. 2005; Kaitaniemi et al. 2007; Sobek et al. 2009). These provide some support for the occurrence of top-down control of forest insects by natural enemies, which may be tree species-dependent. However, these studies only focused on predatory insects. Vertebrates predators, such as birds (Bock et al. 1992), lizards (Dial and Roughgarden 1995) and bats (Kalka et al. 2008), can significantly reduce populations of herbivorous arthropods and indirectly limit damage and/or promote vegetation growth (Mooney et al. 2010; Mäntylä et al. 2011). However, the indirect effect of predators on plant biomass via a trophic cascade is highly variable due to compensation effects at the herbivore or plant levels (Pace et al. 1999).

In temperate forests, insectivorous birds are among the most important predators of herbivorous insects, especially Lepidoptera and Hymenoptera (Holmes et al. 1979; Glen 2004). Several studies have reported an increase of leaf damage when insectivorous birds were experimentally excluded using caged plants (Atlegrim 1989; Marquis and Whelan 1994; Sipura 1999; Mazía et al. 2004; Van Bael et al. 2008), whereas others reported more limited effects (Forkner and Hunter 2000; Low and Connor 2003). Insectivorous birds are considered as an element of indirect plant defences (Price et al. 1980) with many documented top-down effects on insect herbivores (Whelan et al. 2008).

The identity of the focal plant species may be important to explain both the influence of natural enemies (Vehviläinen et al. 2008), such as insectivorous birds, and the effect of host concentration on insect herbivory. Plants differ in their physical characteristics (e.g. architecture, foliage structure), which provides insectivorous birds with a wide variety of distinct foraging substrates, which, in turn, may influence trophic cascades (Marquis and Whelan 1996; Whelan 2001). Plant species also present different constitutive defences (Sipura 1999) or volatile organic compounds (Mäntylä et al. 2008) that have been demonstrated to affect both insect herbivory and insectivorous bird foraging.

In this study, we investigated the importance of bird predation and host resource concentration as mechanisms affecting insect herbivory. We designed a manipulative experiment

in the Landes de Gascogne forest, the largest pine plantation forest in Europe. Previous studies in such forests have shown that deciduous trees at the understorey level or as remnants of natural forests provide key resources or habitat to several insect and bird taxa in this context of conifer plantations (Barbaro et al. 2005; Brockerhoff et al. 2008; van Halder et al. 2008). To improve the management of planted forests for the benefit of biodiversity, it is therefore important to know more about how stand composition may affect the impact of insect damage on these broadleaved species at their most susceptible developmental stages, i.e. seedlings and saplings (Vásquez et al. 2007).

We tested the effect of the identity of the plant species by comparing the level of insect herbivory on seedlings of three native broadleaved species: silver birch (*Betula pendula*), pedunculate oak (*Quercus robur*) and holm oak (*Q. ilex*). We then examined the resource concentration hypothesis, and, more specifically, the importance of taxonomic similarity between seedlings and canopy tree species, by experimentally planting seedlings of these native broadleaved trees within three forest habitats: native broadleaved, exotic broadleaved, and native conifer habitat. We hypothesised that deciduous seedlings planted within stands composed of conspecific deciduous tree species would experience higher leaf damage than when they are planted into conifer stands. To test the enemies hypothesis, we estimated the effect of removing bird predation on insect herbivory by planting seedlings within bird enclosure cages. We hypothesised that bird predation would be higher in pine stands where deciduous seedlings represent sources of alternative prey.

Materials and methods

Study site

The study was carried out in the Landes de Gascogne forest, south-western France, a region covered by ca 10,000 km² of planted forests of native maritime pine *Pinus pinaster*. The climate is thermo-Atlantic and soils are podzols established on several meters of sandy deposit. The study sites are located ca 40 km south of Bordeaux (44°44'N, 00°46'W) near the field research centre of the French National Institute for Agricultural Research (INRA). This area is dominated by a mosaic of maritime pine plantations of different ages with small deciduous forest remnants. These woodlands are dominated by native pedunculate oak *Quercus robur* and silver birch *Betula pendula* with scattered holm oaks *Q. ilex*. A few plantations of exotic oak species (red oak *Q. rubra* and Bartram's oak *Q. heterophylla*) also occur in the area. The understorey vegetation is relatively species-poor, due to both nutrient-poor acidic soils and intensive stand management. Dominant understorey species are common bracken (*Pteridium aquilinum*), various herbaceous species such as *Molinia caerulea* and *Pseudarrhenaterum longifolium*, dwarf and common gorse (*Ulex minor*, *U. europaeus*), heather species (*Erica scoparia*, *E. cinerea*, *Calluna vulgaris*), glossy buckthorn (*Frangula alnus*) and European honeysuckle (*Lonicera periclymenum*).

Experimental design

To test for an effect of contrasting forest habitats, we selected 20 stands comprising 6 stands of maritime pine, 6 stands of exotic oaks (*Q. rubra* or *Q. heterophylla*) and 8 native woodlands dominated by *Q. robur* and *B. pendula*. In these 20 stands, we established two experimental units to compare two treatments: control and bird exclusion. Both treatments were located in the same stand but 5–10 m from each other to avoid any potential disturbance by birds foraging in control areas. The bird enclosure was a cage measuring of 100 9 100 9 100 cm fenced off with wire netting (15 9 15 mm mesh). This treatment allowed insects to access seedlings while excluding all insectivorous birds including the smallest species recorded from the experimental plots (wren, *Troglodytes troglodytes*, and firecrest, *Regulus ignicapillus*).

In the control treatment, seedlings were left uncaged so that herbivorous insects were left exposed to bird predation. A comparison of the microclimatic conditions between treatments was undertaken at the beginning of the experiment (using Hobo; Onset Computer, Bourne, USA). This showed that exclusion cages had no significant effect on soil humidity, air temperature and relative humidity (Wilcoxon matched-pairs signed-ranks tests).

In March 2007, two seedlings each of silver birch *B. pendula*, *Q. robur* and *Q. ilex* were transplanted together as an experimental unit of six seedlings. Seedlings were 1 year old and had the same south-western France origin. They were planted ca. 40 cm apart from each other and the position of each species was randomly assigned. Experimental units were protected by an exclusion cage (cage treatment) or left uncaged (control). The same paired design was replicated in the 20 experimental forest stands, for a total of 240 transplanted seedlings (2 seedlings x 3 species x 2 experimental units x 20 stands).

Herbivory measures

Nondestructive assessments of insect herbivory were performed by visual inspection of all leaves on every seedling (insect species in Supplemental Material Table II-S2). Damaged leaf area was estimated using transparent plastic grids of two different mesh sizes (0.25 and 1 cm²). The smaller grid was used on leaves smaller than 6 cm² for greater accuracy. A percentage of leaf area removed (LAR) was calculated for each leaf and averaged per seedling. Intact leaves were recorded as 0% LAR. Within the same unit, the two seedlings of the same species were considered as pseudo-replicates and their herbivory rates were averaged. The response variable was therefore calculated as the percent LAR per species for each experimental unit. Herbivory measures were performed during two growth seasons (2007 and 2008), with assessments in May (early season) and July (mid-season) and a final assessment in September 2008.

Bird censuses

Bird communities were censused in nine of the sampled stands, providing three representative replicates of the three forest habitats. We used the point-count method with two visits during early and late breeding seasons of 2007. We recorded all birds heard and seen during the two 20-min visits and used the maximal abundance across the two visits for a given species to obtain species richness and abundance for each stand (see Barbaro et al. 2005). We classified all the species recorded according to their diet and foraging guild (Barbaro and van Halder 2009), and kept for further analyses only the insectivorous species likely to forage on the experimental seedlings (Supplemental Material Table II-S1).

Statistical analyses

To compare herbivory rates between seedling species and forest habitats, linear mixed-model analyses (Pinheiro and Bates 2004) were performed with the procedure lme (R software; R Development Core Team 2008) using LAR estimated in the control treatment at each period of assessment as response variables. We used fixed effects for seedling species, forest habitat and their interaction and a random effect for forest stand within forest habitat.

To test the effect of bird exclusion on herbivory rates according to forest habitats, we performed a second set of linear mixed-model analyses. We used fixed effects for forest habitat, bird exclusion treatment and their interaction and a random effect for forest stand within forest habitat. Analyses were performed separately on LAR values for each seedling species and each date of assessment. Repeated-measures analysis was not used to avoid confounding within-year and between-year repeated measures.

In all linear mixed-models, LAR data were arc-sine transformed to meet the assumptions of normality and homoscedasticity, which were verified by graphical analyses and Shapiro–Wilk tests on model residuals. Multiple comparisons were conducted to test for difference between seedling species or forest habitats using Tukey’s HSD test.

Insectivorous bird richness and abundance were analysed by Kruskal–Wallis rank sum tests followed by Behrens–Fisher multiple comparisons to test for difference between the three forest habitats.

Ultimately, we estimated the magnitude of the effect of bird exclusion on LAR in seedlings throughout the 2 years of assessments (i.e. the difference in LAR between control and exclusion cage treatments). We tested how this magnitude varied with seedling species and forest habitat (Nakagawa and Cuthill 2007) by calculating Hedge's effect size (d) for each combination of seedling species 9 forest habitat, using stands within habitat types as replicates. All censuses were pooled following the method proposed by Borenstein et al. (2009) for repeated measurements within a study. For each combination of seedling species 9 forest habitat, mean LAR values were averaged across the five census dates. The averaged standard deviation was calculated as the mean standard deviations in each date weighted by the correlation coefficients between dates. The effect size was calculated as:

$$d = J[(X_{BE} - X_{CTL}) / S]$$

with X_{BE} representing the mean LAR per species and forest habitat in the bird exclusion treatment, X_{CTL} the mean LAR for the control treatment, S the pooled standard deviation and J a factor that corrects for potential bias due to small sample sizes (Hedges and Olkin 1985). An effect size was considered as significantly different from zero if its bias-corrected bootstrap confidence interval did not bracket the null value (based on 9,999 iterations). Metaanalyses were carried out using METAWIN 2.0 software (Rosenberg et al. 2000).

Results

Seedling species response to insect herbivory

The three seedling species exhibited significantly different defoliation levels (LAR) in the control treatment for all the five assessment periods over the two study years ($F = 18.64, 45.74, 16.82, 10.26$ and 21.34 , respectively, $P < 0.01$). *Quercus ilex* seedlings were less damaged ($7.5 \pm 0.6\%$ mean LAR \pm SE) than the deciduous species, *Q. robur* ($17.8 \pm 1.1\%$) and *B. pendula* ($20.2 \pm 1.7\%$). The two deciduous species did not show any significant difference in LAR, except in July 2007 when *B. pendula* seedlings were more damaged than *Q. robur* seedlings ($|z| = 3.17$, $P = 0.005$) and in May 2008 when *Q. robur* seedlings were more damaged than *B. pendula* ($|z| = 3.78$, $P = 0.001$). Due to the strong seedling species effect on insect herbivory, further analyses on the effects of forest habitat and bird exclusion were therefore conducted separately for each species.

Effect of forest habitat on insect herbivory

Forest habitat had a significant effect on insect herbivory in the control treatment where birds were not excluded, but this effect differed between the three seedling species and the five periods of assessment. LAR in *B. pendula* seedlings was significantly lower in pine plantations than in exotic and native oak and birch woodlands only in May 2007 (Table II-1; Fig. II-1). For *Q. ilex* seedlings, no effect of forest habitat on herbivory was detected in 2007, but in May and September 2008 insect herbivory was significantly lower within pine plantations than within native oak and birch woodlands (Table II-1; Fig. II-1). Herbivory was intermediate within exotic oak woodlands. Forest habitat had a strong effect on herbivory for *Q. robur* seedlings in 2007, LAR being consistently lower within pine plantations than within native oak woodlands (Table II-1; Fig. II-1). Again herbivory rates were intermediate within exotic oak woodlands. These trends persisted in May and July 2008, but differences were not significant because of large between-stand variations.

Table II-1

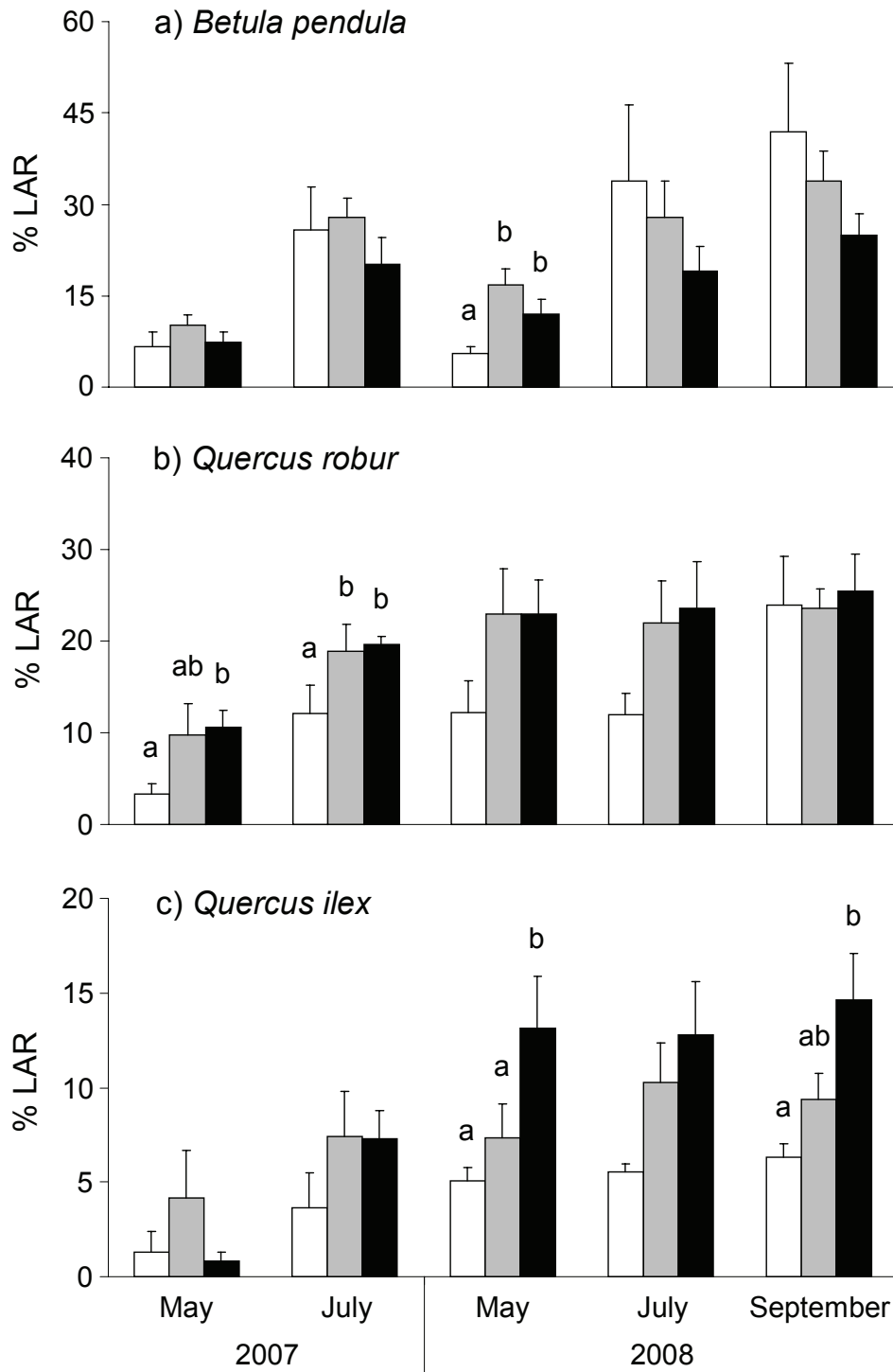
Results of Tukey's HSD tests of the effects of forest habitat on leaf area removed (LAR %) by herbivorous insects for three seedling species Values show |z|-statistics for each comparison

Date	Forest Habitat	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus ilex</i>
May 2007	Pine vs Native	0.55	2.54 *	0.15
	Pine vs Exotic	1.49	1.80	1.26
	Exotic vs Native	1.05	0.62	1.50
July 2007	Pine vs Native	0.80	2.54 *	1.86
	Pine vs Exotic	0.43	2.09	1.68
	Exotic vs Native	1.26	0.30	0.06
May 2008	Pine vs Native	2.59 **	2.11	2.44 *
	Pine vs Exotic	3.96 ***	1.92	0.41
	Exotic vs Native	1.64	0.07	2.00
July 2008	Pine vs Native	1.38	2.00	2.29
	Pine vs Exotic	0.46	1.70	1.48
	Exotic vs Native	0.82	0.17	0.71
September 2008	Pine vs Native	1.65	0.34	3.23 **
	Pine vs Exotic	0.72	0.11	1.28
	Exotic vs Native	0.83	0.22	1.87

Pine pine plantations, *Native* native deciduous woodlands, *Exotic* exotic deciduous woodlands

* P < 0.05 ; ** P < 0.01 ; *** P < 0.001

Figure II-1 Mean (+SE) percent leaf area removed (% LAR) by insects in control treatment on **a** *Betula pendula*, **b** *Quercus robur* and **c** *Quercus ilex* seedlings planted in pine plantations (white bars), exotic woodlands (grey bars) and native woodlands (black bars) at the five assessment dates. Analyses were performed separately for each seedling species and each assessment date and different letters above bars indicate significant differences between forest habitats (at $P < 0.05$)



Effect of forest habitat on insectivorous bird communities

Forest habitat had a significant effect on insectivorous bird richness and abundance (Kruskal–Wallis $H = 6.83$, $P = 0.033$ and $H = 6.54$, $P = 0.038$, respectively). More bird species and individuals occurred in exotic and native deciduous woodlands than in pine plantations (multiple comparisons all significant, $P < 0.001$). Native deciduous woodlands had the highest mean richness ($R \pm SE$) and abundance ($A \pm SE$) of insectivorous birds ($R = 14.7 \pm 0.7$ and $A = 29.0 \pm 2.0$), exotic deciduous woodlands were intermediate ($R = 13.3 \pm 0.3$ and $A = 23.3 \pm 1.3$), whereas pine plantations had the lowest richness and abundance ($R = 9.7 \pm 0.3$ and $A = 19.5 \pm 0.6$).

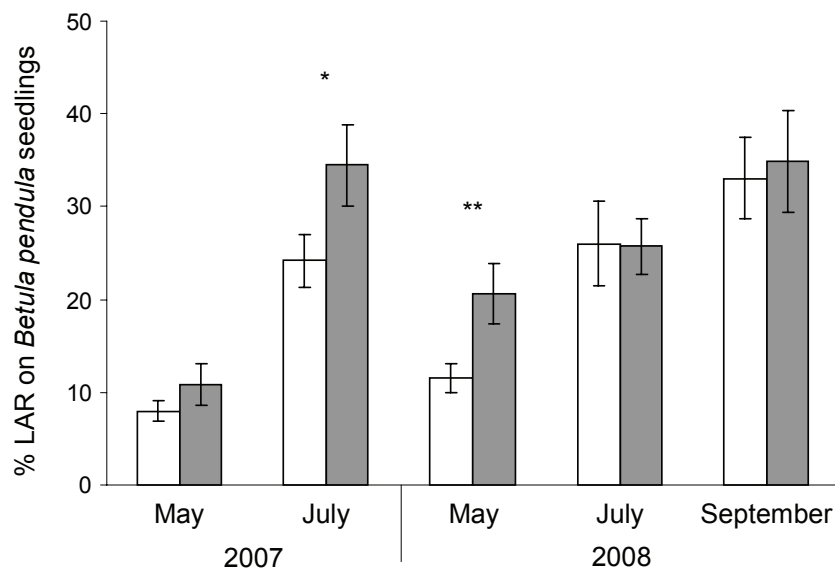
Effect of bird exclusion on insect herbivory

For *B. pendula* seedlings, mixed-models analyses showed that herbivory rates in the bird exclusion treatment were significantly higher than in the control treatment in July 2007 and May 2008 (Table II-2). Values of LAR were about 50% higher in July 2007 and twice as high in May 2008, and, although non-significantly, apparently higher in the bird exclusion treatment at the other assessment periods (Fig. II-2). For none of the five periods of herbivory measure was the bird exclusion \times forest habitat interaction term significant, indicating that these two effects operate independently of each other. Bird predation, therefore, contributed to reduced insect herbivory in birch seedlings. In contrast, we never observed any significant effect of bird exclusion on insect herbivory in *Q. robur* and *Q. ilex* seedlings (Table II-2), except in May 2007 on *Q. robur* seedlings. The bird exclusion \times forest habitat interaction term was significant due to a significant effect of forest habitat on herbivory in the control treatment (see Table II-1) with no significant effect of bird exclusion.

Table II-2 Mixed-model analyses for the effect of bird exclusion (BE) and forest habitat (FH) on leaf area removed (LAR %) by herbivorous insects on three seedling species (*B. pendula*, *Q. robur* and *Q. ilex*). Values show F-statistics for each model (* P<0.05 ; ** P<0.01)

Date	Treatment	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus ilex</i>
May 2007	FH	1.25	2.83	1.04
	BE	0.45	0.23	2.80
	FH × BE	0.02	3.67 *	0.99
July 2007	FH	2.43	2.06	4.11 *
	BE	6.32 *	2.24	0.04
	FH × BE	1.20	0.44	1.24
May 2008	FH	2.97	3.47	7.11 **
	BE	8.65 **	0.01	0.83
	FH × BE	0.56	0.16	0.05
July 2008	FH	1.59	1.61	5.10 *
	BE	0.03	1.79	0.49
	FH × BE	0.75	0.75	0.13
September 2008	FH	8.10 **	0.05	5.14 *
	BE	0.02	0.04	0.79
	FH × BE	2.42	0.31	0.30

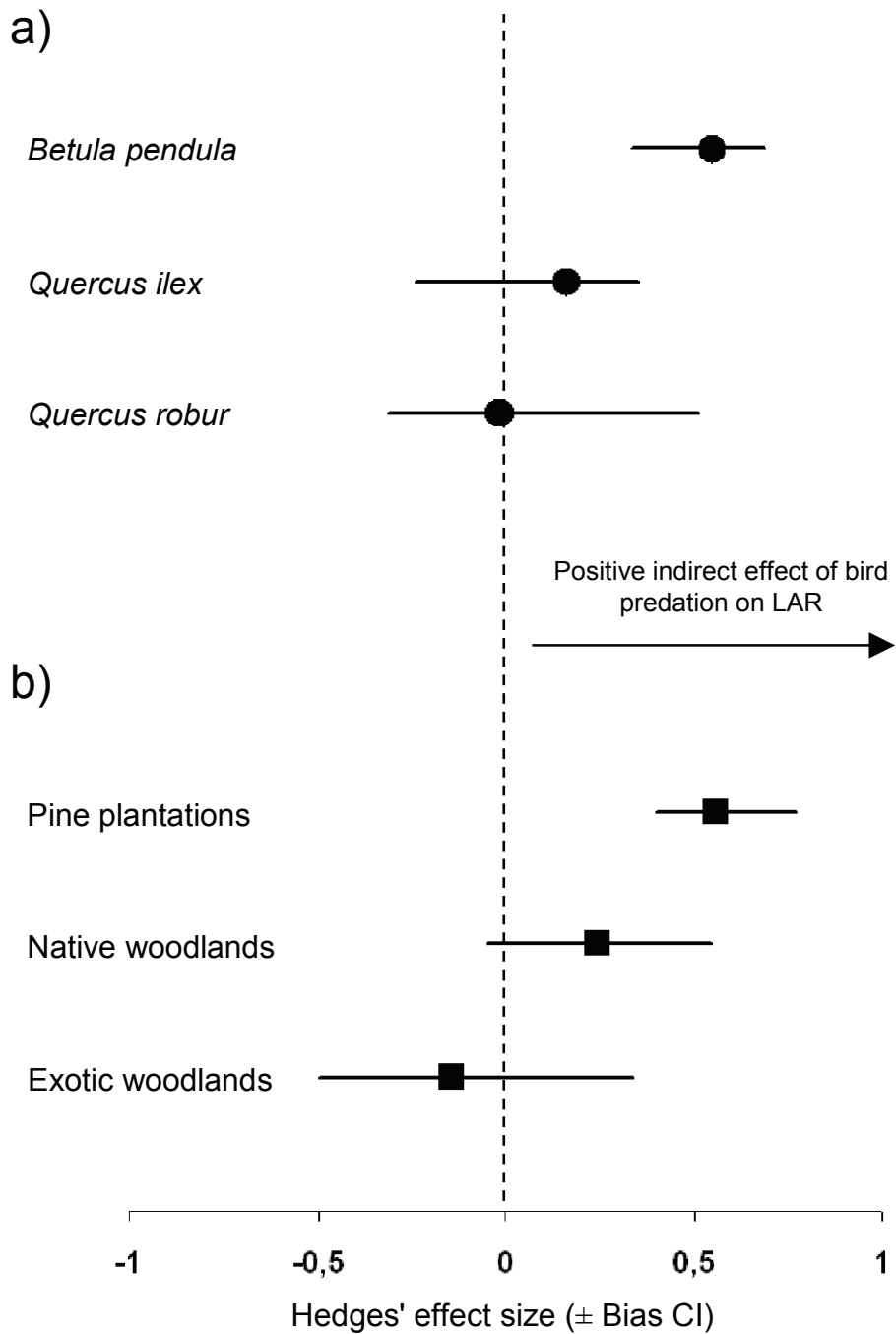
Figure II-2 Mean (\pm SE) percent Leaf Area Removed (% LAR) by insects in control (white bars) and bird exclusion (grey bars) treatments on *Betula pendula* seedlings, irrespective of the forest habitat. Stars above bars indicate significant differences between treatments (** $P < 0.01$, * $P < 0.05$)



Overall effect of forest habitat on bird insectivory

Insect herbivory on the three seedling species showed different responses to bird exclusion when data for all assessment periods were pooled (Fig. II-3a). In *B. pendula* seedlings, LAR was significantly higher in bird exclusion cages than in control treatment ($d_+ = 0.55$ with bias CI = 0.34–0.69) indicating that bird predation reduced insect herbivory throughout the 2 years of measures. For the two oak species, there was no significant effect of bird exclusion on LAR ($d_+ = -0.02$ with bias CI = -0.31 to 0.51 for *Q. robur* and $d_+ = 0.16$ with bias CI = -0.24 to 0.35 for *Q. ilex*). Forest habitat also influenced the effect of bird exclusion on insect herbivory in a similar way for the three seedling species as they shared the same gradient of response with higher bird insectivory within pine plantations than within native and exotic deciduous stands (Fig. II-3b). Within pine plantations, bird exclusion had a significant effect on insect herbivory with higher damage in bird exclusion cages irrespective of the seedling species ($d_+ = 0.56$ with bias CI = 0.40–0.77). Conversely, there was no significant effect of bird exclusion in native ($d_+ = 0.24$ with bias CI = -0.05 to 0.55) or exotic deciduous woodlands ($d_+ = 0.14$ with bias CI = -0.49 to 0.33), irrespective of the seedling species (Fig. II-3b).

Figure II-3 Mean (\pm bias-corrected bootstrap confidence interval) effect size of bird exclusion on leaf area removed (LAR), **a** by seedling species irrespective of the forest habitat and **b** by forest habitat irrespective of the seedling species. A positive effect size indicates higher LAR in the bird exclusion treatment than in control (i.e. true bird predation effect) and was considered significant if the confidence interval did not bracket zero



Discussion

The resource concentration hypothesis

Our results provide new experimental evidence for the importance of resource concentration in the regulation of insect herbivory, a mechanism of associational resistance (Root 1973). For the three broadleaved species tested, seedlings under non-broadleaved canopy trees (maritime pines) were less damaged than those planted within stands of broadleaved tree species. These results are consistent with previous observations of lower insect damage on seedlings or saplings grown in mixed stands than in pure stands of the same canopy species (Batzer et al. 1987; Keenan et al. 1995), and with decreased insect damage on beech and *Acer* saplings with higher abundance of conspecific adult trees (Maetô and Fukuyama 1997; Pigot and Leather 2008; Sobek et al. 2009). The Janzen–Connell hypothesis predicts that seedlings growing close to mother trees suffer from more damage or higher mortality than seedlings growing farther away (Lemen 1981; Norghauer et al. 2010). The resource concentration hypothesis also predicts that specialised herbivores are more likely to find a host plant in stands where this particular species is more abundant (Root 1973). Our results are consistent with both hypotheses: insect herbivory on seedlings was higher beneath a canopy of congeneric trees (i.e. on oak seedlings within native deciduous woodlands dominated by oaks) and lower when the host plant abundance decreased (i.e. on oak seedlings within pine plantations).

It is noteworthy that we observed the most significant associational resistance in *Quercus* seedlings which is a genus abundant in the canopy of deciduous woodlands. By contrast, associational susceptibility was the least in *B. pendula*, a species much less frequent in the study area. Seedlings of this rare species probably recruited mainly generalist herbivores, which could increase the risk of associational susceptibility (White and Whitham 2000). Associational susceptibility seems to be most prevalent when the herbivore species is highly polyphagous because generalist herbivores may benefit from mixed forests with multiple host tree species, whereas specialist herbivores are limited by the amount of suitable host trees (Jactel and Brockerhoff 2007). Oak seedlings were more likely to be colonised by specialised oak feeders, which could have led to increased associational resistance.

The natural enemies hypothesis

Associational resistance may also be provided by natural enemy populations which benefit from greater resources provided by plant associations and can therefore provide control of herbivores more effectively (Russell 1989; Barbosa et al. 2009). Changes in the composition of dominant canopy species assemblages or along tree diversity gradients have been shown to increase species richness and abundance of natural enemies such as predatory ants (Riihimäki et al. 2005), staphylinids (Vehviläinen et al. 2008) or birds (Greenberg et al. 1997). In tropical agroecosystems, arthropod abundance decreased when bird species richness increased (Philpott et al. 2009), and bird predation is enhanced by higher floristic diversity (Perfecto et al. 2004). Our study also provides experimental evidence of the natural enemies hypothesis since the more diversified association between seedlings and canopy species (broadleaved tree seedlings within pine stands) resulted in more intense bird predation.

Surprisingly, in our experiment, pine plantations had lower insectivorous bird richness and abundance compared to deciduous woodlands, although we found a higher effect of bird predation in pine plantations than in deciduous woodlands. Some authors found no difference in indirect effect of insectivorous birds on plant damage within different forest stand types while bird abundance varied significantly between stands (Greenberg et al. 2000; Barber and Marquis 2009). Conversely, González-Gómez et al. (2006) found that bird insectivory on seedlings, as measured by larval predation, was similar in exotic pine plantations and native forest fragments although bird abundance was lower in plantations. We hypothesised that broadleaved tree seedlings may have provided new feeding resources for insectivorous birds in the pine stands. Conversely, in deciduous woodlands where insect herbivores are likely to be more abundant, the effect of bird predation may have been weakened by a dilution process.

Effect of seedling identity on trophic cascades

In our study, the effects of insectivorous birds affected insect herbivory in the three seedling species differently, and irrespective of the observed effect of contrasting forest habitat. Bird exclusion led to a significant increase of insect herbivory on *B. pendula* seedlings whereas no effect was detected for the two oak species, *Q. robur* and *Q. ilex*. The identity of the plant species is therefore important as it influences the indirect effect of bird predation. Bird predation decreased insect leaf damage on many woody species such as *Vaccinium myrtillus* (Atlegrim 1989), *Quercus alba* (Marquis and Whelan 1994) or *Nothofagus pumilio* (Mazía et al. 2004). Conversely, no effect of bird predation on insect herbivory was detected on *Quercus prinus* and *Q. rubra* (Forkner and Hunter 2000) or *Salix lemonii* (Low and Connor 2003). To explain these differences, it has been proposed that bird predation effects would be negligible for plant species that show low average herbivore load. Insectivorous birds seem to prefer foraging on trees where arthropods are more abundant (Bridgeland et al. 2010) and then respond in a density-dependent way to herbivore population dynamics (Sipura 1999).

Our results are consistent with this hypothesis: bird predation effect is stronger on *B. pendula* seedlings which were on average more damaged than the oak species. Antiherbivore defences may also dampen the indirect effect of predators: the effect of bird insectivory was stronger on *Salix phylicifolia* than on *S. myrsinifolia*, a willow species with higher concentrations of phenolic glycosides and hence lower insect abundance (Sipura 1999). In our study, the evergreen species *Q. ilex* was less damaged than the deciduous species. Species with long-lifespan leaves are less palatable because of important allocation to antiherbivore defences (Crawley 1989). On the contrary, pioneer species such as *B. pendula* are characterised by low investment in constitutive plant defences (Coley et al. 1985). Mäntylä et al. (2008) also showed that leaves of *Betula pubescens* can release volatile organic compounds and have lower light reflectance as result of insect damage. These olfactory and visual cues are used by insectivorous birds and may explain why they prefer foraging on highly damaged plants. Lastly, birch seedlings are taller than the two oak species, with longer and less dense branches. This crown architecture may have provided insectivorous birds with easier access to insect prey since avian foraging

intensity is highly dependent on foliage structure (Robinson and Holmes 1984; Marquis and Whelan 1996; Whelan 2001).

Bird exclusion clearly increased defoliation on *B. pendula* seedlings when all the herbivory assessments were pooled. However, when the five assessments were analysed separately, it appeared that bird exclusion effect showed an important temporal variation. For both years, significant bird exclusion effect was mainly observed during early and mid-season of vegetation (July 2007 and May 2008). Again, this might be a density-dependent response since, during this period, the abundance peak of insect larvae matched with the bird breeding season when food demand for fledglings is the highest (Holmes 1990). On the other hand, *Betula pendula* leaves are known to be subjected to early leaf abscission when severely damaged (Giertych et al. 2006), which suggests a lack of accuracy in damage assessment in autumn.

Our study is one of the first providing experimental evidence of associational resistance to insect herbivory in tree seedlings. It gives support to both the natural enemies hypothesis, since bird predation was more effective in the more diverse association of seedling and canopy species (broadleaved seedlings under conifers), and the resource concentration hypothesis, since the lowest insect herbivory level was observed in seedling species planted under non-congeneric canopy species. Furthermore, our results underline the importance of considering both the identity of focal plant species and the composition of habitats as determinants of the occurrence of trophic cascades.

Acknowledgments

We thank Fabrice Vetillard and Pierre Menassieu for their help with constructing cages and the set-up of field experiments and Paul Tourneur and Amandine Blanc for assistance in the field. The authors declare that the experiments performed in this study comply with the current laws of France. Brice Giffard was supported by a grant from the French Ministry of Higher Education and Research. We thank Eckehard G. Brockerhoff, Christopher J. Whelan and one anonymous reviewer for invaluable comments on previous versions of the manuscript.

Supplemental Material

Table II-S1: Bird species censused and their mean abundance in the three forest habitats studied (respectively three samples per forest habitat). Insectivorous bird species which are likely to forage on our experimental seedlings and used in the analysis of bird censuses are shown in bold. Foraging methods and breeding diet are taken from Barbaro and Van Halder (2009) and references therein.

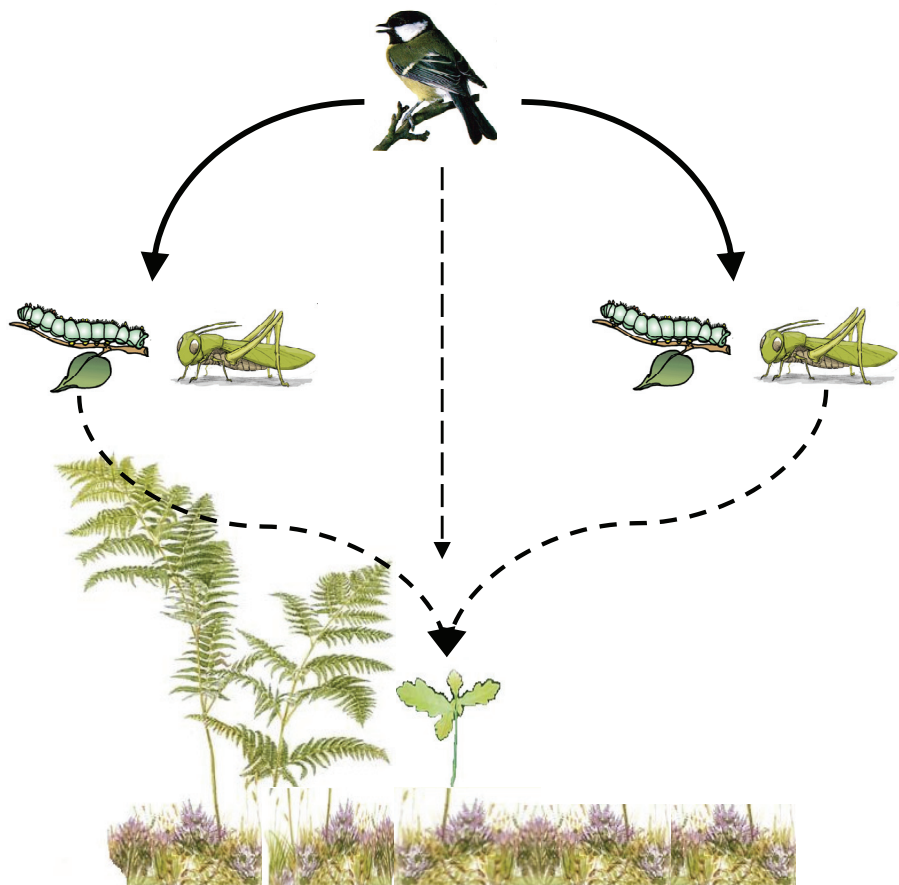
Species	Native woodlands	Exotic woodlands	Pine plantations	Foraging method	Breeding diet
<i>Columba palumbus</i>	1.33	0.67	0.67	ground gleaner	seeds
<i>Streptopelia decaocto</i>		0.67		ground gleaner	seeds
<i>Streptopelia turtur</i>	0.67			ground gleaner	seeds
<i>Cuculus canorus</i>	1.33	2	3.33	canopy foliage gleaner	insects
<i>Upupa epops</i>	2	1.33	0.33	ground prober	insects
<i>Picus viridis</i>	2	2	2	ground prober	insects
<i>Dendrocopos major</i>	2	2.67	3.33	bark forager	insects
<i>Dendrocopos minor</i>	1.33	0.67		bark forager	insects
<i>Anthus trivialis</i>	0.67	4.67	6	ground gleaner	insects
<i>Troglodytes troglodytes</i>	3.33	2	3.67	understorey gleaner	insects
<i>Erythacus rubecula</i>	6	5.33	1.33	understorey gleaner	insects
<i>Luscinia megarhynchos</i>	2	0.67		understorey gleaner	insects
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	0.67			gleaner-flycatcher	insects
<i>Turdus merula</i>	2.67	3.33		ground gleaner	insects
<i>Turdus philomelos</i>	2.67	2		ground gleaner	insects
<i>Turdus viscivorus</i>			1.67	ground gleaner	insects
<i>Sylvia atricapilla</i>	4	2.67	2	understorey gleaner	insects
<i>Hippolais polyglotta</i>	0.67			understorey gleaner	insects
<i>Phylloscopus bonelli</i>	7.33	3.33		canopy foliage gleaner	insects
<i>Phylloscopus collybita</i>	4	3.33	4.67	canopy foliage gleaner	insects
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	0.67			canopy foliage gleaner	insects
<i>Regulus ignicapillus</i>	0.67	0.67	2	canopy foliage gleaner	insects
<i>Muscicapa striata</i>	2.67	0.67		gleaner-flycatcher	insects
<i>Cyanistes caeruleus</i>	4	2.67		canopy foliage gleaner	insects
<i>Lophophanes cristatus</i>	2	1.33	4.67	canopy foliage gleaner	insect/seeds
<i>Parus major</i>	5.33	5.33	1.33	canopy foliage gleaner	insects
<i>Aegithalos caudatus</i>	0.67			understorey gleaner	insects
<i>Sitta europaea</i>	4	1.33	1.33	bark forager	insects
<i>Certhia brachydactyla</i>	3.67	2.67	2.67	bark forager	insects
<i>Corvus corone</i>	0.67	1	0.67	ground gleaner	insect/seeds
<i>Garrulus glandarius</i>	1.33	1.33	1	understorey gleaner	insect/seeds
<i>Sturnus vulgaris</i>	4.67	1.33		ground prober	insect/seeds
<i>Fringilla coelebs</i>	5.33	5.33	7.33	gleaner-flycatcher	insect/seeds
<i>Carduelis chloris</i>	0.33	0.33		understorey gleaner	seeds
<i>Serinus serinus</i>	0.67			ground gleaner	seeds

Table II-S2: Main species of herbivorous insect encountered on tree seedlings (*Betula pendula*, *Quercus robur* and *Q. ilex*) of the experimental plots in spring and summer 2007 and 2008.

<u>Lepidoptera</u>	<u>Hymenoptera</u>
Bucculatricidae	Cynipidae
<i>Bucculatrix</i> sp.	<i>Andricus anthracina</i>
Eriocraniidae	<i>Andricus curvator</i>
<i>Eriocrania</i> sp.	<i>Cynips divisa</i>
Geometridae	<i>Cynips quercusfolii</i>
<i>Agriopsis aurantiaria</i>	<i>Neuroterus numismalis</i>
<i>Cyclophora ruficiliaria</i>	<i>Neuroterus quercusbaccarum</i>
<i>Cyclophora albipunctata</i>	Tenthredinidae
<i>Ectropis crepuscularia</i>	<i>Arge</i> sp.
<i>Epirrita autumnata</i>	<i>Caliroa</i> sp.
<i>Erannis defoliaria</i>	<i>Cimbex femorata</i>
<i>Hemithea aestivaria</i>	<i>Craesus septentrionalis</i>
<i>Hypomecis punctinalis</i>	<i>Dineura virididorsata</i>
<i>Hypomecis roboraria</i>	<i>Fenusa pumila</i>
<i>Operophtera brumata</i>	<i>Nematus</i> sp.
<i>Operophtera fagata</i>	<i>Periclista lineolata</i>
Gracillariidae	<i>Profenusa</i> sp.
<i>Acrocercops brongniardella</i>	<i>Scolioneura</i> sp.
<i>Parornix</i> sp.	<i>Tenthredo</i> sp.
<i>Phyllonorycter roboris</i>	
<i>Phyllonorycter quercifoliella</i>	
Lymantriidae	
<i>Elkneria pudibunda</i>	
<i>Lymantria dispar</i>	
<i>Orgyia antiqua</i>	
Nepticulidae	
<i>Ectoedemia</i> sp.	
<i>Stigmella</i> sp.	
Noctuidae	
<i>Acronicta psi</i>	
<i>Catephia alchymista</i>	
<i>Minucia lunaris</i>	
<i>Nycteola revayana</i>	
<i>Orthosia</i> sp.	
Notodontidae	
<i>Drymonia dodonaea</i>	
<i>Drymonia querna</i>	
<i>Harpyia milhauseri</i>	
<i>Peridea anceps</i>	
<i>Phalera bucephala</i>	
Pyralidae	
<i>Acrobasis consociella</i>	
Tischeriidae	
<i>Tischeria decida</i>	
<i>Tischeria dodonaea</i>	
<i>Tischeria ekebladella</i>	
Tortricidae	
<i>Tortrix viridana</i>	

Chapitre 3

Influence du voisinage végétal proche et de la prédation par les oiseaux insectivores sur les arthropodes et l'herbivorie engendrée sur des plantules feuillues



Objectifs :

Étudier les effets de la suppression du voisinage végétal sur la colonisation des plantules et des dommages engendrés par les insectes herbivores, selon l'appartenance aux guildes de généralistes ou de spécialistes.

Déterminer les conséquences de la suppression du voisinage végétal sur la prédation des arthropodes par les oiseaux insectivores.

Résumé et intérêt de l'étude :

Les interactions entre plantes et insectes herbivores sont modifiées par le voisinage végétal à des échelles très fines, de l'ordre de quelques mètres. Les ennemis naturels comme les oiseaux insectivores sont également sensibles aux modifications de la structure de la végétation, influant sur l'accessibilité de leurs proies. Afin de tester si l'effet indirect des oiseaux insectivores varie avec la présence (ou l'absence) de voisinage végétal autour d'une plante cible, les dommages d'insectes herbivores ont été mesurés pendant une saison de végétation sur des plantules de chêne pédonculé *Quercus robur*. Ces plantules ont été transplantées sous des cages excluant les oiseaux insectivores ou en condition témoin, mais également dans des modalités expérimentales laissées enherbées ou fauchées. Ces transplantations ont été réalisées dans des parcelles dites mixtes, composées de pin maritime et de chêne pédonculé.

La cascade trophique initiée par les oiseaux insectivores, autrement dit l'effet indirect positif des oiseaux insectivores sur la végétation, n'est mis en évidence que lorsque le voisinage végétal a été supprimé : les oiseaux insectivores diminuent les abondances de chenilles et leurs dommages. Dans les conditions naturelles avec présence du voisinage végétal autour des plantules de chêne, les dommages d'insectes généralistes augmentent par contamination depuis les espèces végétales environnantes. Inversement, les abondances d'insectes spécialistes (mineuses de feuille) diminuent avec la présence du voisinage végétal qui peut atténuer les signaux visuels ou chimiques utilisées par ces espèces pour repérer la plante-hôte.

Article resoumis à Oikos le 8 juin 2011 – refusé le 5 août 2011

Plant neighbours mediate bird predation effects on arthropod abundance and herbivory

Abstract

The surrounding vegetation is expected to influence the biotic interactions between focal plants, insect herbivores and their natural enemies. Plant neighbours may provide generalist herbivores with additional resource, triggering spill-over onto the focal plant. By contrast, neighbouring plants may disrupt the host-finding cues used by specialist herbivores and thereby decrease focal plant colonization. Changes in resources due to closed plant neighbours can also modify focal plant herbivory. The structural complexity of the surrounding vegetation may also finally affect the foraging behaviour of natural enemies, especially insectivorous birds.

We tried to disentangle these processes, by comparing the interactive effects of plant neighbour removal and bird exclusion on arthropod abundance and insect leaf damage on tree seedlings.

When plant neighbours were removed, herbivory by chewers and skeletonisers decreased whereas the abundance of leaf miners increased. These results are consistent with the mechanisms of associational susceptibility on target plants regarding generalist insects and associational resistance against specialist insects, although plant neighbour removal may also have influenced microhabitat around seedlings and consequently individual plant resistance to insect herbivores.

The removal of surrounding vegetation affected differently the top-down effect of insectivorous birds on distinct arthropod guilds and damage on plants. Avian predation reduced sawfly larvae abundance regardless of plant neighbour presence or absence, caterpillar abundance and chewer damage only when plant neighbours were removed and spider abundance only when plant neighbours were left intact.

These results support the hypothesis that tritrophic interactions between focal plants, herbivores and predators can be strongly affected by neighbouring vegetation.

Introduction

Predators can depress herbivore populations and thereby indirectly limit the consumption of primary producers (Polis 1999). Birds are vertebrate predators likely to generate such a trophic cascade (Van Bael et al. 2008, Mäntylä et al. 2011). Insectivorous birds can limit damage to plants and facilitate plant growth by their predation on herbivorous insects (Whelan et al. 2008, Mäntylä et al. 2011). However, previous studies have highlighted the importance of several factors likely to mediate this indirect effect such as insect prey sensitivity or accessibility to avian predators (Marquis and Whelan 1996, Hawkins et al. 1997, Whelan 2001), intraguild predation (Mooney et al. 2010) and density-dependent predator-prey relationships (Bridgeland et al. 2010).

Herbivorous insects belong to a number of feeding guilds that differ greatly in their sensitivity to bird predation. Concealed-feeding guilds, such as miners or gall-inducing insects, are subject to frequent parasitoid attacks but low levels of predation by vertebrate or invertebrate predators (Hawkins et al. 1997, Murakami 1999). Conversely, most of lepidopteran or hymenopteran larvae, which feed on the plant externally, are easy to detect and thus contribute a large proportion of prey to many insectivorous birds (Kristin and Patocka 1997). Variation of insect prey density may also influence the magnitude of trophic cascades. The indirect effect of insectivorous birds on plants is actually stronger when insect abundance and the associated damage level are high (Forkner and Hunter 2000, Low and Connor 2003, Bridgeland et al. 2010). Top vertebrate predators, such as insectivorous birds, can also prey on intermediate predatory arthropods such as spiders (Gunnarsson 2007, Mooney et al. 2010). The exclusion of top predators may then release intraguild predation, i.e., favour predatory arthropods, and offset the effects of top predators on herbivory damage on plants (Finke and Denno 2005).

Plant-insect-predator interactions also vary with plant neighbourhood. The surrounding vegetation may disrupt the colonization and the consumption of a focal plant by insect herbivores, according to the resource concentration hypothesis (Root 1973, Baraza et al. 2006). Neighbouring plants may either decrease resource availability and affect resistance traits or induced defence reaction of a focal plant species to herbivores (Dudt and Shure 1994, Agrawal 2004), or either modify microclimate which could affect herbivore communities and damage (Moore et al. 1988, Corcket et al. 2003, Savilaakso et al. 2009). Neighbouring

vegetation can also enhance herbivores control by predators through provision of alternative prey or complementary food resources, as predicted by the natural enemies hypothesis (Root 1973), or reduce predation by decreasing the foraging effectiveness of natural enemies (Langellotto and Denno 2004). For example, variation of branch and leaf architecture can impede prey accessibility for insectivorous birds (Gunnarsson 1996, Whelan 2001).

Studies which focused on the spatial variation of indirect effect of insectivorous birds on plants did not detect any effect, even when bird communities varied among sites (Mazía et al. 2004, Barber and Marquis 2009, Schwenk et al. 2010). However, great variations of bird predation between sites have been already observed (Gruner 2004, Zehnder et al. 2010) and plant-insect-predator interactions may occur over short spatial scales such as amongst neighbouring plants or at the within-plant scale (Langellotto and Denno 2004, Gripenberg and Roslin 2007).

In this study, we manipulated both bird predation and understorey vegetation, to assess the effects of their interaction on the abundance of several groups of arthropods and subsequent levels of herbivory on oak seedlings. We hypothesized that the presence of neighbouring vegetation decreases both the density and apparency of target seedlings thus resulting in lower insect herbivory. Conversely, the presence of neighbouring vegetation may disrupt bird predation on arthropods and consequently increases herbivory on target plants.

Methods

Study system

This study was carried out in the Landes de Gascogne forest, in south-western France, a region covered by about one million hectares of maritime pine (*Pinus pinaster*) plantations. Pedunculate oak (*Quercus robur*) regenerates naturally within pine stands and may become co-dominant in older plantations. This region has a thermo-atlantic climate (mean annual temperature 13°C, mean annual rainfall 800 mm) and its soils are podzols established on a sandy substrate. The understorey vegetation in pine plantations is composed of a low cover of saplings (*Q. robur*, *Betula pendula*) and shrubs (*Frangula alnus*, *Ulex europaeus* and *U. minor*) for ca 15 % of the ground surface. Herbaceous cover is very important and mostly composed of *Pteridium aquilinum* and *Molinia caerulea* for ca 80 % of the ground surface.

Insect folivore guilds occurring on *Q. robur* include external feeders (chewers and skeletonisers) and concealed feeders (gall makers and leaf miners). The chewer guild consists principally of lepidopteran larvae (from the families Geometridae, Lymantriidae and Noctuidae). Sawfly larvae (Hymenoptera Tenthredinidae) and grasshoppers (Orthoptera Tettigoniidae), together with first instars of lepidopteran species (particularly from the family Geometridae), are responsible most of the skeletonising damage observed. Most of the gall makers belong to the Cynipidae family (Hymenoptera) and the leaf miners are essentially the larvae of small moths (Lepidoptera Nepticulidae, Tischeriidae and Gracillariidae).

The bird communities of the study area have been described in detail in previous studies (see Barbaro and van Halder 2009). The predominant insectivorous bird species likely to forage on the understorey foliage of broadleaved tree species are Eurasian wren (*Troglodytes troglodytes*), great tit (*Parus major*), crested tit (*Lophophanes cristatus*), long-tailed tit (*Aegithalos caudatus*), common chiffchaff (*Phylloscopus collybita*), western Bonelli's warbler (*Phylloscopus bonelli*), Eurasian blackcap (*Sylvia atricapilla*), European robin (*Erithacus rubecula*), song thrush (*Turdus philomelos*) and blackbird (*T. merula*).

Experimental design

We investigated the effects of bird exclusion and plant neighbour removal on arthropod abundance and insect herbivory in *Q. robur* seedlings within nine mixed stands of pine and pedunculate oak. Each pine plantation stand was even-aged and included extensive midstorey and understorey vegetation, dominated by pedunculate oak (mature trees, saplings and seedlings). In each of these nine mixed stands, we established four experimental units corresponding to a complete factorial design with two treatments – the experimental removal of plant neighbours and the exclusion of insectivorous birds – and two levels per treatment. We assessed the effect of bird exclusion by leaving seedlings uncaged or protecting them within cages. Bird exclosures consisted of wire fences with a mesh size of 15 × 15 mm fixed to metal stakes and measured of 100 × 100 × 100 cm. These exclosures excluded all insectivorous birds, including the smallest species *T. troglodytes* and *Regulus ignicapillus*, but allowed insects access to seedlings. Small insectivorous and herbivorous mammals were also excluded by cages but their populations were undetectable in the study sites and we considered their effects negligible. The exclosures had no effect on microclimate that would have affected insects or plant growth. Uncaged seedlings were left exposed to insect herbivores, which were themselves exposed to bird predation.

We investigated the effect of removing neighbouring plants by manipulating the vegetation surrounding the focal seedlings. Above-ground vegetation was either left intact or removed over one square metre around the seedlings (corresponding to the area covered by a bird exclosure) before transplantation and was kept down by mowing throughout the growing season.

The four experimental units were located at least 10 m apart in a same stand, to prevent a potential effect of neighbouring treatments on bird foraging. In February 2009, three seedlings of *Q. robur* were transplanted together into each experimental unit. The 108 target seedlings (3 replicates × 4 experimental units × 9 stands) were one year old and all originated from the same area of south-western France. Seedlings were about 46 ± 1 cm high (mean ± SE) and there were about 46 ± 2 leaves per seedlings. We did not observe any damage by rodents or mammal herbivores on the experimental seedlings.

Leaf area measurements

We counted the total number of leaves per focal seedling during two consecutive surveys in June and September 2009. We estimated the total leaf area of each seedling by measuring, with a 1 cm² plastic grid, the area of 20 leaves sampled at regular intervals within the seedling foliage (e.g., every 3rd leaf for a seedling with 60 leaves). In a preliminary test with 114 oak seedlings, we found a significant correlation ($r = 0.985$, $P < 0.001$) between total leaf area based on the measurement of all leaves and total leaf area estimated from a sample of 20 leaves. Moreover, leaf area estimated with the 1cm² plastic grid was significantly correlated ($r = 0.986$, $P < 0.001$) with leaf area measured with a WinFolia planimeter (Pro 2007b, Regent Instruments Canada), on a subsample of 340 oak leaves.

Arthropod sampling

During two surveys in mid-June and early-September 2009, arthropods were counted on all seedlings and assigned to four groups as follows: caterpillars (Lepidoptera), sawfly larvae (Hymenoptera Tenthredinidae), leaf miners (Hymenoptera and Lepidoptera) and spiders (Araneae). We also noted gall makers (mostly Hymenoptera), weevils (Coleoptera Curculionidae), grasshoppers (Orthoptera Tettigoniidae) and leaf rollers (Lepidoptera), but these groups were not abundant enough for inclusion in the statistical analyses. We standardized the densities of external arthropods, caterpillars, sawfly larvae, spiders (i.e., exposed to bird predation) and leaf miners (i.e., concealed from predation) per m² of leaf area for a given experimental unit.

Insect herbivory measurements

Insect herbivory was assessed in a non-destructive manner by visual inspection of all the leaves on every seedling. Damaged leaf area was estimated with a 0.25 cm² transparent plastic grid. Leaf damage was classified on the basis of the feeding guild: chewers (exposed to bird predation), skeletonisers (exposed to bird predation) or leaf miners (concealed from bird predation). We divided the total damaged leaf area by total leaf area, to calculate a percentage Leaf Area Removed (LAR) per guild.

Within a given experimental unit, the three seedlings were considered as pseudoreplicates and LAR data were averaged per unit. Herbivory was assessed twice during a single growing season, in June 2009 (early season) and September 2009 (late season).

Statistical analyses

Linear mixed-model analyses were performed on the LAR by chewers and skeletonisers, with the nlme R-package (Pinheiro and Bates 2004). We used fixed effects for bird exclusion, plant neighbour removal and date of measurement, and random effects for forest stand. Dates were considered as repeated measurements of the same experimental unit. We introduced the total number of leaves per experimental unit as a covariate when a significant linear regression was found with LAR variables. LAR data were logit transformed, as suggested by Warton and Hui (2011) for proportional data, but model residuals did not support the assumptions of linear models for LAR by chewers. We consequently used the arcsine square root transformation to satisfy the conditions of normality and homoscedasticity of model residuals.

Total arthropod densities (excluding the concealed guild of leaf miners) and respective densities of caterpillars, sawfly larvae, leaf miners and spiders as well as LAR by leaf miners did not satisfy these conditions. We therefore used generalized linear mixed models (GLMM) fitted with a Poisson distribution and using a log link function and Laplace approximation for count data (Bolker et al. 2009 - lme4 R-package). We verified that data were not overdispersed by comparing observed and theoretical variance of model residuals. Plant neighbour removal, bird exclusion and date of measurement were fixed effects. Stand was considered as a random effect and dates were considered as repeated measurements of the same experimental unit. Significance of each fixed treatment (date, bird exclusion, plant neighbour removal and interaction terms) was tested by comparisons of model deviances fitted with and without treatment (Bolker et al. 2009, Zuur et al. 2009). We set a more conservative significance level of 1 % as recommended by Zuur et al. (2009) for GLMMs.

The relationships between the arthropod densities and LAR per guild were analysed with non parametric Kendall's rank correlation analysis, for the bird exclusion and plant neighbour removal treatments together but each date was analysed separately (n = 36 per date).

Results

1. Seasonal variation of arthropod densities and leaf damage

The abundance of total external arthropods and leaf miners were significantly higher in September than in June ($\chi^2 = 14.0$, $df = 1$, $P = 0.007$ and $\chi^2 = 75.1$, $df = 1$; $P < 0.001$, respectively). The respective densities of caterpillars, sawfly larvae and spiders did not significantly increase between June and September. However, there were always significant interactions between date and bird exclusion and/or plant neighbour treatments, so that we used separate models per date in further tests of treatments on arthropod densities (Table III-1 and Supplemental Tables III-A1 and III-A2).

The extent of leaf damage (LAR) caused by both chewers and skeletonisers was significantly higher in September than in June ($F_{1,55} = 7.94$, $P = 0.007$ and $F_{1,55} = 14.11$, $P < 0.001$, respectively) No significant interaction between date and bird exclusion and/or plant neighbour treatments were found. We therefore used simplified models for LAR analysis, with dates as replicates (Table III-2).

2. Effects of plant neighbour removal

In June, the removal of plant neighbours resulted in significantly lower densities of leaf miners and spiders on caged seedlings ($z = -3.77$, $P < 0.001$ and $z = -3.92$, $P < 0.001$, respectively) (Fig. III-1c & d). On uncaged seedlings, the density of leaf miners was significantly higher without plant neighbours ($z = 3.87$, $P < 0.001$, Fig. III-1c).

In September, the removal of plant neighbours on caged seedlings resulted in significantly lower density of leaf miners ($z = -12.61$, $P < 0.001$, Fig. III-1a). On uncaged seedlings, the density of caterpillar was significantly lower when plant neighbours were removed ($z = -5.65$, $P < 0.001$, Fig. III-1a) but higher for leaf miners and spiders ($z = 6.93$, $P < 0.001$ and $z = 5.52$, $P < 0.001$, respectively, Fig. III- 1c & d).

LAR by skeletonisers and chewers significantly increased with caterpillar density (Table III-3). Skeletoniser LAR was lower on seedlings without neighbours regardless of bird exclusion (Table III-2 and Fig. III-2b). Chewer LAR was also lower on seedlings without neighbours but only for uncaged seedlings ($F_{1,25} = 36.09$, $P < 0.001$, Fig. III-2a).

3. Effects of bird exclusion

The density of external arthropods was significantly reduced by bird predation regardless of the presence or absence of plant neighbours, both in June (Table III-1) and in September ($z = -4.72$, $P < 0.001$ and $z = -6.58$, $P < 0.001$, in the presence or absence of plant neighbours, respectively). The mean density of external arthropods was approximately 27 % lower in June and 56 % lower in September on uncaged seedlings without plant neighbours. It was 58 % lower in June and 47 % lower in September if plant neighbours were left intact. Sawfly larvae densities were also significantly reduced by bird predation in September (regardless of the presence or absence of plant neighbours, Table III-1 and Fig. III-1b).

4. Interactive effects of bird exclusion and plant neighbour removal

Caterpillar (only in September), leaf miner and spider densities showed strongly significant interaction terms between plant neighbour removal and bird exclusion factors (Table III-1).

In June, the density of leaf miners and spiders were significantly reduced by bird predation only in the presence of neighbouring plants ($z = -5.56$, $P < 0.001$, Fig. III-1c for leaf miners and $z = -4.92$, $P < 0.001$, Fig. III-1d for spiders).

In September and only in the absence of plant neighbours, bird predation resulted in significantly lower caterpillar density ($z = -6.20$, $P < 0.001$, Fig. III-1a) and chewer LAR ($F_{1,25} = 6.05$, $P = 0.02$, Fig. III-2a) but higher leaf miner density ($z = 17.08$, $P < 0.001$, Fig. III-1c). Moreover, leaf miner density significantly decreased with increasing chewer LAR (Table III-3). As in June, spider density was reduced by bird predation only in the presence of plant neighbours ($z = -5.60$, $P < 0.001$, Fig. III-1d).

None of the experimental factors tested had a significant effect on LAR by leaf miners. However, it increased with the densities of leaf miner larvae in both June and September (Table III-3) but, on average, they caused only a small amount of damage (Fig. III-2c).

Table III-1

Results of generalized linear mixed models for testing the effect of bird exclusion (BE), plant neighbour removal (PNR) and their interaction on the density of total external arthropods (external-feeding and predatory arthropods), caterpillars (external feeding), sawfly larvae (external feeding), leaf miner larvae (concealed feeding) and spiders (predatory arthropods) on *Quercus robur* seedlings. Significance of each treatment and their interaction were tested by deviance comparison between models fitted with and without the factors BE, PNR or BE \times PNR. Significant χ^2 values are shown in bold (** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$). Degrees of freedom for each deviance analysis are equal to 1.

Treatment	Date of measure	Total external arthropods	Caterpillars	Sawfly larvae	Leaf miners	Spiders
BE	June	28.90 ***	2.38	0.16	8.63 **	21.17 ***
	September	69.36 ***	17.41 ***	37.21 ***	5.11	22.09 ***
PNR	June	1.50	0.28	0.16	0.18	9.04 **
	September	4.26	5.55	2.30	163.85 ***	20.17 ***
BE \times PNR	June	6.02	3.82	0.00	31.24 ***	8.03 **
	September	1.22	48.09 ***	0.38	236.42 ***	25.63 ***

Figure III-1 Mean density (mean number [nb] / m² of leaf area [LA] + 1SE) of **a** caterpillars, **b** sawfly larvae, **c** leaf miner larvae and **d** spiders on experimental oak seedlings. The crossed plant icon indicates that plant neighbours were removed. The crossed bird icon indicates that seedlings were caged, impeding bird predation.

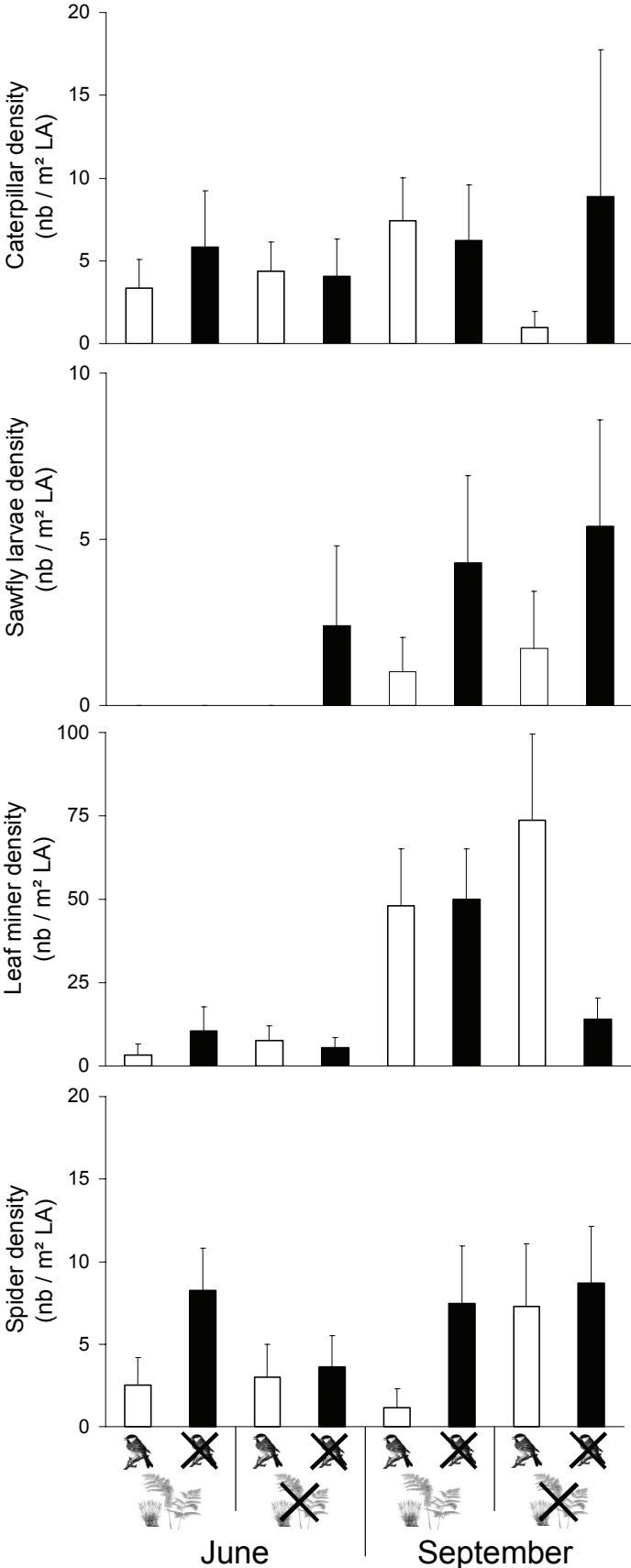


Table III-2

Results of linear mixed models for testing the effect of bird exclusion (BE), plant neighbour removal (PNR) and their interaction on Leaf Area Removed (LAR) by chewers and skeletonisers on *Quercus robur* seedlings. All models included the total number of leaves (nbL) within experimental units as a covariate of leaf damage. Significant F-values are shown in bold: ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

	LAR by chewers		LAR by skeletonisers	
	<i>df</i>	F	<i>df</i>	F
BE	1	0.52	1	0.29
PNR	1	3.27	1	6.96 *
BE × PNR	1	5.02 *	1	0.24
nbL	1	10.90 **	1	7.15 **
Error	59		59	

Figure III-2 Mean (% + 1SE) Leaf Area Removed (LAR), in June and September, on experimental *Quercus robur* seedlings by **a** chewers, **b** skeletonisers and **c** leaf miners. Symbols are as in Figure III-1.

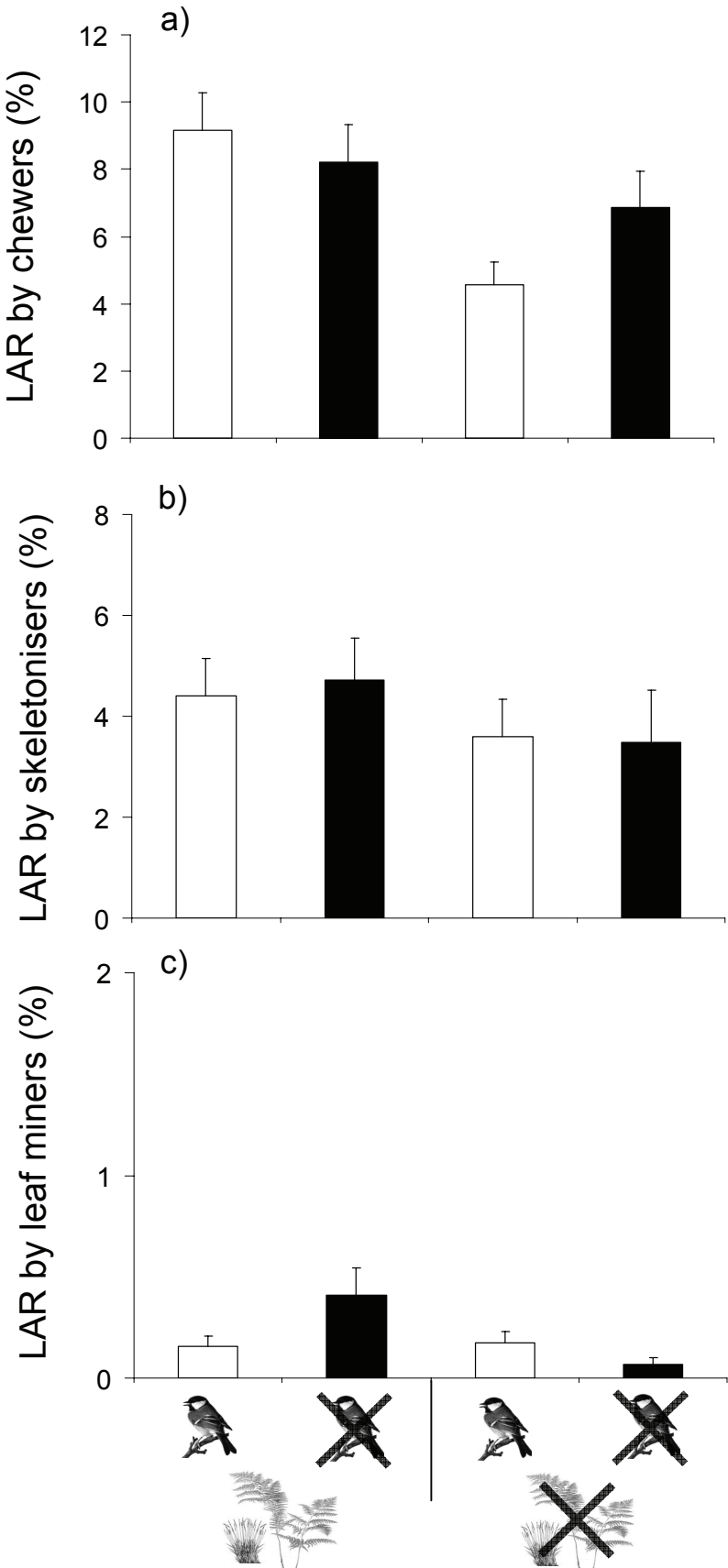


Table III-3

Kendall's coefficients of rank correlation (τ) between arthropod density of each group and Leaf Area Removed (LAR) by chewers, skeletonisers and leaf miners for the two assessment dates (data for June are shown in the upper part of the correlation matrix and data for September are shown in the lower part of the matrix, $n = 36$ respectively). Significant correlations are shown in bold.

	Spider density	Caterpillar density	Sawfly density	Leaf miner density	LAR by chewers	LAR by skeletonisers	LAR by leaf miners
Spider density		0.07	-0.11	-0.13	0.01	0.15	-0.14
Caterpillar density	-0.01		-0.11	-0.14	0.41	0.09	-0.15
Sawfly density	0.18	-0.10		0.23	0.06	-0.13	0.31
Leaf miner density	-0.19	0.01	0.21		-0.06	-0.11	0.94
LAR by chewers	0.08	0.27	0.07	-0.25		0.24	-0.03
LAR by skeletonisers	0.22	0.42	0.13	0.12	0.10		-0.09
LAR by leaf miners	-0.13	-0.02	0.28	0.71	-0.17	0.06	

Discussion

Effect of plant neighbours on insect herbivory in uncaged oak seedlings

These results obtained for the control plots provide new experimental evidence that neighbouring vegetation affects the abundance of herbivorous insects and the damage they cause on a focal plant. Caterpillar abundance (in the late growing season) and damage due to external herbivorous insects (chewers and skeletonisers) were significantly higher on seedlings with plant neighbours.

Greater damage in the presence of plant neighbours is consistent with the hypothesis of associational susceptibility: the presence of neighbouring vegetation increases the likelihood of colonization by herbivores and associated damage on a focal plant (White and Whitham 2000, Barbosa et al. 2009). Tree saplings can experience higher damage due to vertical transfer of insect herbivores from canopy trees or horizontal shifts from plant neighbours (White and Whitham 2000, Pigot and Leather 2008, Schuldt et al. 2010).

In our study, the understorey vegetation may have the same negative impact, although we can not confirm this hypothesis since we did not survey insect herbivory on plant neighbours. Grasshoppers, sawfly larvae or several lepidopteran larvae that damaged oak seedlings are generalist and feed on several neighbouring plant species such as *Frangula alnus*, *Betula pendula*, *Lonicera periclymenum* or *Rubus* sp. (Giffard, personal obs.).

Plant neighbour removal may have also changed light and microclimate conditions around seedlings. Sun-grown leaves show higher concentration of defensive compounds and lower nitrogen and water contents (Dudt and Shure 1994, Barber and Marquis 2011). Leaves on seedlings without plant neighbours should consequently be lesser quality for insect herbivores. However, forest canopy usually buffer light and microclimate variations (Hassika and Berbigier 1998, Morecroft et al. 1998), so that the effect of plant neighbour removal may have less dramatic effects on light, air temperature and humidity than in on open habitats (Corcket et al. 2003).

Conversely, the abundance of leaf miners was lower on seedlings with plant neighbours. Plant neighbours can limit the colonization of a focal species by specialist insects through host finding disruption (Root 1973, Barbosa et al. 2009). The leaf miner guild is expected to be composed mainly of species specialising on pedunculate oak and unable to feed on neighbouring shrub species. Neighbouring plants may act as physical (Ross et al. 1990) or chemical (Jactel et al. 2011) barriers to tree colonization by female moths prior to oviposition. However some insect herbivores also prefer leaves grown in full light which are higher in nitrogen content (Moore et al. 1988).

Effect of bird predation on arthropods in oak seedlings

The exclusion of insectivorous birds resulted in higher total arthropod densities, regardless of the presence or absence of plant neighbours. These results are consistent with previous experimental studies in which bird exclusion led to increased arthropod abundance (Whelan et al. 2008, Mooney et al. 2010, Mäntylä et al. 2011).

However in the present study, distinct arthropod guilds showed contrasting responses to bird exclusion. Avian predation reduced spider densities on oak seedlings only in the presence of plant neighbours, reduced caterpillar densities only in the absence of plant neighbours and sawfly larvae in both cases. Prey accessibility and bird foraging guilds may account for these contrasting responses.

Prey accessibility is considered more important than prey abundance for foraging microhabitat selection (see e.g., Whelan 2001, Moorman et al. 2007, Romanowski and Zmihorski 2008). Tits (Paridae), warblers (Phylloscopidae and Sylviidae), thrushes (Turdidae) and European robins (*Erithacus rubecula*) mostly feed on lepidopteran larvae during the breeding season (Kristin and Patocka 1997). These species use foraging methods such as foliage gleaning, hovering and flycatching, which may be impeded by dense understorey vegetation around oak seedlings. Conversely, the Eurasian wren *Troglodytes troglodytes* prefers foraging on dense patches of vegetation (Artman 2003), and much of its diet consists of arachnids (Kristin and Patocka 1997), which would explain the effective bird predation on spiders when plant neighbours were left intact.

Caterpillar abundance was not reduced by bird predation in the presence of plant neighbours, possibly because of a release of intraguild predation. Predatory arthropods, such as spiders, would have benefited from the absence of vertebrate predators (in caged seedlings) and then better control herbivorous insects (Mooney et al. 2010). However, we observed no relationship between spider and caterpillar densities, which actually contradicts this hypothesis.

Indirect effect of bird predation on herbivory damage

When plant neighbours were removed, damage by lepidopteran larvae (chewer LAR) was reduced by avian predation. Insectivorous birds foraging on herbivorous larvae use a combination of olfactory and visual cues to locate their prey (Mäntylä et al. 2008). The removal of neighbouring plants may have increased the probability of prey detection by insectivorous birds, resulting in higher rates of predation and lower extent of damage.

Conversely, bird predation had no significant effect on skeletoniser damage. This may be due to behavioural or chemical defences of sawfly larvae which can prevent bird predation (Boevé and Müller 2005). First-instar Geometridae larvae and grasshoppers are also responsible for skeletoniser damage. We can hypothesize that young larvae were too small to be preyed since the effectiveness of bird predation usually increase with prey size (Rommel and Tammaru 2009). Grasshoppers also provide birds with important feeding resources in grassland ecosystems (Joern 1992) but they were very scarce in such a forest experiment.

Interestingly, we observed a consistent negative correlation between leaf miner density and LAR by chewers. We thus suggest that bird exclusion, allowing greater damage by leaf chewers, resulted in lower feeding resources (intact leaf area) for leaf miners, thereby increasing competition between herbivores (Mazía et al. 2004, Tack et al. 2009).

Conclusion

Our study supports the hypothesis that neighbouring plants can influence trophic interactions with a focal plant. The presence of plant neighbours increased the abundance of insect herbivores and then herbivory damage on seedlings. This suggests horizontal transfers of damaging insects from neighbouring plants or a modification of oak leaf palatability due to increased competition with neighbouring plants. The small-scale removal of vegetation patches resulted in higher intensity of bird predation on caterpillars and, indirectly, in lower levels of chewing damage on oak seedlings. By contrast, the presence of plant neighbours may have prevented the top-down effect of insectivorous birds through foraging disruption, with a noticeable exception of spiders. These results highlight the importance of neighbouring vegetation on multitrophic interactions with focal plants, herbivores and predators and support the use of manipulative experiments to disentangle top-down, bottom-up and horizontal interactions between species.

Acknowledgments

We thank Aurélie Ornon and Jean-Paul Duvert for providing experimental sites in the Gigama forest property and Paul Tourneur and Rozenn Prud'homme for field assistance. We acknowledge the associate editor David Gruner and three anonymous reviewers for their useful comments on a previous version of the manuscript.

Table III-A1

Results of GLMMs for testing the effect of bird exclusion when plant neighbours were left intact or removed on the density of total external arthropods (external-feeding and predatory arthropods), caterpillars (external feeding), sawfly larvae (external feeding), leaf miner larvae (concealed feeding) and spiders (predatory arthropods) on *Quercus robur* seedlings. First line presents parameter estimates, i.e. the difference between the reference level (bird enclosure) and control treatment, and second line presents Wald's z values. Significant differences are shown in bold (***) $P < 0.001$, * $P < 0.05$) and negative values of parameter estimates indicate that the density of arthropods decreased with bird predation.

	Total external arthropods		Caterpillars		Sawfly larvae		Leaf miners		Spiders	
June	Plant neighbours left intact	-0.87 ± 0.16	-0.55 ± 0.23	0.08 ± 0.23	-0.00 ± 0.08	20 ± 5193	-1.17 ± 0.21	0.34 ± 0.19	-1.18 ± 0.24	-0.19 ± 0.26
		-5.33 ***	-2.42	0.33	0.00	-0.004	-5.56 ***	1.84	-4.92 ***	-0.71
September	Plant neighbours left intact	-0.63 ± 0.13	0.18 ± 0.18	-2.21 ± 0.36	0.23 ± 0.22	-1.15 ± 0.29	-0.04 ± 0.07	1.66 ± 0.10	-1.87 ± 0.33	-0.17 ± 0.17
		-4.72 ***	0.97	-6.20 ***	1.05	-3.92 ***	-0.60	17.08 ***	-5.60 ***	-1.04

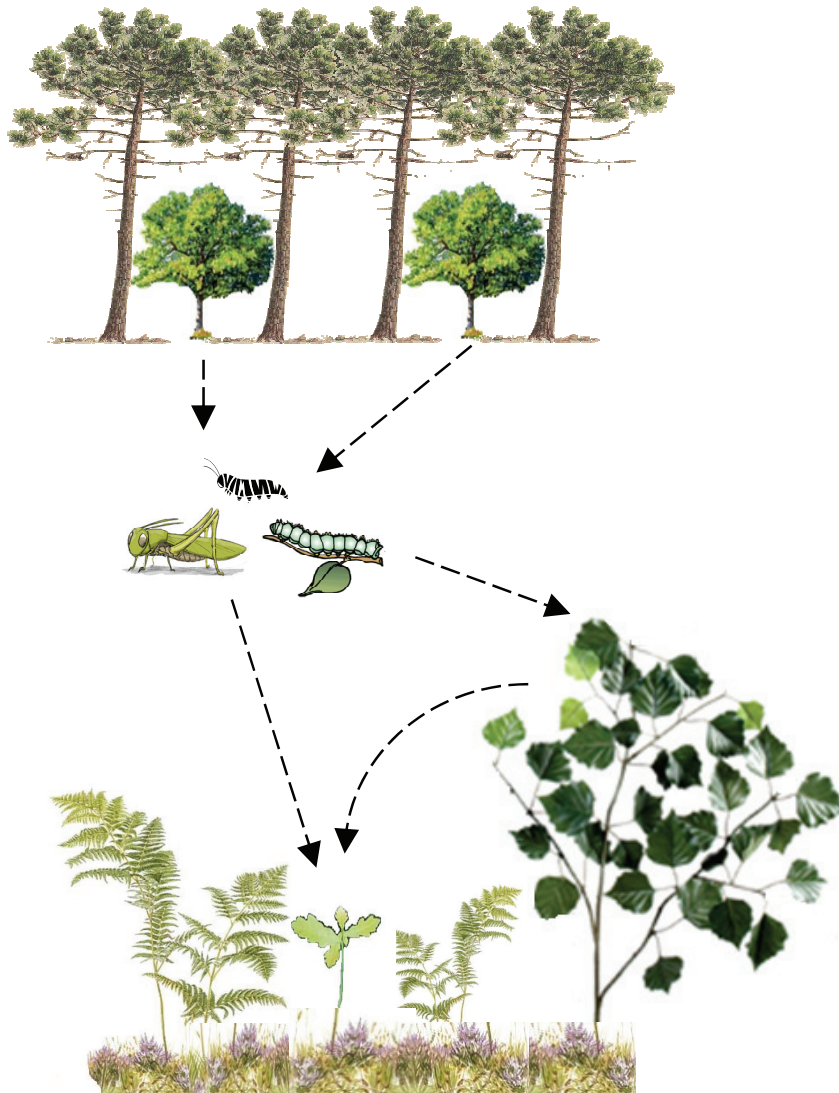
Table III-A2

Results of GLMMs for testing the effect of plant neighbour removal when insectivorous birds were excluded by cages (bird exclosures) or not (control) on the density of total external arthropods (external-feeding and predatory arthropods), caterpillars (external feeding), sawfly larvae (external feeding), leaf miner larvae (concealed feeding) and spiders (predatory arthropods) on *Quercus robur* seedlings. First line presents parameter estimates, i.e. the difference between the reference level (plant neighbours left intact) and the removal of plant neighbours, and second line presents Wald's z values. Significant z values are shown in bold (***) and negative values of parameter estimates indicate that the density of arthropods decreased when plant neighbours were removed.

	Total external arthropods		Caterpillars		Sawfly larvae		Leaf miners		Spiders	
	Bird exclosures	Control	Bird exclosures	Control	Bird exclosures	Control	Bird exclosures	Control	Bird exclosures	Control
June	-0.33 ± 0.14 -2.43	0.23 ± 0.18 1.23	-0.36 ± 0.22 -1.68	0.27 ± 0.24 1.11	0.16 ± 0.05 0.03	2 ± 177523 0.00	-0.66 ± 0.18 -3.77 ***	0.85 ± 0.22 3.87 ***	-0.83 ± 0.21 -3.92 ***	0.17 ± 0.28 0.60
September	0.24 ± 0.11 2.32	0.04 ± 0.15 0.27	0.35 ± 0.17 2.03	-2.03 ± 0.36 -5.65 ***	0.23 ± 0.22 1.05	0.51 ± 0.42 1.23	-1.27 ± 0.10 -12.61 ***	0.43 ± 0.06 6.93 ***	0.15 ± 0.17 0.91	1.85 ± 0.34 5.52 ***

Chapitre 4

Voisinage végétal et herbivorie sur les plantules de chêne
Importance de l'échelle spatiale et de la gamme d'hôtes des
insectes herbivores



Objectifs :

Étudier la colonisation des plantules par les insectes herbivores et leurs dommages, en fonction de leur degré de spécialisation (généralistes et spécialistes) et de la composition du voisinage végétal proche ("plot level") et parcellaire ("stand level").

Déterminer les composantes de la diversité végétale (structure, diversité, concentration de la plante-hôte) et l'échelle (locale, parcellaire) influant sur les communautés d'herbivores spécialistes et généralistes.

Résumé et intérêt de l'étude :

Les interactions entre une plante-cible et ses herbivores sont conditionnées par la composition du voisinage végétal. Les herbivores généralistes bénéficient de l'augmentation de la diversité de la communauté végétale tandis que cette complexification diminue la probabilité pour une espèce spécialiste de localiser et de coloniser sa plante-hôte. Pour évaluer l'effet de la concentration en plante hôte, les dégâts engendrés par les insectes herbivores généralistes et les abondances des insectes spécialistes (mineuses de feuilles) sur des plantules de chêne pédonculé ont été comparés entre modalité témoin et unités où la concentration en plantules de chêne avait été artificiellement augmentée. Afin d'estimer les effets de la communauté végétale environnante, des relevés botaniques ont été effectués à l'échelle parcellaire autour des unités expérimentales (400 m²) ainsi que plus localement à proximité des plantules (2.25 m²).

Les insectes généralistes sont peu sensibles aux variations locales de végétation mais leurs dégâts augmentent avec la richesse spécifique et le recouvrement de la strate arborée à l'échelle parcellaire. Inversement, les abondances de mineuses de feuilles, insectes spécialistes, diminuent avec l'augmentation du recouvrement de la strate arbustive. Leurs abondances augmentent avec la concentration en plante-hôte (plantules de chêne pédonculé), corroborant l'hypothèse d'une utilisation par ces insectes de signaux visuels ou chimiques pour localiser la plante-hôte à une échelle très locale.

Article soumis à Basic and Applied Ecology

Influence of surrounding vegetation on insect herbivory: a matter of spatial scale and herbivore specialisation

Abstract

The surrounding vegetation is thought to modify the interactions between a focal plant and its herbivores. Both the structure and composition of the surrounding vegetation may disrupt or enhance host plant location and colonisation, leading to associational resistance or susceptibility. The effect of neighbouring plants also varies with the herbivore host plant diversity.

We compared the effects of host plant concentration and neighbouring plant composition on herbivory by generalist and specialist insects feeding on oak seedlings, at two spatial scales. The damage caused by generalist insects depended on the large-scale composition of plant communities, and increased with tree species richness and cover. By contrast, leaf miner damage was affected by the understorey vegetation close to oak seedlings, decreasing with increasing shrub cover and stratification diversity. Leaf mine abundance was higher in more concentrated host plants and was negatively correlated with damage due to generalist insects, suggesting competitive interactions.

Key words

specialist, generalist, herbivore, insects, plant neighbours, host plant concentration

Introduction

Interactions between plants and herbivores have long been viewed as binary relationships between resistance traits and herbivore communities but the importance of the surrounding vegetation for these interactions is increasingly recognised (Barbosa, Hines, Kaplan, Martinson, Szczepaniec et al. 2009). The diversity of the surrounding vegetation has been reported to reduce herbivory damage to a focal plant, by providing associational resistance (Root 1973) in many ecosystems such as crops (Tonhasca & Byrne 1994), forests (Jactel & Brockerhoff 2007; Vehviläinen, Koricheva, & Ruohomäki 2007) and grasslands (Unsicker, Baer, Kahmen, Wagner, Buchmann et al. 2006). However, some studies have failed to confirm this relationship (Vehviläinen, Koricheva, Ruohomäki, Johansson, & Valkonen 2006; Scherber, Mwangi, Temperton, Roscher, Schumacher et al. 2006), or have even reported the opposite response: associational susceptibility with higher levels of herbivory in more diverse plant communities (Vehviläinen et al. 2007; Schuldt, Baruffol, Bohnke, Bruelheide, Hardtle et al. 2010).

Resource concentration may account for a significant proportion of the decrease in damage due to specialist herbivores within diverse plant communities (Root 1973). The relative abundance and nature of the neighbouring plants determine the probability of a plant being colonised by herbivores (Barbosa et al. 2009). In more diverse plant communities, host plants are proportionally less frequent and non-host neighbouring plants can provide chemical or physical barriers to host plant location (Hambäck & Beckerman 2003, Randlkofer, Obermaier, Hilker, & Meiners 2010). For example, non-host spiny shrubs may provide a physical barrier protecting tree seedlings against mammalian grazers (Baraza, Zamora, & Hódar 2006).

These plant–herbivore interactions may also vary with the spatial scale at which they occur (Banks 1998; Gunton & Kunin 2007). The effect of plant neighbours on herbivory depends on the distance between a focal plant and its neighbours (Barbosa et al. 2009). Many studies have reported a significant influence of plant diversity on herbivores in small plots, whereas experiments over large spatial scales have tended to show no such benefits of plant diversity (Bommarco & Banks 2003).

Finally, the magnitude and direction of the relationship between plant diversity and insect herbivory seems to vary with the mobility of herbivores and the diversity of their host plants (Banks 1998). Associational susceptibility would be expected to be most prevalent with polyphagous herbivores, because they are able to feed on multiple host plant species (Unsicker, Oswald, Koehler, & Weisser 2008), whereas specialist herbivores are limited by the numbers of suitable hosts (Bertheau, Brockerhoff, Roux-Morabito, Lieutier, & Jactel 2010). Plant neighbours may disrupt host finding by specialist insects, whereas generalist insects may simply shift from one host plant to another.

The main objective of this study was to investigate the effect of host concentration on insect herbivory, by manipulating the local density of focal host plants. We also investigated the influence of the composition (species diversity) and structure (cover and stratification) of the surrounding vegetation at two spatial scales (plot and stand level). Finally, we compared the effect of neighbouring plants on herbivory by specialist (leaf miners) and generalist (external feeders) insect guilds.

Methods

Study system

This study was conducted in the Landes de Gascogne forest, in south-western France, a region covered by one million hectares of native maritime pine plantations (*Pinus pinaster*). Pedunculate oak (*Quercus robur*) regenerates naturally within pine stands and become co-dominant in older plantations. Other broadleaf species are present, including common ivy (*Hedera helix*), European holly (*Ilex aquifolium*), red and Holm oaks (*Q. rubra* and *Q. ilex*), and silver birch (*Betula pendula*). The predominant understorey species are common bracken (*Pteridium aquilinum*), purple moor grass (*Molinia caerulea*), dwarf and common gorse (*Ulex europaeus*, *U. minor*), heather species (*Erica scoparia*, *E. cinerea*, *Calluna vulgaris*), glossy buckthorn (*Frangula alnus*), blackberry (*Rubus* sp.) and European honeysuckle (*Lonicera periclymenum*).

Experimental design

We investigated the effects of host plant concentration and surrounding vegetation on insect herbivory, in eight mixed stands of *P. pinaster* and *Q. robur*. We established two experimental units within these stands (Fig. IV-1). In the "low host concentration" treatment, three oak seedlings were planted about 60 cm apart in a 2.25 m² (1.5 x 1.5 m) plot. In the "high host concentration" treatment, we planted six additional seedlings around the three target seedlings, reducing the distance between seedlings to about 30 cm (Fig. IV-1). In total, 96 one-year-old *Q. robur* seedlings (48 target seedlings = 3 replicates × 2 experimental units × 8 stands plus 48 additional seedlings = 6 replicates × 1 experimental unit × 8 stands) were randomly transplanted in February 2009. The oak seedlings used originated from south-western France origina and were about 45 ± 2 cm high and had 47 ± 3 leaves.

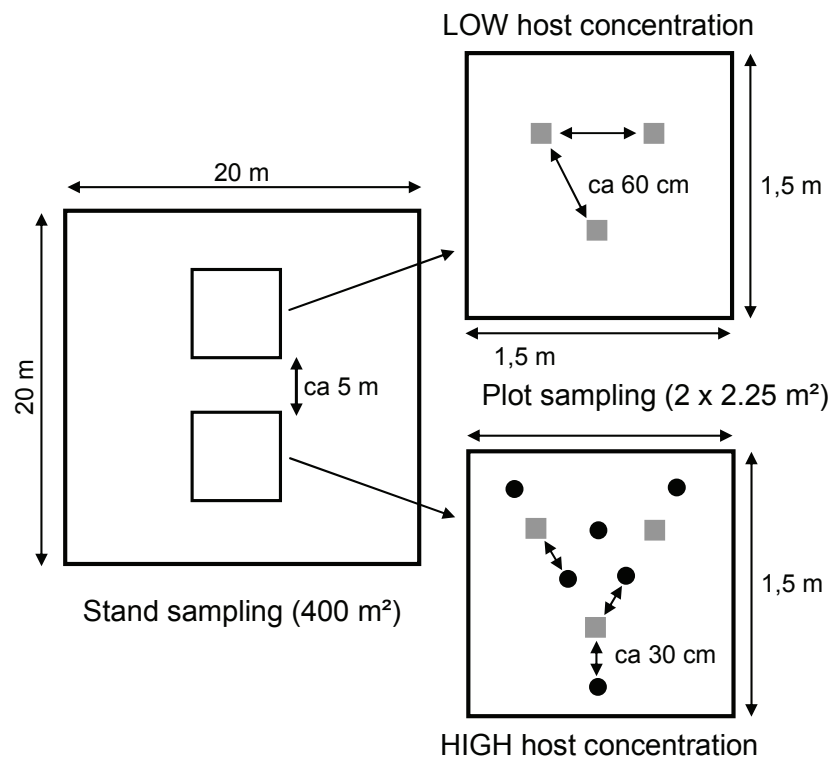


Figure IV-1 Experimental design for assessing the effect of host plant concentration and surrounding vegetation on insect herbivory on oak seedlings. Stand vegetation was sampled over an area of 400 m² around the two experimental plots. The "low host concentration" plot consisted of 3 focal oak seedlings (grey squares, top-right) and the "high host concentration" plots consisted of 3 focal oak seedlings (grey squares) and 6 additional oak seedlings (solid circles, bottom-right). The vegetation of the plot was sampled over an area of 2.25 m²

Insect herbivory on focal species

Most of the insect damage occurring on *Q. robur* leaves is caused by external feeders (the chewer and skeletoniser guilds), principally lepidopteran larvae and grasshoppers. These insects are polyphagous or oligophagous and are thus able to feed on several plant species. A few lepidopteran species are specialist feeders, but these species cause very little damage on oak seedlings in the area studied (Table IV-S1). All external insect damage was pooled and considered to correspond to damage caused by generalist insects. Leaf miners are specialist herbivores and on the species feeding on *Q. robur* are mostly small moths (Lepidoptera). We therefore used the abundance of leaf mines (presence of mines in leaves) as a proxy for herbivory.

Measurements of insect herbivory and abundance of leaf mines

Herbivory by generalist insects and leaf miners was assessed by the visual inspection of all oak leaves. The leaf area removed (LAR) by generalist insects was estimated with a transparent 0.25 cm² grid. We divided the damaged leaf area by total leaf area to calculate a percentage LAR by generalist insects. LAR by generalist insects and the abundance of leaf mines were assessed twice during a single growing season, in June and September 2009. Within a given experimental unit, LAR and the abundance of leaf mines were averaged over the three seedling replicates.

Stand and plot vegetation sampling

The vegetation present in the eight stands was sampled during the period of peak vegetation cover (early August 2009). We recorded all vascular plants and estimated their cover/abundance in three vertical layers, according to the Braun-Blanquet semi-quantitative scale, in an area of 400 m² around the two experimental units (Fig. IV-1). The vegetation layers considered were the tree layer (tree species more than 7 m tall), the shrub layer (woody species less than 7 m tall), and the herbaceous layer (all other vascular plant species less than about 2 m tall). Cover was assessed visually for each vegetation layer, regardless species composition. We also estimated mean *Q. robur* cover. At the plot level, we recorded all plant species in the herbaceous layer (less than 2 m tall) and estimated abundance and cover for each experimental unit (Fig. IV-1). We calculated plant species richness and Shannon's index of diversity, at both the stand and plot levels. We also calculated an index of stratification diversity at both stand and plot levels (Prodon & Lebreton 1981). All vegetation variables at the plot and stand levels are listed in Table IV-1.

Table IV-1. Stand and plot vegetation variables tested for their effects on herbivory on target oak seedlings.

Stand level	Variables	Description / calculation	Range of values
Richness and diversity variables	Tree layer		
	Tree species richness	Number of species of the tree layer (woody plants > 7 m tall)	2 – 5
	Tree species diversity	$I_{tree} = -\sum p_i \times \log(p_i)$ where p_i is species' cover in the tree layer	0.41 – 0.93
	Shrub layer		
	Shrub species richness	Number of species of the layer of shrubs (woody plants < 7 m tall)	5 – 8
	Shrub species diversity	$I_{shrub} = -\sum p_i \times \log(p_i)$ where p_i is species' cover in the shrub layer	0.32 – 1.18
	Herbaceous layer		
	Herbaceous species richness	Number of species of the herbaceous layer (vascular plants < 2 m tall)	9 – 15
	Herbaceous species diversity	$I_{herbaceous} = -\sum p_i \times \log(p_i)$ where p_i is species' cover in the herbaceous layer	0.83 – 1.66
	All layers		
Structural variables	Species richness	Total number of plant species	13 – 16
	Species diversity	$I_{total} = -\sum p_i \times \log(p_i)$ where p_i is the estimated cover for each species	1.52 – 2.64
	Tree cover	Relative cover of the tree layer (woody plants > 7 m tall)	20 – 55 %
	Shrub cover	Relative cover of the shrub layer (woody plants < 7 m tall)	5 – 70 %
	Herbaceous cover	Relative cover of the herbaceous layer (vascular plants < 2 m tall)	50 – 90 %
	Stratification diversity	$I_{SD, stand} = -\sum C_i \times \log(C_i)$ where C_i is the cover for each vegetation layer	1.06 – 1.84
<i>Quercus robur</i> cover	Mean pedunculate oak cover	Relative cover of <i>Quercus robur</i> irrespective of the vegetation layer (mean of covers)	2.5 – 26.3 %
Plot level	Richness and diversity variables		
	Species richness	Total number of plant species in the herbaceous layer (plants < 2 m tall)	4 – 9
Structural variables	Species diversity	$I_{plot} = -\sum C_i \times \log(C_i)$ where C_i is species' cover in plot samplings	0.44 – 1.02
	Shrub cover	Relative cover of the shrub layer	5 – 50 %
	Herbaceous cover	Relative cover of the herbaceous layer	40 – 100 %
	Stratification diversity	$I_{SD, plot} = -\sum p_i \times \log(p_i)$ where p_i is the cover for shrub and herbaceous layers	0.46 – 1.05
	Fern cover	Relative cover of <i>Pteridium aquilinum</i> in the herbaceous layer	0 – 37.5 %
	Moor grass cover	Relative cover of <i>Molinia caerulea</i> in the herbaceous layer	2.5 – 37.5 %

Statistical analyses

Linear mixed model analyses (LMM) were performed on LAR by generalist insects, after logit transformation for proportion data (Warton & Hui 2011). By contrast, generalised linear mixed model analyses (GLMM) were performed on data for the abundance of leaf mines, with Poisson distribution fitting and the use of a log link function and Laplace approximation for count data (Zuur, Ieno, Walker, Saveliev, & Smith 2009). For all analyses, stand and season were considered to be random effects, thus accounting for repeated measurements on the same experimental unit. If significant interactions were found between season and other fixed effects, separate models were used for the two dates. We checked the normality and homoscedasticity of the residuals of all models.

We investigated the the effect of host plant concentration on insect herbivory, by LMM and GLMM analyses with host plant concentration and vegetation variables as fixed effects, including linear and quadratic terms. We did not carry out multiple regression analyses, because the vegetation variables were collinear, which would have biased the analyses (Graham 2003). We consistently found significant interactions between host plant concentration and stand vegetation variables. We therefore analysed the effects of the stand vegetation variables separately in plots with in low and high host plant concentration. It was not possible to generate such models for local vegetation variables, because they varied between the two experimental plots within each stand. The effects of these variables were therefore investigated on pooled low and high host concentration plots combined (accounting for the spatial non-independence of two experimental units within a stand) and on these plots treated separately. Finally, we used non-linear mixed regression models to investigate the effect of LAR by generalist insects on the abundance of leaf mines.

Likelihood-ratio tests were performed to assess the effects of predictive variables and their interactions on insect herbivory. Non-significant variables were successively removed until the null model best explaining the data was obtained (Zuur et al. 2009). We carried out analyses with maximum likelihood methods, to compare models with different fixed effect structures. For GLMMs, we used a more conservative p-value of 1% as the significance threshold for z-values (Zuur et al. 2009).

For both GLMMs and LMMS, the log-likelihood ratio R^2 was estimated according to equation (1) if a continuous variable was found to have a significant effect (Kramer 2005):

$$R^2_{LR} = 1 - \exp\left(-\frac{2}{n}(\log L_M - \log L_0)\right) \quad \text{eqn. (1)}$$

where n is the number of observations, $\log L_0$ is the log-likelihood of the intercept-only model and $\log L_M$ is the log-likelihood of the significant model.

All analyses were performed with the nlme package for LMM analyses (Pinheiro, Bates, Debroy, Sarkar et al. 2011) and lme4 for GLMM analyses (Bates, Maechler, & Bolker 2011) with R software (R Development Core Team 2010). Intercepts and slopes and their standard errors were estimated with the AICcmodavg package (Mazerolle 2011), with exponential transformation to give clear figures.

Results

Effect of season

The abundance of leaf mines ($\chi^2 = 13.4$, $df = 1$, $P < 0.001$) and LAR by generalist insects ($\chi^2 = 16.4$, $df = 1$, $P < 0.001$) increased significantly between June and September (Fig. IV-2). No significant interaction was found between season and vegetation variables for LAR by generalist insects. We therefore carried out LMM analyses with season as a random effect. By contrast, significant interactions were found between season and continuous vegetation variables for the abundance of leaf mines. We therefore performed analyses separately for each assessment date.

Host plant concentration

The addition of conspecific seedlings had different effects on leaf damage due to generalist herbivores and damage due to specialist insect herbivores (Fig. IV-2). The abundance of leaf mines on focal oak seedlings increased significantly with host plant concentration ($\chi^2 = 4.60$, $df = 1$, $P = 0.03$), whereas LAR by generalist insects tended to decrease, albeit non-significantly ($\chi^2 = 2.38$, $df = 1$, $P = 0.12$), regardless of the season.

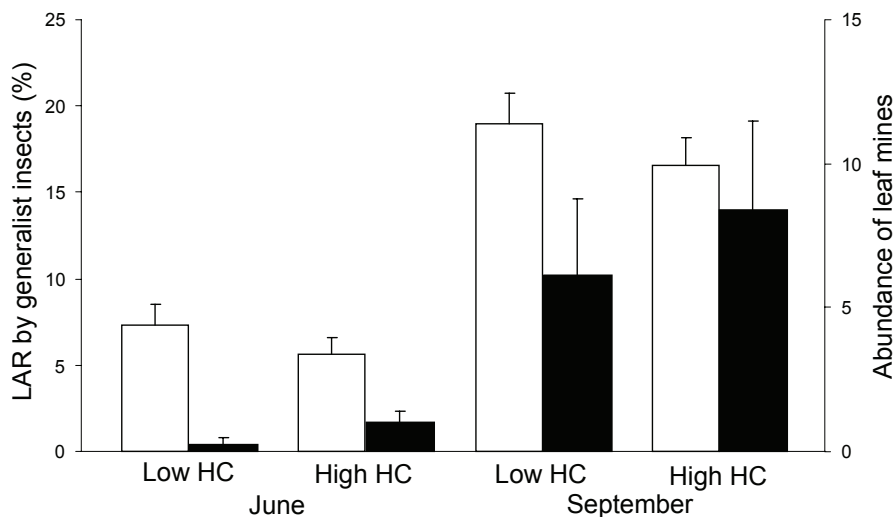


Figure IV-2 Mean (+ SE) percent leaf area removed (%LAR) by generalist insects (white bars) and abundance of leaf mines (black bars) on oak seedlings planted in low Host Concentration and high Host Concentration (HC) plots, on the two assessment dates

Effects of the surrounding understorey vegetation on insect herbivory

None of the vegetation variables influenced LAR by generalist insects at the plot level, regardless of the concentration of conspecific seedlings (all $\chi^2 < 3.5$, $df = 1$, $P > 0.05$). By contrast, the structure of the surrounding vegetation significantly influenced herbivory by specialist insects, but only when these insects were abundant, in September (Fig. IV-3). Regardless of the concentration of conspecific seedlings, the leaf mine abundance decreased significantly with increasing shrub cover ($\chi^2 = 28.34$, $df = 1$, $P < 0.001$) and increasing stratification diversity ($\chi^2 = 12.78$, $df = 1$, $P < 0.001$). Similar results were obtained when we assessed the effects of shrub cover and stratification diversity separately for plots with low and high host concentration (Fig. IV-3).

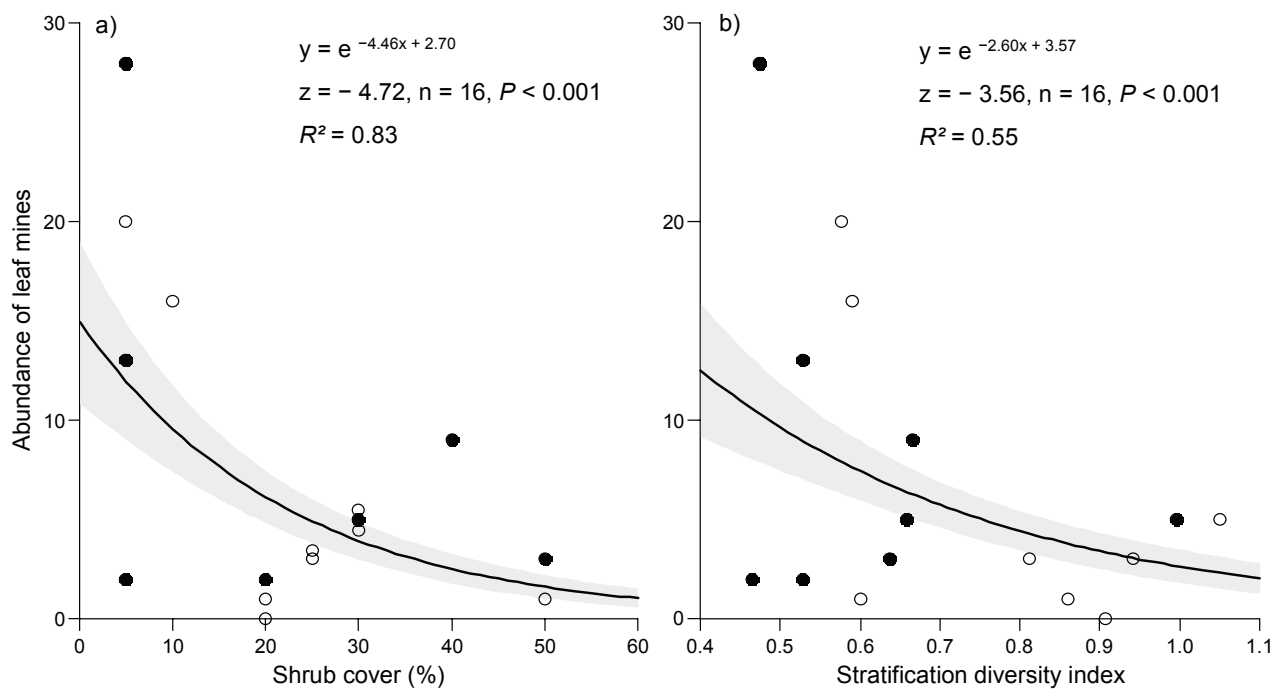


Figure IV-3 Relationships between abundance of leaf mines and a) percent shrub cover or b) stratification diversity index, at the plot level, in September. Open circles represent leaf mine abundance on oak seedlings in low concentration plots and closed circles in high concentration plots

Effects of stand vegetation on insect herbivory

The structure and composition of the tree layer influenced LAR by generalist insects on target oak seedlings only on plots with low host concentration, in both June and September (Fig. IV-4 and IV-5). LAR significantly increased with increasing tree species richness ($F_{1,6} = 5.69, P = 0.05$) and tree cover ($F_{1,6} = 8.30, P = 0.03$). The abundance of leaf mines was not significantly affected by vegetation variables estimated at the stand level. We found no significant effect of oak cover on LAR by generalist insects or on the abundance of leaf mines.

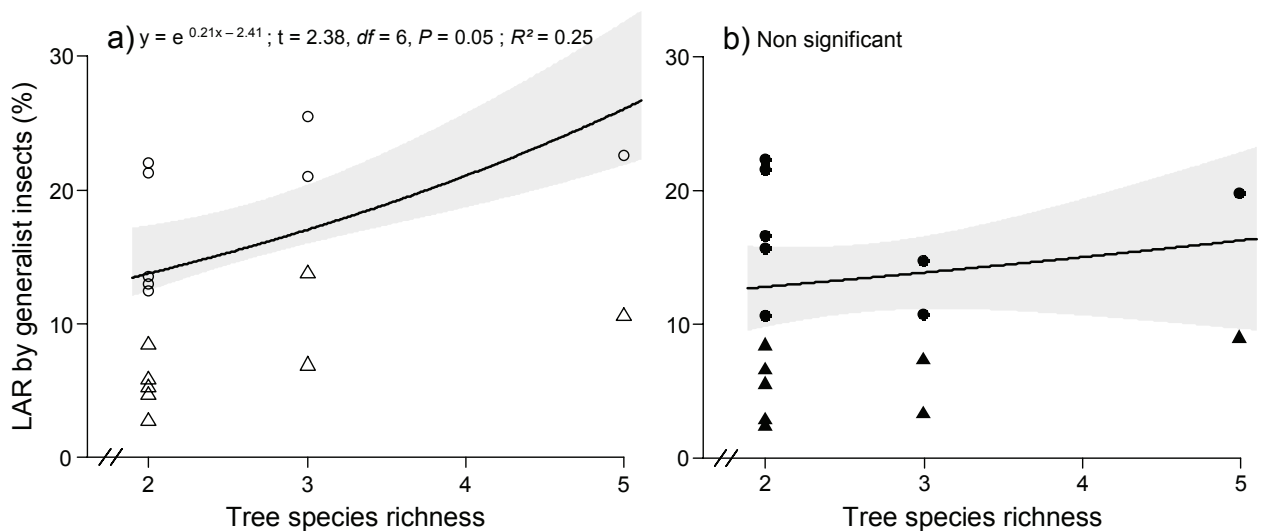


Figure IV-4 Effect of tree species richness at the stand level on percent leaf area removed by generalist insects (%LAR) from oak seedlings in plots with a) a low and b) a high host plant concentration (triangles and circles indicate the results for June and September, respectively)

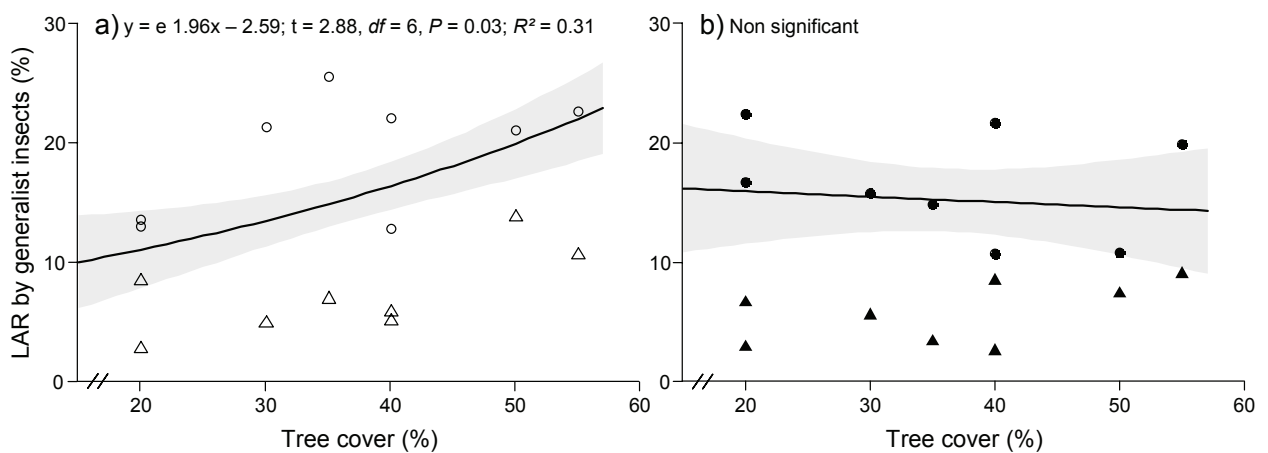


Figure IV-5 Effects of tree cover at the stand level on percent leaf area removed (%LAR) by generalist insects from oak seedlings in plots with a) a low and b) a high host plant concentration (triangles and circles indicate the results for June and September, respectively)

Relationship between the abundance of leaf mines and LAR by generalist insects

In September, the abundance of leaf mines decreased with increasing LAR by generalist insects, regardless of host plant concentration ($\chi^2 = 24.45$, $df = 1$, $P < 0.001$ – Fig. IV- 6).

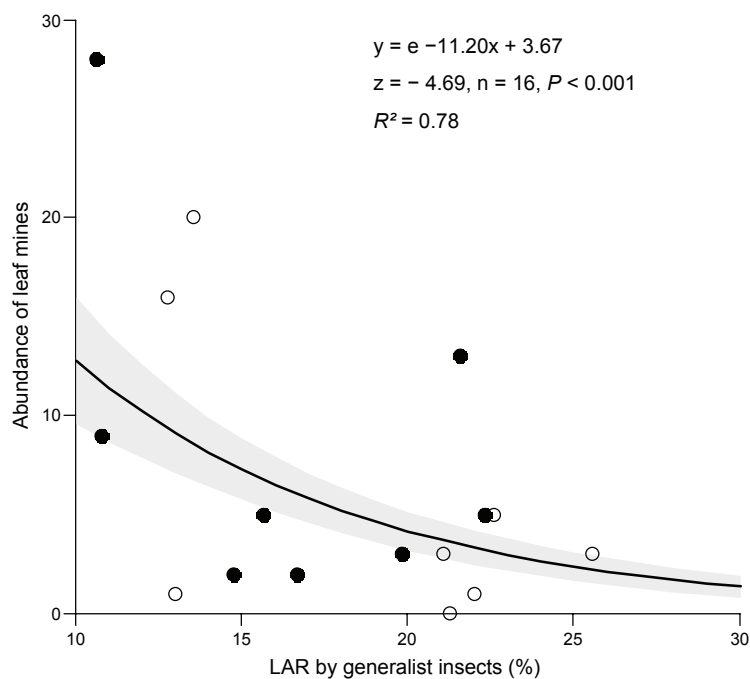


Figure IV-6 Relationship between the abundance of leaf mines and percent leaf area removed by generalist insects (%LAR), for oak seedlings in September. Open and closed circles indicates levels of insect herbivory in low- and high-host plant concentration plots, respectively

Discussion

These results provide new experimental evidence that neighbouring plants can affect insect herbivory on a focal plant. However, we observed considerable variation in the direction and magnitude of the influence of surrounding vegetation. The range of plants eaten by insect herbivores and the spatial scale over which neighbouring plants are considered emerged as two key factors accounting for differences in the damage observed as a function of plant diversity. The damage caused by generalist insects increased with increasing vegetation diversity or heterogeneity (associational susceptibility). By contrast, the damage caused by specialist leaf miners followed the opposite pattern (associational resistance). The effect of the surrounding vegetation was greatest over short distances for specialist insects (at the plot scale) and over larger distances for generalist insects (at the stand scale).

According to the resource concentration hypothesis, the likelihood of specialised herbivores locating their host plants is lower in more diverse plant communities (Root 1973), as we observed with leaf miners. Host plants are proportionally less frequent and are chemically or visually hidden from insects by non-host neighbouring plants in more diverse communities (Hambäck et al. 2003). By contrary, generalist herbivores, such as the external feeders attacking our oak seedlings, may benefit from richer plant communities, which provide access to multiple host species, enabling insects to build up their populations and/or increase their fitness (Unsicker et al. 2008), as they can easily shift from one host species to another (Jactel et al. 2007; Bertheau et al. 2010). Many examples of these opposite patterns of response have been reported, with greater damage due to polyphagous herbivores (e.g. Massey, Massey, Press, & Hartley 2006; Scherber et al. 2006; Pigot & Leather 2008; Schuldt et al. 2010), or lower levels of damage due to oligophagous herbivores (e.g. Otway, Hector, & Lawton 2005; Giffard, Corcket, Barbaro, & Jactel 2011) in more diverse plant communities.

Host plant location is facilitated by a high concentration of host plants, whereas the presence of non-host plants, particularly if those plants are unpalatable, may deter insect herbivores (Otway et al. 2005; Massey et al. 2006). However, some studies have suggested that larger populations of host plants may be less heavily colonised, due to a dilution effect (Otway et al. 2005; Bañuelos & Kollmann 2011). In our experiments, artificially increasing host plant concentration by planting conspecific neighbours resulted in higher levels of leaf miner damage on the focal oak seedlings. We observed no effect of oak seedling density at the stand level, consistent with a possible resource dilution effect.

Another mechanism underlying associational resistance to specialist herbivores involves the disruption of host plant location, with neighbouring plants hindering the detection of visual or olfactory cues by female moths before oviposition (Ross, Berisford, & Godbee 1990; Jactel, Birgersson, Andersson, & Schlyter 2011). Vegetation diversity results in a complexity of plant chemical and structural cues, which may disturb arthropod orientation and mobility (Randlkofer et al. 2010). Such disruption is more likely to occur in close proximity of focal plants than at a larger scale, potentially accounting for the effect of vegetation diversity on the abundance of leaf miners being limited at the plot level. Furthermore, the surrounding vegetation can conceal the host plant even it is not particularly diverse (Hambäck et al. 2003). We found that the amount of surrounding vegetation (shrub cover) and its complexity (stratification diversity) were equally important.

By contrast, generalist herbivores display a tremendous ability to shift between diverse host plants (Bertheau et al. 2010) and may not be influenced by local sparseness of a particular plant species. This may account for the lack of a significant effect of host plant concentration on the damage to oak seedlings caused by generalist herbivores. Tree seedlings may suffer higher levels of damage than other plants, due to the vertical transfer of generalist insect herbivores from canopy trees (White & Whitham 2000; Pigot et al. 2008). This is consistent with our observation that the damage to oak seedlings due to external feeders increased with increasing tree species richness and cover.

The vegetation around tree seedlings may also modify light and microclimate conditions, and this may also account for the effect of neighbouring plants on herbivory in focal plants (Barbosa *et al.* 2009). Sun-grown leaves generally have higher concentrations of defence compounds and lower nitrogen and water contents than shaded leaves (Dudt & Shure 1994), which may render them less attractive to insect herbivores. However, we found the opposite to be true, with higher abundances of leaf miners in seedlings surrounded by low shrub cover, which are supposed more exposed to light. Barber and Marquis (2011) also reported higher levels of herbivory damage on saplings previously exposed to high light conditions and argued that the search for oviposition sites may have led females to choose saplings with a higher density of foliage.

Insect herbivory may also be affected by top-down regulation. The natural enemies hypothesis predicts higher predator species richness and abundance in more diverse plant communities, resulting in lower levels of herbivory damage (Root 1973; Langellotto & Denno 2004). At the plot scale, we observed a negative correlation between stratification diversity and the abundance of leaf mines that might have been due to higher levels of regulation by natural enemies. However, we found the opposite pattern at the stand scale, with higher levels of damage by generalist insects in stands with higher tree cover and richness. Foraging by insectivorous birds or predatory arthropods may also be hindered by greater structural complexity (Sanders, Nickel, Grützner, & Platner 2008), resulting in larger populations of their prey, which then cause more extensive damage to plants (Giffard *et al.* 2011).

Finally, we found that damage due to specialist insects was inversely correlated with damage due to generalist insects at the end of the growing season. This is consistent with previous findings of negative interactions between herbivore guilds (Kaplan & Denno 2007), particularly between exophytic and endophytic insects. In addition, generalist insect damage early in the season may have indirectly induced stronger chemical defences in oak leaves, thus decreasing their quality as oviposition sites for leaf miners.

Acknowledgements

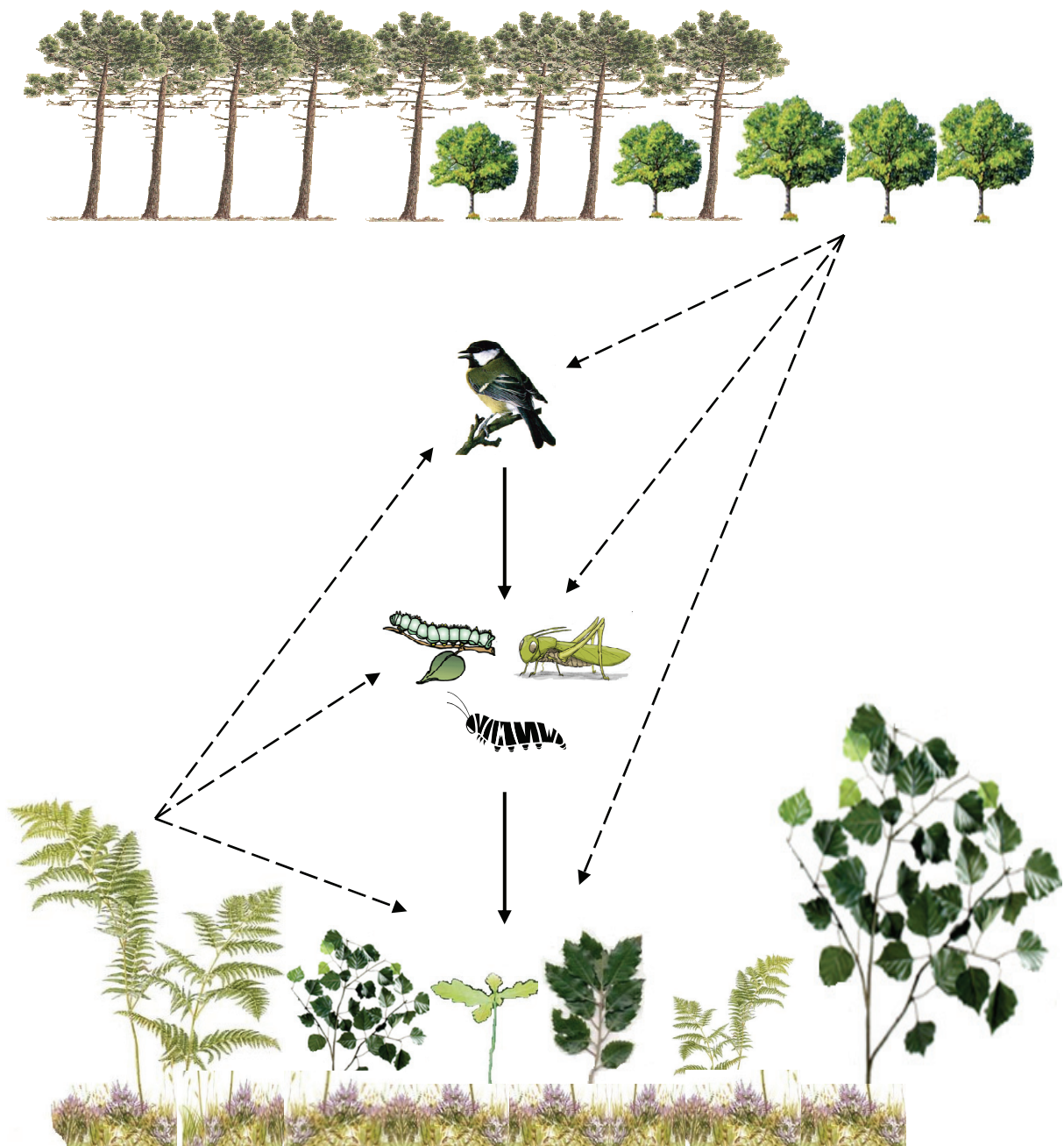
We thank Aurélie Ornon and Jean-Paul Duvert for providing experimental sites in the Gigama forest property, and Paul Tourneur and Rozenn Prud'homme for field assistance.

Table IV-S1: Insect species encountered in oak seedlings, associated with host plants, guild and specialisation.

	Host plants	Guild	specialisation
Lepidoptera Geometridae			
<i>Agriopsis aurantiaria</i>	Quercus spp., Betula spp., Sorbus sp., Prunus sp.	external feeder	polyphagous
<i>Cyclophora ruficiliaria</i>	Quercus spp.	external feeder	oligophagous
<i>Ectropis crepuscularia</i>	Quercus spp., Betula spp., Alnus spp., Salix spp., Populus spp., Rubus sp., Frangula alnus, Calluna vulgaris	external feeder	polyphagous
<i>Epirrita autumnata</i>	Quercus spp., Betula spp., Alnus sp., Corylus avellana, Salix sp., Populus sp., Sorbus sp., Prunus sp., Lonicera spp.	external feeder	polyphagous
<i>Erannis defoliaria</i>	Quercus spp., Betula spp., Corylus avellana, Sorbus sp., Crataegus sp., Prunus sp., Tilia spp., Acer spp., Lonicera spp.	external feeder	polyphagous
<i>Hemitea aestivaria</i>	Quercus spp., Sorbus sp., Prunus sp., Rosa sp., Lonicera sp., Corylus avellana, Crataegus sp., Carpinus betulus, Salix caprea, Alnus sp., Betula spp., Frangula alnus, Rubus sp., Castanea sp., Potentilla spp., Tilia sp.	external feeder	polyphagous
<i>Operophtera brumata</i>	Quercus spp., Betula spp., Corylus avellana, Carpinus betulus, Salix spp., Populus spp., Rubus sp., Sorbus sp., Crataegus sp., Prunus spp., Tilia sp., Acer spp., Frangula alnus, Fraxinus excelsior, Calluna vulgaris	external feeder	polyphagous
Lepidoptera Gracillariidae			
<i>Acrocercops brongniardella</i>	Quercus robur	leaf miner	monophagous
<i>Phyllonorycter roboris</i>	Quercus robur	leaf miner	monophagous
<i>Phyllonorycter quercifoliell</i>	Quercus robur	leaf miner	monophagous
Lepidoptera Lymantriidae			
<i>Elkneria pudibunda</i>	Quercus spp., Betula spp., Alnus spp., Corylus avellana, Salix sp., Populus spp., Rubus spp., Sorbus sp., Prunus spp., Tilia cordata, Acer spp.	external feeder	polyphagous
<i>Lymantria dispar</i>	Quercus spp., Betula spp., Crataegus spp., Pinus spp., Populus spp., Prunus spp., Salix spp.	external feeder	polyphagous
<i>Orgyia antiqua</i>	Quercus spp., Betula spp., Alnus spp., Salix spp., Populus spp., Rubus spp., Acer spp., Frangula alnus	external feeder	polyphagous
Lepidoptera Nepticulidae			
<i>Ectoedemia albifasciella</i>	Quercus robur	leaf miner	monophagous
<i>Ectoedemia subbimaculella</i>	Quercus robur	leaf miner	monophagous
<i>Stigmella</i> sp.	Undetermined but specialist species	leaf miner	monophagous
Lepidoptera Noctuidae			
<i>Acronicta psi</i>	Quercus spp., Betula spp., Alnus spp., Corylus avellana, Salix spp., Populus spp., Rubus sp., Sorbus sp., Crataegus sp., Prunus spp., Tilia sp., Acer spp.	external feeder	polyphagous
<i>Minucia lunaris</i>	Quercus spp.	external feeder	oliphagous
<i>Orthosia</i> sp.	Quercus spp., Betula spp., Salix spp., Rubus sp., Lonicera sp.	external feeder	polyphagous
Lepidoptera Notodontidae			
<i>Drymonia dodonaea</i>	Quercus spp., Betula spp., Fagus spp.	external feeder	polyphagous
<i>Drymonia querna</i>	Quercus spp.	external feeder	oliphagous
<i>Harpyia milhauseri</i>	Quercus spp., Betula spp., Fagus spp.	external feeder	polyphagous
<i>Peridea anceps</i>	Quercus spp., Betula spp., Fagus spp.	external feeder	polyphagous
<i>Phalera bucephala</i>	Quercus spp., Betula spp., Salix spp., Acer sp., Populus sp., Tilia sp.,	external feeder	polyphagous
Lepidoptera Tischeriidae			
<i>Tisheria decidua</i>	Quercus robur	leaf miner	monophagous
<i>Tischeria dodonaea</i>	Quercus robur	leaf miner	monophagous
<i>Tischeria ekebladella</i>	Quercus robur	leaf miner	monophagous
Orthoptera Tettigoniidae	Undetermined but generalist species	external feeder	polyphagous
Coleoptera Curculionidae			
<i>Brachyderes lusitanicus</i>	Quercus spp., Betula spp., Frangula alnus	external feeder	polyphagous

Chapitre 5

Discussion générale et perspectives



La relation binaire entre une plante et ses herbivores peut être modulée en fonction d'une multitude de compartiments qui forment un réseau d'interactions biotiques complexes. Au cours de ces différents chapitres présentant une série d'expérimentations mises en place au cours de la thèse, nous avons progressivement appréhendé les effets de plusieurs compartiments biotiques influençant les interactions entre plantules feuillues et insectes herbivores.

- 1) Le peuplement forestier, et plus largement le contexte paysager dans lequel la plantule se développe, conditionne la charge en herbivores potentielle et les dommages engendrés.
- 2) La diversité végétale d'une parcelle forestière, de par sa structure et sa composition, influence la colonisation des insectes herbivores et leurs dommages sur les plantules, et ceci en fonction de la spécialisation de l'herbivore. Les dommages d'insectes généralistes augmentent en présence de voisins végétaux et avec l'augmentation de la richesse et du recouvrement de la strate arboré.
- 3) Les effets des oiseaux insectivores sont très contrastés entre habitats forestiers mais également à une échelle plus locale sont influencés par le voisinage végétal des plantules-cibles. Les conséquences indirectes positives pour la végétation varient avec les conditions environnementales.
- 4) La colonisation et l'abondance des insectes spécialistes (mineuses de feuilles) sont affectés négativement par la présence et l'augmentation de la complexité en structure de la communauté végétal à proximité des plants-cibles.

Un apport très conséquent de ces travaux a été de prendre en compte et d'évaluer l'intensité des effets des oiseaux insectivores en interaction avec le voisinage végétal. Les effets de leur exclusion obtenus dans nos expérimentations sont similaires aux résultats développés dans la littérature sur la régulation des insectes herbivores et de leurs dommages mais une des richesses principales de ces résultats vient de la mise en évidence d'interactions très fortes existant entre les effets des oiseaux insectivores et la végétation environnante. Leurs effets entremêlés, à toutes les échelles décrites précédemment, mettent en relief la complexité des effets de régulation des prédateurs sur les niveaux trophiques inférieurs.

De nombreux points de discussion seront développés en regard des résultats des différents chapitres mais une des premières conclusions de ce travail confirme l'importance d'autres compartiments biotiques sur les relations plantes-herbivores. Leur prise en compte est la source d'importantes avancées dans la compréhension et l'explication des interactions biotiques complexes à l'échelle des écosystèmes et de leurs conséquences sur la dynamique des communautés. Les conclusions de ces travaux, bien que centrées sur un modèle d'étude particulier, sont ainsi extrapolables à de nombreux autres systèmes d'étude.

Nous allons maintenant nous attacher à résumer les différents résultats et les hypothèses développées dans les chapitres précédents et les compléter en intégrant d'autres facteurs explicatifs possibles. Le formatage des articles publiés ou en cours de publication ne nous a pas forcément permis de développer des hypothèses explicatives alternatives, certaines étant contradictoires à celles présentées plus haut. Des résultats d'expérimentations complémentaires sont intégrés pour apporter un éclairage complémentaire dans cette partie et seront abordées de manière succincte.

La structure de cette discussion générale a été élaborée de façon à faire une nette opposition entre les deux grandes hypothèses reliant diversité végétale et herbivorie. La première partie de cette discussion générale s'accordera à montrer des exemples de cas de résistance des plantules feuillues aux insectes herbivores par association avec une communauté végétale environnante et s'attachera également à présenter les facteurs explicatifs associés. La seconde partie développera des exemples contraires de susceptibilité par association et ses mécanismes explicatifs. Chaque partie comprendra un premier paragraphe s'attachant aux effets de concentration/dilution de la ressource et un second sur les effets des oiseaux insectivores (ennemis naturels), tous deux en relation avec la végétation environnante.

Résistance par association

Proximité taxonomique avec l'essence dominante du peuplement et diminution de l'apparence des plantules par la végétation herbacée environnante proche

Nous avons initialement supposé que la différence entre l'espèce de plantule feuillue et l'espèce dominante de la canopée allait conditionner l'intensité des dommages d'insectes herbivores sur les plantules. Les trois espèces de plantules transplantées étaient toutes feuillues : *Betula pendula*, espèce décidue, et deux espèces appartenant au genre *Quercus* (*Q. robur* décidue et *Q. ilex* sempervirente). Leur transplantation sous des chênes exotiques (*Q. rubra*, *Q. heterophylla*) et dans des îlots feuillus composés d'espèces natives (chêne pédonculé *Q. robur* et bouleau verruqueux *B. pendula*) augmente la probabilité de partage d'une communauté d'insectes herbivores. A l'inverse, la transplantation dans des parcelles de pin maritime *Pinus pinaster* diminue fortement la probabilité de colonisation des plantules par des insectes herbivores, du fait des différences très importantes entre les herbivores associés à ces grands taxons végétaux (essences feuillues contre conifères). Les résultats obtenus sont en accord avec ces hypothèses : les intensités de dommages foliaires sont plus fortes dans les parcelles feuillues que dans les parcelles de pins, les chênaies exotiques se plaçant en position intermédiaire entre les deux extrêmes (Figure II-1 & Table II-1). Nous avons cependant observé que cette concentration des dommages dans les îlots feuillus était plus intense pour les plantules de chênes *Q. robur* et *Q. ilex* (avec des variations saisonnières importantes).

Ces résultats confirment des hypothèses développées en écosystèmes tropicaux. Des études ont montré une diminution des dommages d'insectes à distance des arbres mères (Lemen 1981, Maetô & Fukuyama 1997, Pigot & Leather 2008). La présence d'une canopée de même espèce ou avec une composition taxonomique proche induit une forte probabilité de colonisation par des insectes de la canopée sur les plantules. Ces résultats s'inscrivent directement dans la lignée de ceux déjà observés dans de nombreux systèmes forestiers avec une diminution des dommages d'insectes, de mollusques herbivores ou encore de pathogènes foliaires lorsqu'une plantule se développe à grande distance de son arbre mère ou d'individus conspécifiques, source potentielle d'ennemis (ex. Moore et al. 1991, Vehviläinen et al. 2006). Des effets de résistance par association sont ainsi observés quand une espèce végétale cible diffère des autres espèces végétales environnantes (traits foliaires par exemple) et ne partage pas le cortège d'herbivores associés à la communauté végétale (Barbosa et al. 2009). Ce mécanisme favorise la dispersion, c'est-à-dire le succès de régénération des plantules à longue distance des arbres de même espèce (Maetô & Fukuyama 1997, White & Whitham 2000, Norghauer et al. 2008, Pigot & Leather 2008, Norghauer et al. 2010).

Les intensités de dommages observés sur les plantules de chêne pédonculé transplantées dans les parcelles dites "mixtes" de chêne pédonculé et de pin maritime (Figure III-2), sont proches des valeurs obtenues dans les parcelles de feuillus (environ 20 à 25% de surface foliaire consommée). Nous n'avons pas décelé de diminution des dommages sur les plantules de chênes avec la diminution de la concentration de cette espèce dans la communauté végétale environnante, en tout cas pour la grande majorité de ces dommages causés par des insectes plutôt généralistes.

Les mineuses de feuilles sont considérées comme des insectes spécialistes (monophages à oligophages). La colonisation des plantules est affectée par la présence de végétation herbacée proche (Chapitre 3) ou par sa structure (Chapitre 4). L'abondance des mineuses diminue premièrement avec la présence d'une couverture végétale (résistance par association) et deuxièmement avec l'augmentation de la diversité de structure de la végétation environnante, qui conditionne l'apparence de la plante-hôte.

En effet, les insectes utilisent une panoplie de signaux visuels et olfactifs qui leur permettent de repérer leur plante hôte au sein d'une communauté végétale (Ross et al. 1990, Randlkofer et al. 2010, Dulaurent et al. 2011, Jactel et al. 2011). Les monocultures sont simplifiées en composition et en structure, atténuant les variations du microclimat et/ou de la composition chimique de la communauté. Ainsi, la probabilité de détection et de colonisation des plantes hôtes augmente pour les insectes herbivores spécialistes (Root 1973). Inversement, l'apparence de la plante hôte ('host apparency' hypothesis) diminue au sein d'une communauté végétale environnante diversifiée. Les espèces végétales plus grandes, avec de plus grandes feuilles, et/ou émettant plus de composés chimiques volatils, masquent la plante-hôte à l'insecte spécialiste. Ce résultat est renforcé par ceux obtenus avec l'augmentation artificielle de la concentration des plantules de chêne pédonculé (Chapitre 4). L'abondance des mineuses augmente sur les plantules cibles avec la concentration de la plante hôte qui accroît la probabilité de détection par ces insectes spécialistes. La probabilité de colonisation par des insectes herbivores est non seulement liée à l'apparence de la plante hôte comme ses propres caractéristiques de taille ou de largeur de feuilles, mais également de la composition des traits dominants de la communauté environnante (Karban 1997).

Ennemis naturels
Agrégation des oiseaux insectivores sur la ressource "nouvelle"

L'exclusion des oiseaux insectivores induit une augmentation des dégâts d'insectes herbivores, plus particulièrement significative sur les plantules de bouleau (Figures II-2 & II-3a). Quelque soit l'identité de l'espèce de la plantule cible, l'exclusion des oiseaux insectivores entraîne une augmentation significative des dégâts sur les plantules de feuillus transplantées dans les parcelles de pin mais pas dans les parcelles dites "conspecifics" (feuillus natifs ou exotiques). Ce résultat est à première vue contre-intuitif car les parcelles de pins présentent une richesse spécifique et une abondance plus faible en oiseaux insectivores, comparées à celles des îlots natifs et aux parcelles de feuillus exotiques (Chapitre 2, voir aussi Barbaro et al. 2005, Barbaro et al. 2007).

La richesse et l'abondance des oiseaux insectivores conditionnent les effets de leur prédation sur les insectes (Philpott et al. 2009). Les relations prédateurs-proies étant densité-dépendantes, les effets des oiseaux insectivores sont les plus intenses et donc les plus décelables lorsque les populations d'insectes et leurs dommages sont les plus importants (Crawford et Jennings 1989, Gruner 2004, Bridgeland et al. 2010, Schwenk et al. 2010). Dans notre expérimentation, les dommages d'insectes sur les plantules sont plus faibles dans les parcelles de pins, ce qui laisse supposer une abondance plus faible de proies potentielles, avec une communauté d'oiseaux insectivores moins diversifiée et moins abondante.

Des effets de concentration de la prédation sont cependant observés dans le contexte d'une fragmentation accrue des forêts natives. Les intensités de prédation sont décuplées dans les petits fragments forestiers ou dans les parcelles de pins exotiques: l'abondance des proies diminue mais les abondances d'oiseaux sont concentrées sur de petites surfaces (González-Gómez et al. 2006, Vásquez et al. 2007). Un effet plus intense de la prédation par les oiseaux insectivores peut être ainsi observé dans les peuplements forestiers où la densité de proies est plus limitante.

En intégrant d'autres hypothèses soulevées par ces résultats, la régulation plus intense des oiseaux insectivores sur les dommages foliaires en plantations de pins n'est pas si contradictoire. L'hypothèse de résistance par association stipule que les communautés d'ennemis naturels des herbivores sont plus diversifiées, plus abondantes et plus efficaces dans la régulation des populations de leurs proies lorsque la communauté végétale est plus diversifiée (Tahvanainen & Root 1972, Root 1973). La diversité végétale fournit des ressources complémentaires (nectar, pollen), des refuges contre la prédation intragilde ou contre des prédateurs d'ordre supérieur, ou tout simplement une diversité plus importante de proies (Siemman et al. 1998, Schaffers et al. 2008).

Une plus grande diversité végétale (en composition et structure) n'est pas la première caractéristique des parcelles de pin. Les cycles sylvicoles de plantation et les travaux forestiers réguliers tendent à limiter le nombre d'espèces végétales en favorisant des espèces à croissance rapide comme la fougère aigle *Pteridium aquilinum* mais surtout en empêchant l'installation et la croissance d'espèces pérennes comme les arbres et arbustes ligneux.

La composition des communautés d'oiseaux forestiers est également fortement liée à la diversité de structure des peuplements (ex. Prodon & Lebreton 1981, Deconchat & Balent 2001, Camprodon & Brotons 2006, Archaux et al. 2007). Il est cependant difficile de dissocier l'influence respective de la structure et de la composition des communautés végétales sur les communautés d'oiseaux, ces deux composantes étant très liées. Dans les parcelles de pins maritimes, la structure et la composition spécifique des peuplements induisent une diminution de la richesse et de l'abondance des communautés d'oiseaux. Beaucoup d'espèces sont cantonnées aux îlots feuillus, aux lisières de parcelles ou encore à certaines vieilles parcelles de pins où les différences de gestion ou d'ouverture de canopée favorisent la colonisation d'autres espèces végétales, d'insectes et d'oiseaux (Barbaro et al. 2007, van Halder et al. 2008, 2011).

La transplantation de plantules de feuillus en sous bois des plantations de pin maritime induit l'apparition d'une nouvelle ressource pour les insectes herbivores mais aussi de sites de prospection potentiellement riches en proies pour les oiseaux insectivores (surtout dans les parcelles utilisées lors de la première expérimentation). Bien que peu diversifiée et peu abondante, la communauté d'oiseaux insectivores en parcelles de pins a un fort effet de régulation des dommages d'insectes herbivores (Figure II-3b). Le mécanisme inverse peut être avancé pour expliquer les faibles effets de régulation des oiseaux insectivores dans les parcelles de feuillus natifs (Figure II-3b). Les quantités de proies et la diversité de sites de prospection pour les oiseaux insectivores sont, sans aucun doute, plus abondantes dans ces parcelles gérées de façon plus extensive (chênes pédonculés centenaires). L'ajout de plantules feuillues modifie peu la communauté végétale en place, notamment du fait de la régénération naturelle existante, et les oiseaux insectivores ne concentrent pas leurs prospections sur cette nouvelle ressource. De plus, les effets de la prédation par les oiseaux insectivores deviennent difficilement détectables dans le cas de pullulation des populations de proies, alors qu'ils apparaissent plus nettement en cas de ressource limitante, en hiver par exemple (Crawford & Jennings 1989, Holmes 1990, Glen 2004, Barbaro & Battisti 2011). La ressource est non-limitante pour les oiseaux insectivores dans les parcelles de feuillus, rendant les effets de leur exclusion plus difficiles à déceler.

L'effet de l'exclusion des oiseaux insectivores sur les dommages foliaires subis par les plantules de bouleau verruqueux varie aussi dans le temps (Figure II-2). Certaines périodes sont caractérisées par des taux de prédation plus élevés des insectes herbivores. En systèmes tempérés, la saison de reproduction et d'élevage des juvéniles impose aux oiseaux des dépenses énergétiques fortes qui sont compensées par une plus grande consommation de proies (Holmes 1990). Les périodes migratoires impliquent des augmentations locales très rapides des populations d'oiseaux insectivores et de leurs effets sur les populations d'arthropodes. En hiver, certaines espèces d'oiseaux insectivores sédentaires peuvent également impacter les populations d'arthropodes à disposition comme les insectes se développant dans le bois, les araignées ou encore les herbivores à développement hivernal comme la processionnaire du pin (Fayt et al. 2005, Gunnarsson 2007, Barbaro & Battisti 2011). Il est alors finalement peu étonnant que les résultats montrent ici des effets maximum au printemps et en début d'été de la régulation des insectes et de leurs dommages.

Certaines espèces végétales sont caractérisées par des phénomènes d'abscission foliaire comme possible réaction d'évitement à l'herbivorie (Faeth et al. 1981, Giertych et al. 2006). Les plantules de bouleau les plus impactées présentent une perte importante de leur nombre de feuilles au cours de la saison (Figure V-1 ci-contre). De forts taux d'abscission foliaires consécutifs aux dommages d'herbivorie de début de saison de végétation induisent une diminution drastique du nombre de feuilles des plantules. Ce résultat peut être évidemment à l'origine de variations importantes dans la mise en évidence des effets indirects des oiseaux insectivores et de résistance par association sur les plantules de bouleau (Figures II-1 & II-2). Les dégâts de début de saison se concentrent en parcelles de feuillus et sous les cages d'exclusion. Si ces plantules plus impactées perdent leurs feuilles, la mesure des dégâts au cours de la saison n'intégrera plus les surfaces endommagées en début de saison. Les plantules de chêne ne perdent pas un nombre de feuilles important suite aux dommages des insectes. La mesure d'herbivorie est donc cumulative sur les feuilles tout au long de la saison pour les plantules de chêne pédonculé, et même au cours des deux années de mesure pour les feuilles sempervirentes du chêne vert. Les variations de phénologie entre les espèces ou les individus peuvent également influencer sur les insectes herbivores et leurs dommages, notamment lors du début de saison de végétation et du débourrement des feuilles, ou lors de la sénescence des feuilles en fin de saison.

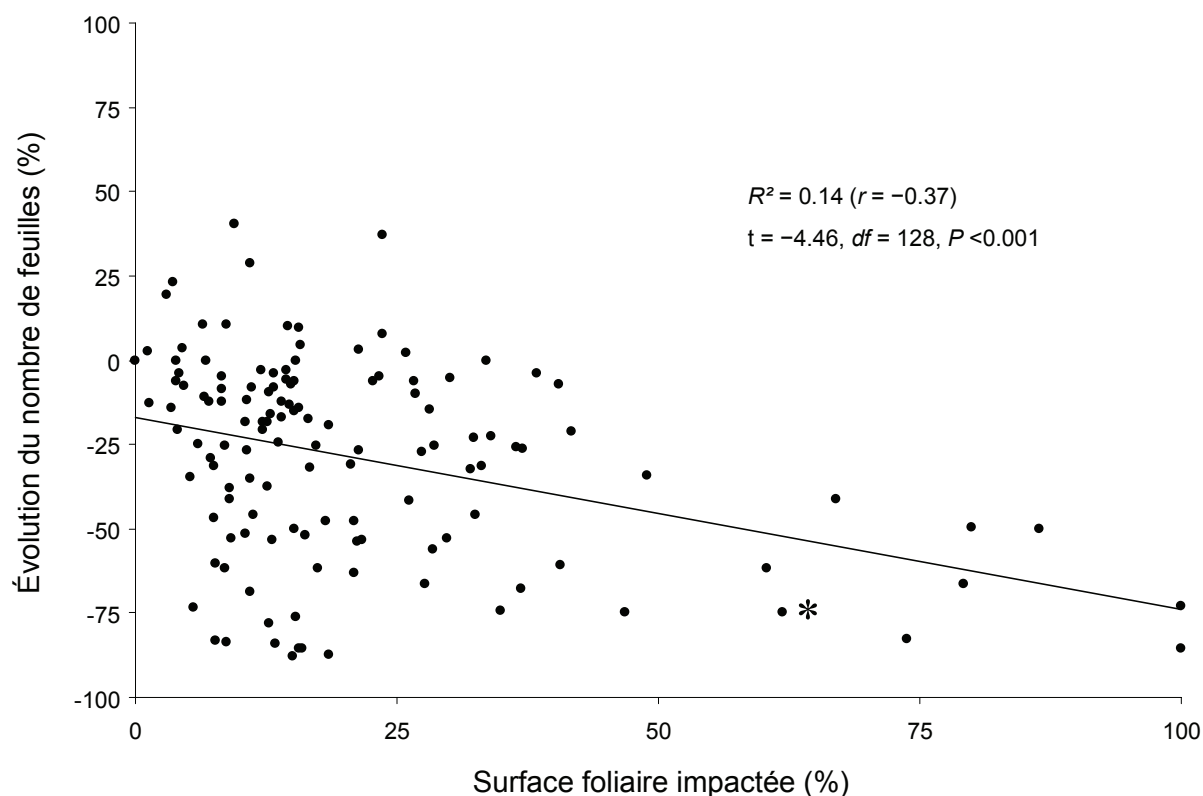


Figure V-1 Évolution du nombre de feuilles sur les plantules de bouleau verruqueux *Betula pendula* en fonction de la surface foliaire impactée par les insectes herbivores (données 2008 ; n = 130).

$$\text{Évolution nbf par plantule (\%)} = \frac{\text{nbf D1} - \text{nbf D2}}{\text{nbf D1}}$$

Où nbf représente le nombre de feuilles, D1 la date de mesure "initiale" (mai ou juillet) du nombre de feuilles et de l'herbivorie, et D2 le nombre de feuilles par plantule à la date suivante

Par exemple, 62% de la surface foliaire de la plantule * a été impacté par des insectes herbivores en mai 2008 et cette plantule a perdu 75% de ses feuilles entre mai et juillet.

Résultat complémentaire : un effet ascendant de la productivité des parcelles ?

La concentration des oiseaux insectivores sur les plantules transplantées en parcelles de pins peut s'expliquer par une diversification des sites de prospection pour les oiseaux insectivores. Des données supplémentaires de croissance et de composition chimique foliaire (concentration en carbone et en azote des tissus foliaires) peuvent cependant atténuer l'importance de cette hypothèse explicative.

Les insectes herbivores mais aussi les mollusques herbivores préfèrent les feuilles plus riches en azote, c'est à dire avec un rapport C/N plus faible (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2003). Ainsi, au niveau intraspécifique, de faibles différences de composition foliaire ont des conséquences importantes sur les densités et les dommages d'insectes herbivores (Moore et al. 1988, Le Corff & Marquis 1999).

Contrairement aux résultats de ces précédents travaux, l'intensité de dommages des insectes herbivores dans nos expérimentations ne semble pas être directement reliée à ces caractéristiques de composition foliaire. Les dégâts d'insectes sont plus faibles sur les plantules de chêne vert, ce qui est en accord avec un rapport C/N plus élevé pour une espèce sempervirente à plus longue durée de vie des feuilles. Les concentrations en carbone et en azote des feuilles ont été mesurées pour toutes les plantules vivantes en 2009. Le rapport C/N reflète principalement une augmentation de la concentration en azote et varie en fonction du peuplement dans lesquels les plantules ont été transplantées (Figure V-2a). Ces différences se retrouvent au niveau de la croissance des plantules. Elles sont certes moins impactées par les insectes dans les parcelles de pins (Figure II-1) mais les faibles différences de dégâts d'herbivorie observées ne suffisent pas à expliquer les grandes variations d'accroissement en diamètre et en hauteur mesurées après deux saisons de végétation (Figure V-1b).

De nombreuses études se sont attachées à évaluer l'importance respective des effets descendants (des prédateurs) ou des effets ascendants (productivité du milieu) sur les plantes et les herbivores. Les plantes et les herbivores seraient principalement limités par la productivité du milieu (ex. Oksanen et al. 1981, Forkner & Hunter 2000, Oksanen et al. 2000, Gruner 2004). Inversement, les plantes se maintiennent uniquement grâce aux prédateurs qui régulent l'abondance des herbivores (ex. Marquis & Whelan 1994, Schmitz et al. 2000, Halaj & Wise 2001, Mäntylä et al. 2011). La prépondérance de forces ascendantes ou descendantes n'est pas tranchée. Chacun des compartiments biotiques et abiotiques influence en cascade, plus ou moins intense, les niveaux trophiques supérieurs ou inférieurs. La productivité du milieu influence les producteurs primaires et les phytophages mais ses effets tendent à s'amenuiser sur le niveau supérieur des prédateurs. Inversement, la régulation des herbivores par les prédateurs bénéficie indirectement aux producteurs primaires mais les effets à long terme sur les écosystèmes et leur fonctionnement sont rarement mis en évidence (mais voir Schmitz 2006).

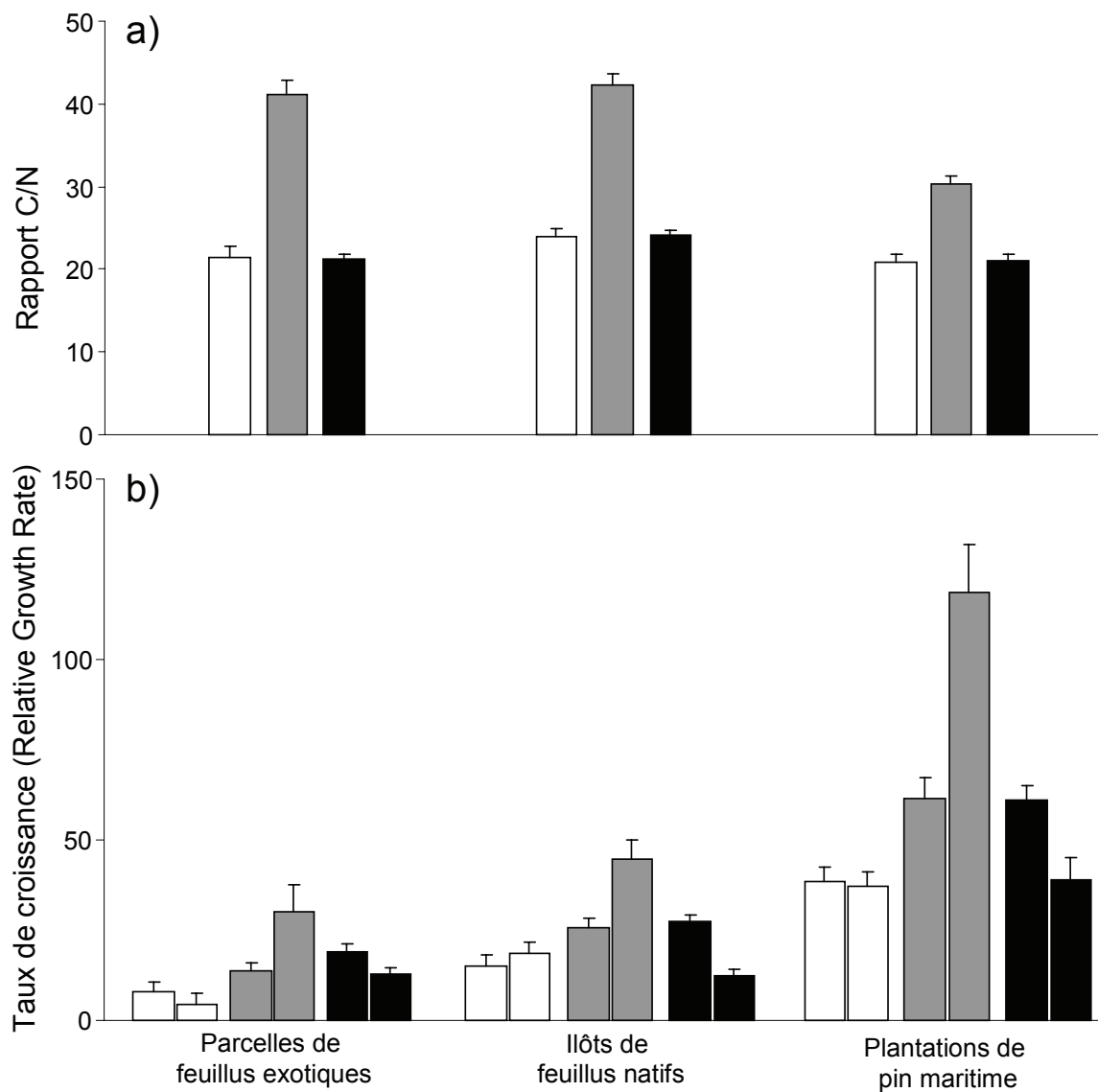


Figure V-2 Figure représentant **a)** le rapport C/N foliaire et **b)** le taux de croissance relatif des plantules de bouleau verruqueux (barres blanches), chêne vert (barres grises) et chêne pédonculé (barres noires) en fonction de la composition du peuplement forestier environnant (plantules sous cages d'exclusion et en modalité témoin rassemblées).

Les barres représentées sont composées par un couple de valeurs de taux de croissance pour chaque espèce de plantules dans chaque type de peuplement, la barre de gauche correspond à l'accroissement relatif en diamètre et celle de droite à l'accroissement en hauteur (analyses statistiques en cours).

Dans notre expérimentation, la cascade trophique initiée par les oiseaux insectivores est mise en évidence dans les parcelles de pins (Figure II-3) où la croissance des plantules et la concentration en azote sont plus élevées (Figure V-1). Ces parcelles de pins sont peut être plus productives : meilleure décomposition de la litière, disponibilité des nutriments, canopée plus ouverte qui augmente la quantité de lumière disponible, ou encore proximité de la nappe phréatique qui accroît la disponibilité en eau. Les niveaux trophiques supérieurs seraient alors en quelque sorte "attirés" par ces nouvelles ressources : des feuilles de plantules plus riches en azote pour les herbivores et des plants plus vigoureux (plus grands) susceptibles d'abriter plus de proies potentielles pour les oiseaux insectivores.

Ces hypothèses sont en accord avec celles développées dans le deuxième chapitre. Les effets indirects des oiseaux insectivores sont plus intenses sur le bouleau verruqueux, espèce colonisatrice à croissance rapide, que sur les deux espèces de chênes. Certaines de ces espèces végétales présentent alors des mécanismes indirects de défenses induits : des composés organiques volatils émis par les plantes attaquées attirent les ennemis naturels des herbivores. Elles "appellent à l'aide" les oiseaux insectivores ou les parasitoïdes qui profitent de la ressource abondante (Mäntylä et al. 2008a, Unsicker et al. 2009, Büchel et al. 2011). Ces composés attractifs conditionnent l'occurrence et l'intensité de l'effet indirect des prédateurs sur l'espèce végétale cible. Certaines espèces d'oiseaux réagissent également aux modifications du spectre lumineux qu'induisent les insectes herbivores en détruisant une partie des feuilles. De façon assez intéressante, ces mécanismes d'attraction des oiseaux insectivores par des composés volatils ou des preuves visuelles de présence de proies ont été montré sur les espèces de bouleau européens *Betula pendula* et *B. pubescens* (Mäntylä et al. 2008a, Mäntylä et al. 2008b).

Pour conclure cette première partie, notons que certains mécanismes de variation possible des cascades trophiques évoqués dans des publications très récentes font état de compromis évolutifs entre les différentes espèces végétales. Au sein d'un même genre, certaines espèces ont mis en place des mécanismes de défense constitutifs contre les herbivores alors que d'autres ont investi dans la synthèse de composés attractifs du cortège de prédateurs (Mooney et al. 2010). D'autres travaux ont montré des mécanismes de communications entre plantes, intra ou interspécifique (Karban 2010), mais également entre oiseaux insectivores pour la localisation des proies (Forsman et al. 2009), ouvrant la voie à une complexification toujours plus grande des réseaux d'interactions.

Susceptibilité par association

Contamination par la communauté végétale herbacée environnante

La transplantation de différentes espèces de plantules lors de la première expérimentation nous a permis d'appréhender la diversité des réponses des trois espèces et les multiples mécanismes explicatifs de ces réponses à la diversité du peuplement.

Comparativement aux deux espèces de chênes, les plantules de bouleau verruqueux présentent des dommages foliaires d'insectes de même intensité dans les trois types de peuplements (Figure II-1). Les plantules de bouleau sont très impactées dans les parcelles de pins, jusqu'à 40% de la surface foliaire consommée en fin de saison. La présence d'arbres adultes et de régénération de bouleau dans les parcelles de feuillus natifs n'influe pas sur l'intensité des dommages observée. Une explication avancée pourrait être la colonisation des plantules de bouleau par une majorité d'insectes généralistes. Cet argument est renforcé par le fait que cette espèce est peu défendue chimiquement au niveau foliaire contrairement aux deux espèces de chênes. Les espèces à croissance rapide telles que les bouleaux allouent la majorité de leurs ressources au développement de tissus aériens, tandis que celles à croissance plus lente synthétisent des composés de défenses pour se protéger des attaques d'herbivores (Herms & Mattson 1992). Les espèces végétales présentant de fortes concentrations en composés chimiques de défense (constitutifs ou induits) sont consommées par des insectes spécialistes ayant développé des mécanismes de résistance comme la séquestration, l'excrétion ou la détoxification de ces composés toxiques, qui limitent ou même annulent complètement les effets toxiques des composés secondaires (Hopkins et al. 1998, Wittstock et al. 2004). Dans le cas du bouleau, les insectes généralistes présents dans les parcelles de pins profitent de cette nouvelle ressource et infligent autant de dommages qu'aux mêmes plantules plantées sous feuillus, qui sont moins impactées car diluées au milieu de la régénération pré-existante.

La susceptibilité par association correspond à une augmentation des dommages sur une espèce cible lorsqu'elle se développe dans une communauté végétale diversifiée (en comparaison à une monoculture ou une communauté végétale moins riche). Cette concentration des dommages se produit également quand une plantule se développe dans un peuplement composé d'essences différentes. Les résultats observés dans les expérimentations présentées dans les chapitres 3 et 4 sont cohérents avec ces hypothèses présentées dans la littérature.

La présence d'une communauté végétale environnante augmente les dégâts d'herbivores généralistes sur les plantules de chêne pédonculé (Figure III-2). La présence d'espèces arbustives ou de feuillus en régénération au sein de ce voisinage végétal proche accroît la probabilité de partage des herbivores et des dommages engendrés. Au niveau parcellaire, la richesse spécifique de la strate arborée des peuplements mixtes ainsi que le couvert arboré entraînent une augmentation des dégâts des défoliateurs externes (Figures IV-4 & IV-5). Les insectes généralistes peuvent facilement changer d'espèces de plantes hôtes.

Cette diversité de végétaux consommés peut même augmenter leurs performances (Unsicker et al. 2008). L'accroissement des dégâts des insectes herbivores généralistes avec la richesse de la communauté végétale environnante a parfois été mise en évidence, sur des gradients de diversité végétale (Scherber et al. 2006, Schuldt et al. 2010) mais surtout dans des expérimentations comparant les dégâts sur des plantules transplantées sous des arbres conspécifiques ou sous d'autres espèces d'arbres (Batzer et al. 1987, Moore et al. 1991, Keenan et al. 1995, Maetô & Fukuyama 1997, White & Whitham 2000, Otway et al. 2005, Pigot & Leather 2008, Norghauer et al. 2010). Ces effets inverses de diversité et de résistance aux insectes herbivores sont sûrement dus à la dominance d'insectes généralistes, comme dans les systèmes prairiaux et les forêts tempérées. En milieux tropicaux, les associations entre espèces d'herbivores et de plantes sont plus fortes (coévolution) et les insectes spécialistes sont responsables d'intensités plus élevées de dommages (Basset 1992, Schuldt et al. 2010). Dans notre système d'étude, les insectes herbivores décrits comme généralistes sont caractérisés par un spectre de plantes hôtes assez large (voir Table IV-S1 Chapitre 4), qui couvre une grande partie des espèces végétales relevées dans les parcelles forestières. Les espèces généralistes relevées peuvent changer d'espèces de végétaux hôtes du fait de leur proximité spatiale (en intra ou en interspécifique). Les effets de diversité végétale sont fonction de la composition floristique des parcelles forestières et du degré de spécialisation de la communauté d'herbivores associée.

Un autre aspect des relations diversité-résistance aux insectes herbivores est celui de la modification du microclimat autour des plants cibles qui intervient lorsque le couvert végétal herbacé ou l'espèce dominante de la strate arborée sont modifiés.

La diversité et la structure de la communauté végétale sont intimement liées et il est difficile de spécifier la composante qui influera le plus sur les communautés d'insectes (Lawton 1983, Siemann et al. 1998, Morris 2000, Schaffers et al. 2008). La structure de la végétation influe les conditions microclimatiques locales (Schmitz 2006), qui sont elles-mêmes susceptibles d'affecter le comportement de recherche de plantes hôtes des insectes (Moore et al. 1988, Corcket et al. 2003, Savilaakso et al. 2009), ou de proies dans le cas des prédateurs et parasitoïdes (Langellotto and Denno 2004, Gámez-Virués et al. 2010). En supprimant la végétation herbacée environnante (Chapitre 3) ou lorsque sa composition et sa structure varient (Chapitre 4), les quantités de lumière disponibles pour les feuilles des plantules ou de nutriments prélevés par le voisinage végétal peuvent changer. Ces modifications abiotiques seront susceptibles d'influer sur la composition chimique foliaire des plantules de chênes. De même, comme abordé dans les paragraphes précédents, les quantités de lumière et d'azote disponible dans le sol diffèrent entre types de parcelles (Chapitre 2) et le long du gradient de recouvrement des strates de végétation (Chapitre 4). Même si le temps entre transplantation et mesures des dégâts a été court, les conséquences dues aux variations de la communauté végétale environnante ne sont pas à négliger car elles modifient les interactions entre plantules et insectes herbivores.

Perturbation de la prédation par la communauté végétale herbacée environnante

L'hypothèse d'espaces sans prédateurs pour les herbivores ("enemy-free space") a été définie comme les "façons de vivre d'un individu ou d'une espèce d'herbivore qui réduisent ou éliminent sa vulnérabilité à une ou plusieurs espèces d'ennemis naturels" (Jeffries & Lawton 1984 cité par Berdegue et al. 1996). Sans prendre en compte l'aspect évolutif des interactions sur les niveaux trophiques que nous avons étudiées, cette hypothèse est à rapprocher de nos résultats obtenus en manipulant conjointement la prédation par les oiseaux insectivores et la végétation herbacée autour des plantules de chênes.

Les ennemis naturels exercent des pressions de sélection fortes sur les niches écologiques de leurs proies (Berdegue et al. 1996) : ils influent sur la localisation de la proie sur son hôte végétal, sa morphologie, ou encore sur l'investissement dans un comportement ou des protections chimiques mis en place. Une espèce prédatée tente de s'adapter pour diminuer son degré de sensibilité à la prédation.

Les abondances et les dégâts causés par les chenilles de Lépidoptères augmentent en présence de végétation environnante mais sont régulés par les oiseaux insectivores uniquement dans le cas où la végétation herbacée environnante a été supprimée (Figures III-1 & III-2). La structure de la végétation influence fortement les comportements de recherche de proies ("foraging") des oiseaux insectivores. Les exemples en systèmes herbacés sont nombreux et montrent que les prairies présentant une structure simplifiée consécutive à la fauche ou au pâturage, mais aussi les zones de sol nu, sont préférées par de nombreuses espèces d'oiseaux pour leur recherche de proies (Barbaro et al. 2008, Romanowski & Zmihorski 2008, Whittingham & Devereux 2008, Martinez et al. 2010, Schaub et al. 2010). En d'autres termes, à quantité de proies équivalente, la structure de la végétation conditionne l'accessibilité des proies pour les oiseaux insectivores.

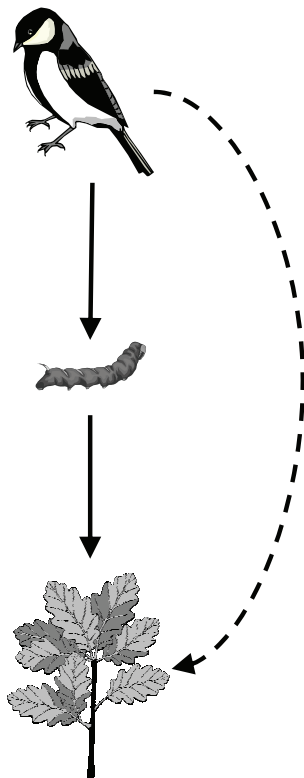
A l'inverse, d'autres espèces d'oiseaux insectivores recherchent leur nourriture dans des prairies non fauchées ou non pâturées, pour se protéger de leurs propres prédateurs ou pour rechercher un type particulier de proies inféodées à ces milieux plus denses (Whittingham et al. 2006, Shaffers et al. 2008, Whittingham & Devereux 2008). La régulation des araignées en présence du voisinage végétal herbacé suggère des comportements de prospection préférentielle en sous-bois dense et de spécialisation sur certains types de proies d'espèces d'oiseaux insectivores (Figure III-1) comme le troglodyte mignon *Troglodytes troglodytes* (Artman 2003).

La combinaison de ces différents résultats met en évidence des variations très fines de l'efficacité de prédation et de ses conséquences pour les plantes en fonction de la structure de la végétation herbacée environnante. Ces hypothèses ont été très peu développées dans la littérature et leur compréhension nécessiterait des expérimentations supplémentaires, plus particulièrement sur les réponses des espèces d'oiseaux à la structure de la végétation forestière en fonction de la disponibilité des proies et leur accessibilité.

En milieu forestier, les expérimentations portant sur l'efficacité de la prédation d'insectes par les oiseaux insectivores se sont essentiellement focalisées sur les effets de l'architecture des plantes hôtes (inclinaison des feuilles et/ou des branches d'arbres) et sur les comportements de ces prédateurs (ex. Holmes & Robinson 1981, Gunnarsson 1996, Whelan 2001, Hino et al. 2002, Park et al. 2008). Les variations saisonnières de disponibilité des proies sont également discutées, notamment pour les espèces d'oiseaux sédentaires dont le régime alimentaire varie au cours des saisons (Unno 2002). Ces études soulèvent cependant une grande variabilité des processus de prédation par les oiseaux insectivores sur leurs proies (arthropodes) entre parcelles, à l'intérieur d'une parcelle, ou même à l'échelle de l'arbre ou de la branche (densité des aiguilles - Gunnarsson 1996). Ces variations reflètent l'existence d'une mosaïque d'intensité des effets des oiseaux insectivores, fluctuante à la fois dans le temps et dans l'espace (Schwenk et al. 2010). Les microvariations à l'échelle du voisinage végétal, que nous avons cherché à mettre en évidence, influent fortement sur les effets de régulation des insectes herbivores et les dommages infligés aux plantes (Figure synthétique V-3).

Absence de voisinage végétal

↘ herbivorie des défoliateurs externes



Présence de voisinage végétal

↗ herbivorie des défoliateurs externes

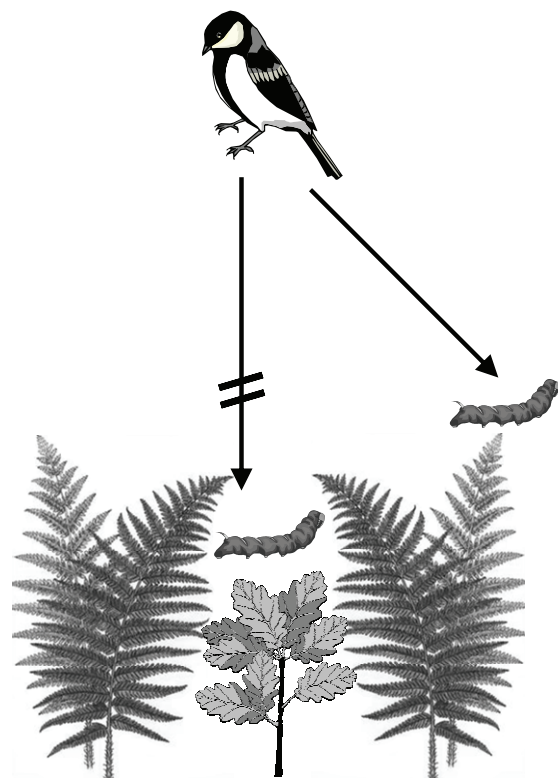


Figure V-3 Schéma représentant les effets différents de la prédation par les oiseaux insectivores en fonction de la présence ou de l'absence de voisinage végétal dans l'environnement immédiat des plantules de chêne pédonculé. La partie de gauche représente une cascade trophique classique où les insectes défoliateurs sont régulés par les oiseaux insectivores, ce qui diminue les dommages sur la végétation. La partie de droite représente la rupture des effets directs de la prédation des oiseaux insectivores sur les insectes herbivores et indirects sur les plantules : l'accessibilité des proies diminue et les oiseaux préfèrent rechercher des proies sur des sites de prospection plus favorables.

Synthèse et perspectives

Le degré de spécialisation des insectes herbivores conditionne l'observation des effets du voisinage végétal et de la prédation avienne

Les principales conclusions formulées à partir des résultats présentés ici se fondent sur une opposition entre insectes herbivores spécialistes et généralistes. Les plantules présentent des dommages plus faibles (abondances) par des insectes spécialistes lorsque la plante-hôte est protégée par la communauté végétale environnante, et ceci plutôt à une échelle locale. Inversement, les dommages d'insectes généralistes sont plus intenses mais sont régulés dans certaines conditions par le niveau trophique supérieur des oiseaux insectivores. La réponse des dégâts d'insectes généralistes à la diversité végétale est variable avec une augmentation des dommages avec la diversité végétale parcellaire ou une diminution dans les parcelles composées d'espèces non conspécifiques.

Le degré de spécialisation des insectes herbivores est un aspect primordial associé à la mise en évidence d'effets de résistance et de susceptibilité par association (Root 1973, Vehviläinen & Koricheva 2006, Jactel & Brockerhoff 2007, Barbosa et al. 2009). Un des principaux biais des études liant diversité végétale et résistance aux insectes herbivores pourrait provenir de la difficulté à déterminer précisément le degré de spécialisation à l'hôte d'un insecte herbivore, et son éventuel plasticité dans l'espace et dans le temps.

Beaucoup de travaux de grande ampleur ont été conduits en forêts tropicales. Les insectes herbivores, du fait de la très grande diversité végétale, se spécialisent sur une gamme restreinte de plantes hôtes, de genres très proches ou de familles phylogénétiquement apparentées (Novotny et al. 2002). D'autres études ont montré que ces associations sont plus diffuses et surtout très variables : certains groupes d'insectes sont phylogénétiquement inféodés à un taxon de plantes-hôtes alors que d'autres sont composés d'espèces très différentes au point de vue de leur degré de spécialisation (Novotny et al. 2010).

La guildes des mineuses de feuilles est caractérisée par un degré élevé de spécialisation des espèces alors que les ordres d'insectes la constituant peuvent être très éloignées (Diptères, Hyménoptères ou Lépidoptères). En systèmes tempérés comme tropicaux, les mineuses et plus précisément les microlépidoptères tendent à montrer une spécialisation assez forte sur une espèce végétale ou un genre (Hespenheide 1991, Novotny et al. 2002, Novotny et al. 2010 – annexes Chapitre 4).

Pour les défoliateurs externes, les forêts tropicales abritent une plus large proportion d'espèces de chenilles de Lépidoptères spécialistes, contrairement aux forêts tempérées où les espèces généralistes semblent majoritaires (Dyer et al. 2007). Catégoriser les insectes herbivores en généralistes stricts est difficile, surtout que les informations manquent sur certains taxons en forêts tempérées. Dans une expérimentation le long d'un gradient de diversité en espèces d'arbres en Chine (Schuldt et al. 2010), les dégâts majoritaires de défoliation externe sont causés par des chenilles de Lépidoptères et des larves de Coléoptères. Leurs dégâts sont interprétés comme causés par des insectes généralistes mais les auteurs admettent n'avoir relevé que les conséquences (dégâts) et pas les insectes qui les ont engendrés. De plus, ils ne disposent que de peu d'informations sur la spécialisation des espèces composant cette communauté d'herbivores. Il serait intéressant de mieux définir les traits de vie nécessaires pour affecter un insecte herbivore et ses dommages à un degré de spécialisation particulier, ou de la même manière, à une guildes d'herbivores.

Dans nos expérimentations, la liste des espèces d'herbivores recensées sur nos plantules feuillues montre en partie les limites de cette catégorisation sur laquelle repose ensuite les hypothèses de résistance et de susceptibilité par association (annexes Chapitres 2 et 4). Certaines espèces consomment des tissus foliaires de chêne pédonculé mais aussi de bouleau, de bourdaine *Frangula alnus* ou de ronce *Rubus* spp. Aucune de ces espèces d'insectes herbivores n'a été recensée comme défoliatrices de la fougère-aigle *Pteridium aquilinum* ou de la molinie *Molinia caerulea*. Ces deux dernières espèces végétales sont dominantes dans le sous-bois des forêts landaises et une espèce herbivore ne les consommant pas pourrait difficilement être considérée comme généraliste dans le contexte de cette communauté végétale. Par exemple, l'espèce *Agriopsis aurantiaria* (Geometridae) est dite généraliste car elle peut se nourrir de chêne pédonculé, de bouleau (*Betula* spp.), et de plusieurs espèces du genre *Sorbus* et *Prunus* qui sont des genres végétaux dont la fréquence de présence est relativement faible en forêt landaise.

De plus, cette classification en espèces herbivores généralistes et spécialistes a entraîné le constat que les forêts tropicales sont caractérisées par une plus forte abondance d'insectes spécialistes qui engendre la majorité des dommages sur la végétation. Inversement, les forêts tempérées sont caractérisées par une dominance en abondance et en dommages des herbivores généralistes. Les idées de diversification des peuplements en contexte de plantations sont très liées à ces deux paradigmes assez récents et doivent donc être manipulés avec précaution. Pour exemple, les abondances d'insectes spécialistes comme les mineuses de feuilles ou les galligènes (Cynipidae) sur des chênes en régénération ou adulte peuvent être localement très fortes (observations personnelles) et peuvent influencer négativement sur les performances des plants attaqués et la dynamique locale de ces essences.

Le but des paragraphes précédents n'était certes pas de remettre en cause les conclusions des effets de résistance et de susceptibilité en fonction de la spécialisation des insectes. Cependant, il conviendrait d'affiner cette catégorisation ainsi que celle des guildes de défoliateurs externes qui semblent causer la majorité des dommages sur les plantules de feuillus. Comme rapporté par Schuldt et al. (2010), la détermination des espèces dominantes d'insectes herbivores ainsi que de leurs gammes de plantes hôtes permet de préciser leur catégorisation en herbivores spécialiste ou généraliste mais aussi leur appartenance aux différentes guildes. Des variations importantes inter-populations, inter-individus peuvent complètement remettre en question leur appartenance à une guildes. Au sein d'une même espèce, de fortes différences de spécialisation ou de mode de consommation sont constatées entre les différents stades larvaires (Scriber & Slansky 1981). Les insectes associés au chêne ne sont sûrement pas des exceptions : l'observation en élevage des dommages causés par certaines espèces a permis de classer les dégâts causés par des chenilles de Lépidoptères (Géométridés) au sein de la guildes des squeletteuses lors des premiers stades larvaires, et à celle des défoliateurs ("chewers") à des stades larvaires plus avancés.

*Interactions entre guildes d'insectes herbivores :
une compétition pour les ressources ?*

La compétition est décrite comme un des principaux facteurs biotiques influant sur la distribution, l'abondance et la diversité des organismes dans les écosystèmes. Cependant, les recherches sur les relations de compétition entre espèces ou guildes d'insectes herbivores sont peu développées, alors que les relations plantes-insectes sont décrites comme centrales pour leurs effets sur les dynamiques et la diversité des communautés végétales (Denno et al. 1995, Kaplan & Denno 2007).

Des mécanismes de médiation des interactions par la plante-hôte ont été mis en évidence. Le développement, la croissance ou le comportement d'une deuxième espèce d'herbivore peut être modifié suite à la synthèse de composés chimiques toxiques par la plante endommagée par une première espèce. La compétition apparente est un autre mécanisme susceptible d'affecter des espèces herbivores partageant un même habitat ou une même ressource. Le parasitisme ou la prédation préférentielle d'une des deux espèces d'herbivores favorise le développement des populations de l'autre (Denno et al. 1995, Redman & Scriber 2000, Kaplan & Denno 2007). Certains dommages causés par une espèce d'herbivore en début de saison empêchent ainsi la création de structures enroulées sur les feuilles endommagées ("leaf roller") par une autre espèce herbivore (Hunter & Willmer 1989). Des effets de compétition intraspécifique et interspécifiques entre espèces de mineuses ont également été étudiés. Ils varient en fonction de l'échelle à laquelle sont effectuées les comparaisons (arbre, branche, feuille). Il ressort des effets ténus mais existants de compétition intraspécifique à l'échelle de la feuille (Tack et al. 2009).

Dans notre étude, aucun de ces mécanismes explicatifs n'a été testé directement mais il est intéressant de noter des corrélations négatives entre colonisation par les mineuses de feuilles et intensité de dommages subie par les plantules (Figure IV-6 et Table III-3). Des modifications chimiques dans les feuilles du plant-hôte ou encore une compétition directe pour l'espace peuvent être suggérées. La prise en compte de ces interactions de compétition entre espèces d'herbivores pour la ressource végétale complexifie encore les facteurs explicatifs des effets de structure et de diversité de la végétation environnante.

Cascade trophique : influence des oiseaux insectivores sur la régulation des dommages d'insectes herbivores et les conséquences sur la croissance des plantules

L'étude synthétique de Mäntylä et al. (2011) a rassemblé 81 cas expérimentaux où les réponses des plantes ont été comparées en l'absence (cages d'exclusion) ou en présence d'oiseaux insectivores (Figure V-4). La présence des oiseaux bénéficie aux plantes en diminuant les dommages d'insectes ($\ln R = -0.367$, 95% CI = -0.500 à -0.237). Les effets indirects positifs des oiseaux insectivores sont plus faibles en systèmes naturels qu'en agrosystèmes (Figure V-4a), dans les systèmes tempérés (Figure V-4b) qu'en systèmes tropicaux et boréaux, ou encore sur les jeunes plants par rapport aux plants matures (Figure V-4c). La combinaison de ces trois conditions expérimentales (écosystème naturel, région tempérée, plants jeunes) correspond aux conditions de nos expérimentations présentées dans cette thèse.

De plus, les effets indirects sur les plantes sont très distincts selon le trait de réponse mesuré (Figure V-4d). Ce résultat est commun à la plupart des études en écosystèmes terrestres et aux méta-analyses associées. Les prédateurs régulent les populations d'herbivores, diminuent le niveau d'herbivorie sur les plantes mais les conséquences pour la survie ou la croissance des plantes sont plus variables (Schmitz et al. 2000, Halaj & Wise 2001, Shurin et al. 2002).

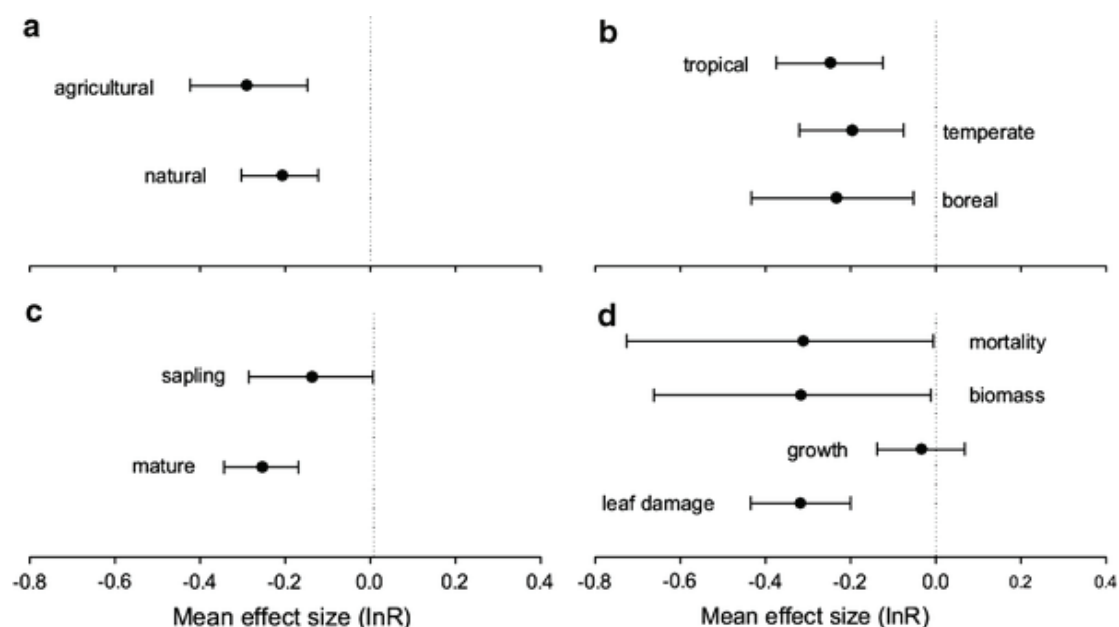


Figure V-4 Tailles des effets de l'exclusion des oiseaux insectivores sur la végétation avec intervalles de confiance ($\ln R \pm 95\%$ CI). Variations avec **a** l'environnement, **b** l'aire climatique, **c** l'âge de la plante, et **d** le trait de réponse mesuré sur la plante (Mäntylä et al. 2011).

Lors de nos expérimentations, la taille de l'effet (Effect size) de la présence des oiseaux insectivores comparée à leur exclusion peut être calculée. La principale variable de réponse des plantes, présentées dans les chapitres précédents, est l'intensité des dégâts d'insectes sur les plantules feuillues. La survie ou encore l'accroissement en hauteur et en diamètre des plantules ont également été mesuré consécutivement aux saisons de végétation et aux dommages d'insectes herbivores. Les effets de l'herbivorie n'ont souvent pas de conséquences directes sur la croissance dans la saison de végétation en cours (pour les espèces décidues) mais plutôt la saison suivante (Marquis & Whelan 1994). Des tailles d'effets d ont été calculées pour toutes les paires de modalités (modalités cage d'exclusion et témoin) dans toutes les conditions expérimentales précédemment présentées (peuplements Chapitre 2, voisinage végétal Chapitre 3) mais également dans d'autres expérimentations dont les analyses sont en cours (plantules de chêne pédonculé transplantées dans des modalités avec dilution – chapitre 4 – avec ou sans cage d'exclusion, par exemple). Les formules utilisées pour calculer les tailles d'effets d sont celles résumées dans l'article de Nakagawa & Cuthill (2007) d'après Hedges (1981) & Cohen (1988), et implémentées sous le logiciel R :

$$Hedges' d = \frac{m_1 - m_2}{s_{pooled}} \quad - \quad s_{pooled} = \sqrt{\frac{(n_2 - 1) \times s_2^2 + (n_1 - 1) \times s_1^2}{n_2 + n_1 - 2}}$$

où m_1 représente la moyenne de la variable y dans les modalités témoin (présence des oiseaux insectivores), m_2 sous les cages d'exclusion des oiseaux insectivores, s_{pooled} est l'écart-type global de toutes les mesures calculé en fonction de n_1 et n_2 qui sont les nombres d'individus statistiques, et de s_1 et de s_2 la variance de y dans chaque groupe 1 et 2 (modalités témoins et cages d'exclusion).

Une valeur négative indique des intensités de dégâts d'insectes moins élevées en présence des oiseaux insectivores. Pour la survie et la croissance, une valeur positive indique que les dégâts d'herbivorie moins forts bénéficient aux plantules en présence des oiseaux insectivores.

Sur les 406 cas répertoriés, la présence des oiseaux insectivores diminue les dommages sur les plantules de feuillus, quelque soit l'espèce de plantule et son voisinage végétal (Figure V-5 Aa), mais ce résultat n'est pas significatif (l'intervalle de confiance incluant la valeur nulle). Les dégâts sur le chêne vert, en limite de répartition dans les Landes de Gascogne, ainsi que les dommages observés dans les parcelles de feuillus exotiques (Chapitre 2) ont été supprimés de cette comparaison. Les plantules de bouleau et de chêne pédonculé sont les espèces dominantes d'arbres feuillus dans les parcelles étudiées, et les îlots feuillus et parcelles de pin (mixtes ou pures) sont les peuplements forestiers dominants de la zone d'étude. L'effet indirect des oiseaux insectivores sur la diminution des dommages sur les plantules de feuillus est significatif, indiquant que la présence des oiseaux diminue les dommages sur les plantules de l'ensemble des expérimentations réalisées (Figure V-5 Ba).

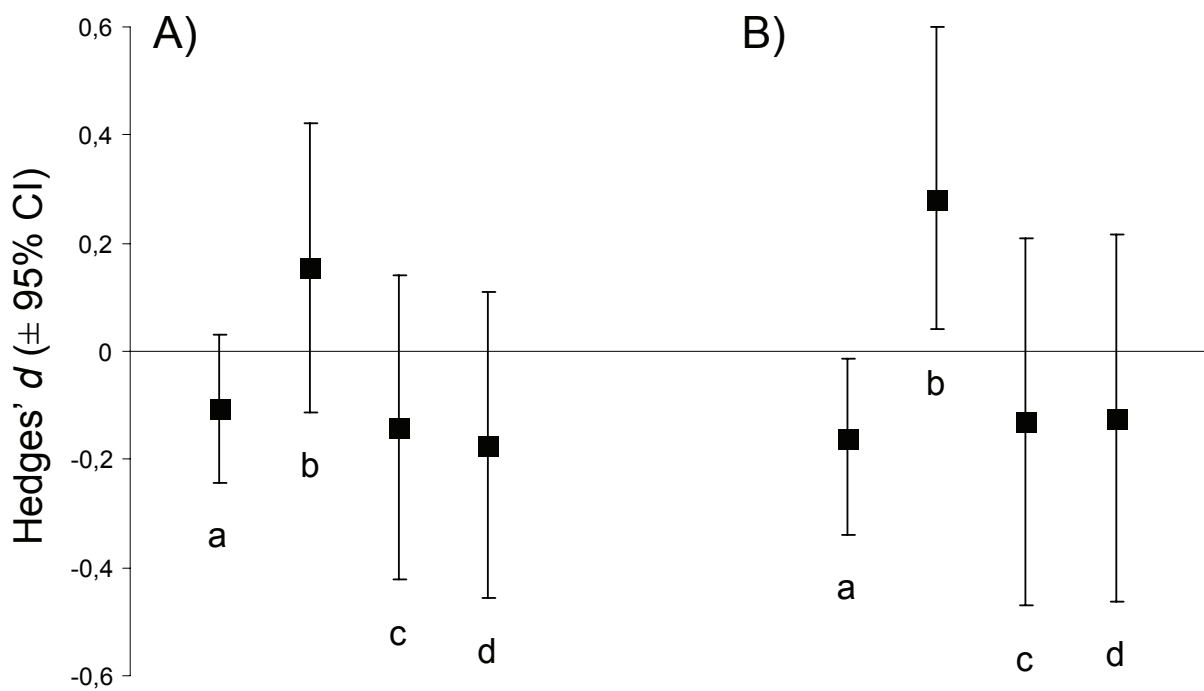


Figure V-5 Bilan des effets de l'exclusion des oiseaux insectivores (Hedges' $d \pm 95\%$ CI) sur **a** les dégâts d'insectes, **b** la survie des plantules, **c** et **d** la croissance en diamètre et en hauteur des plantules. Sont présentés les résultats pour A) toutes les études menées confondues ($n = 406$; 108; 97; 97 respectivement pour a, b c et d) et B) uniquement pour les espèces de plantules (*Q. robur* et *B. pendula*) et les faciès forestiers (parcelles de pins et îlots feuillus) dominants du site d'étude ($n = 248$; 76; 67; 67 respectivement pour a, b c et d). Une diminution des dommages par la présence des oiseaux insectivores correspond à une valeur négative en a alors que des effets positifs des oiseaux insectivores sur la survie et la croissance des plantules sont indiqués par des valeurs positives de d. Un effet est considéré significatif quand l'intervalle de confiance n'inclut pas la valeur nulle.

Cependant, cet effet semble relativement faible au vu de la valeur obtenue (caractérisé par Cohen [1988] dans Nakagawa & Cuthill [2007]). Par comparaison, une valeur de $|d| = 0.1$ correspond à une valeur de $|\ln R| = 0.2$. Les tailles des effets obtenus dans nos expérimentations correspondent à celles présentées dans la méta-analyse de Mäntylä et al. (2011) avec des valeurs de $\ln R$ pour les jeunes en plants en forêts tempérées autour de -0.2 (Figure V-4).

De même, si l'on s'intéresse aux conséquences pour le développement des plantules et plus largement aux conséquences pour la communauté végétale, la survie des plantules augmente avec la présence des oiseaux insectivores (Figure V-5 Ab) et ce significativement pour le sous-ensemble constitué par les espèces de plantules et les habitats forestiers dominants (Figure V-5 Bb). Par contre, l'accroissement en diamètre et en hauteur des plantules vivantes au terme d'un ou deux ans d'expérimentations est non significativement différent entre les modalités et montrent même une tendance inverse avec une croissance plus forte sous les cages d'exclusion (Figure V-5 Ac, Ad, Bc, Bd). Ce résultat est assez difficile à interpréter car les calculs d'accroissement moyen se font sur les plantules vivantes et ne prennent pas en compte la survie des plantules plus faible sous les cages d'exclusion. Des phénomènes de croissance compensatoire ont également pu se produire : certains végétaux répondent positivement aux dommages d'herbivores avec une augmentation de biomasse et/ou de hauteur consécutive à l'herbivorie par remobilisation de ressources stockées au niveau racinaire par exemple (Belsky 1986).

Les oiseaux insectivores diminuent les dégâts d'herbivorie par les insectes, même si les effets sont relativement faibles. Par contre, les résultats obtenus sur la croissance semblent très variables et pour le moment difficilement imputables aux effets d'atténuation de la cascade trophique. Ils pourraient également être liés à la faible intensité des dégâts d'insectes mesurés dans nos expérimentations, pas suffisamment forte pour engendrer des déperditions de croissance des plantules.

Herbivorie par les insectes : des effets directs sur la croissance des plantules ?

Les expérimentations mises en place pendant cette thèse ont également pris en compte l'effet direct des insectes sur la régénération des plantules en intégrant une modalité où les dommages étaient minimisés voire supprimés par la pulvérisation d'insecticide sur les plantules ou par leur transplantation sous des cages à maille très fine excluant une majorité des insectes herbivores. De la même manière que précédemment avec les réponses des plantules avec ou sans prédation des insectes par les oiseaux insectivores, nous pouvons observer les conséquences de l'exclusion des insectes sur les plantules feuillues.

L'intensité des dommages diminue très fortement avec l'exclusion des insectes herbivores (Figure V-6 Aa & Ba) sans conséquences sur la survie des plantules (Figure V-6 Ab & Bb). Par contre, la diminution des dommages entraîne une augmentation de la croissance en diamètre et en hauteur des plantules transplantées (Figure V-6 Ac, Ad, Bc, Bd).

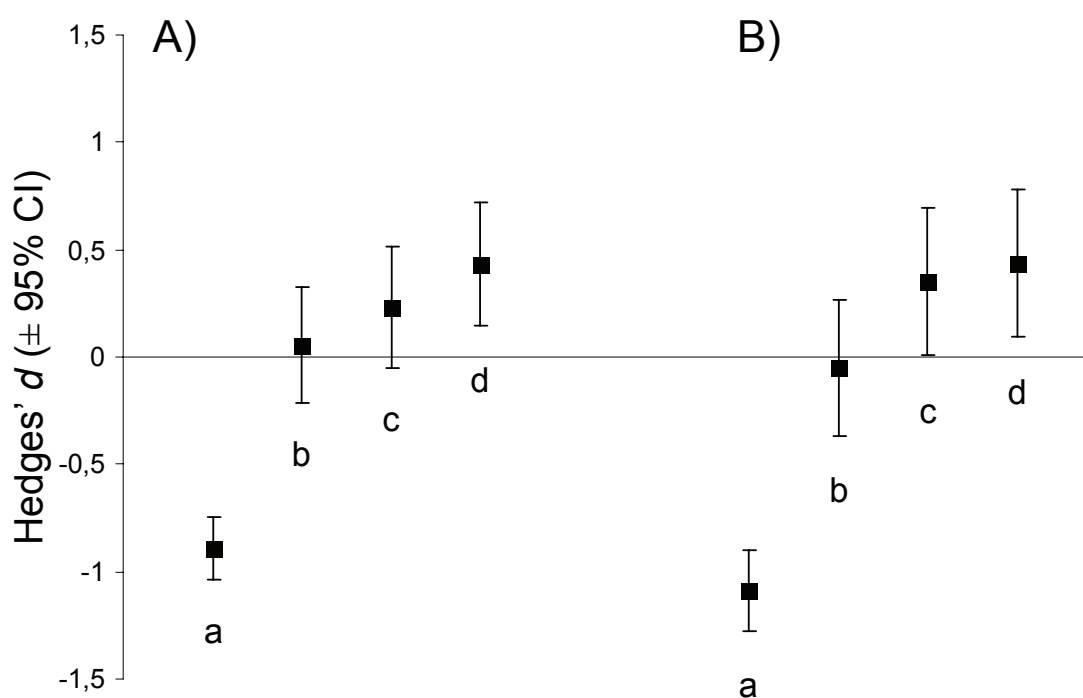


Figure V-6 Bilan des effets de l'exclusion des insectes herbivores (Hedges' $d \pm 95\%$ CI) sur a les dégâts d'insectes, b la survie des plantules, c et d la croissance en diamètre et en hauteur des plantules. Sont présentés les résultats pour A) toutes les études menées confondues ($n = 406; 108; 97; 97$ respectivement pour a, b c et d) et B) uniquement pour les espèces de plantules (*Q. robur* et *B. pendula*) et les faciès forestiers (parcelles de pins et îlots feuillus) dominants du site d'étude ($n = 248; 76; 67; 67$ respectivement pour a, b c et d). Une diminution des dommages suite à l'exclusion des insectes herbivores correspond à une valeur négative en a alors que des effets positifs de cette exclusion sur la survie et la croissance des plantules sont indiqués par des valeurs positives de d. Un effet est considéré significatif quand l'intervalle de confiance n'inclut pas la valeur nulle.

Les fortes mortalités de cohortes de plantules ont été souvent attribuées à l'abrouissement par des ongulés mais rarement aux dégâts d'insectes (Thomas et al. 2002). Nos résultats corroborent ces observations puisque l'herbivorie par les insectes influe peu sur la survie des plants. Les principales causes de mortalité des plantules sont sûrement les chocs de transplantation, les conditions abiotiques ou les fortes infestations locales de pathogènes foliaires (oïdium sur les feuilles de chêne pédoncule dans certaines parcelles).

Les défoliations d'insectes sont surtout considérées comme dramatiques pour les plantules lors d'épisodes de pullulations d'insectes herbivores (Thomas et al. 2002), comme dans le cas du bombyx disparate *Lymantria dispar*, la processionnaire du chêne *Thaumetopoea processionea* ou la tordeuse verte du chêne *Tortrix viridana*.

Les résultats combinés des différentes expérimentations montrent des dégâts d'insectes herbivores relativement faibles (en moyenne 15% de surface foliaire consommée). Au bout d'une à deux années de mesure sur nos plantules, l'herbivorie par les insectes diminue la croissance des plantules. Par ailleurs, les conditions favorables en pépinières (disponibilité en eau et en nutriments) ont sûrement favorisé la germination des plantules et l'accumulation de réserves avant la transplantation. Les conséquences des dommages d'insectes herbivores sont sans doute plus fortes sur des plantules issues de régénération naturelle.

Le recouvrement important d'espèces à croissance rapide pourrait augmenter les interactions de compétition pour la lumière entre les espèces végétales. La fougère aigle *Pteridium aquilinum* est responsable d'une mortalité et/ou d'une déperdition de croissance importante des plantules feuillues en forêts tempérées (George & Bazzaz 1999). Le voisinage végétal influe sur les abondances et les dégâts d'insectes ainsi que sur les effets de prédation par les oiseaux insectivores. Les effets négatifs de compétition végétale pourraient s'ajouter aux effets des insectes herbivores et être responsables de la mortalité ou de la faible croissance des plantules feuillues. Plus spécifiquement pour les plantules de chêne, les dommages de pathogènes (oïdium) peuvent fortement impacter les jeunes plants et entraîner une mortalité importante (Kelly 2002). Les ongulés sont également susceptibles de fortement influencer sur la régénération des arbres et sur la dynamique des communautés végétales forestières (Boulanger et al. 2009). Les plantules transplantées en modalités témoin et insecticide avaient été protégées de l'abrouissement par les chevreuils et cerfs par des enclos assez larges. La suppression du voisinage végétal diminue la compétition entre plantes mais augmente la probabilité d'attaque par les ongulés ou de dommages dus au gel (Buckley et al. 1998). Enfin, certaines de nos plantules ont été impactées au niveau des tiges ou encore des racines par des insectes xylophages qui ont entraîné des mortalités locales fortes dans certaines unités expérimentales.

La prise en compte de tous ces compartiments biotiques supplémentaires pourrait être envisagée afin de mieux appréhender le déficit de régénération des essences feuillues en forêts tempérées et plus particulièrement landaises. Certains de ces facteurs biotiques peuvent avoir des synergétiques susceptibles d'accroître la pression de sélection sur les plantules.

*Mixité des peuplements et feuillus dans les Landes de Gascogne :
perspectives de gestion durable*

Le chêne pédonculé *Quercus robur* et le bouleau verruqueux *Betula pendula* sont les deux essences feuillues principales persistant au sein de la matrice de pin maritime dans le massif forestier des Landes de Gascogne. Cette monoculture sur une très grande surface, initialement plantée consécutivement aux tentatives d'assainissement des marécages, a ensuite trouvé d'importants débouchés économiques dans l'utilisation de la résine puis dans la production de bois à destination de l'industrie papetière.

Ce massif a connu dans un pas de temps assez court des événements d'incendies, de tempêtes ou de pullulations d'insectes ravageurs, certes exceptionnels, qui ont conduit et qui conduisent aujourd'hui à réfléchir à la diversification des modes de gestion (Timbal & Maizeret 1998, ONF 2011, CRPF 2011). La création des pare-feux, espaces enherbés entre les parcelles de pin, est une conséquence des grands incendies que le massif a connus (dont le plus célèbre en 1949 qui a ravagé environ 140 000 hectares).

La mixité des peuplements forestiers est un apport des recherches d'abord développées en agrosystèmes et semble offrir des solutions aux problèmes inhérents de la gestion en monoculture. Bien que les expérimentations en écosystèmes forestiers soient encore assez rares du fait de la dominance d'espèces pérennes, les liens entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème forestier remettent de plus en plus en cause de la gestion en monoculture de grande échelle. La productivité de l'écosystème (ex. Paquette & Messier 2010), la résistance aux insectes ravageurs (ex. Jactel & Brockerhoff 2007) ou aux pathogènes invasifs (ex. Desprez-Loustau et al. 2007) augmente dans les peuplements les plus diversifiés (comparés aux monocultures). Le fonctionnement de l'écosystème forestier est amélioré avec la diversification des essences qui favorise les communautés microbiennes et la dynamique de la décomposition de la litière (ex. Guenon et al. 2007).

Pour reprendre l'exemple des Landes de Gascogne, le massif a récemment subi des dégâts considérables suite aux tempêtes Martin et Klaus, en 1999 et 2009. Des peuplements diversifiés abritent une forte variabilité de structure et d'enracinement des espèces d'arbres qui augmentent la résistance aux vents (ex. Jactel et al. 2009), et leurs conséquences (pullulations d'insectes xylophages sur bois mort). Au niveau mondial, les pertes inquiétantes de diversité biologique suite à la déforestation de forêts natives sont éventuellement compensées par des parcelles de plantations, même si les conséquences sur une réelle conservation de la biodiversité sont fortement discutées (Brockerhoff et al. 2008).

Les expérimentations présentées se sont focalisées sur des essences minoritaires dans le massif forestier des Landes de Gascogne. En relation avec les objectifs de gestion durable des massifs forestiers, la place de ces essences natives est une piste très intéressante à creuser pour rétablir un certain équilibre dans ces systèmes forestiers.

La mixité des peuplements, en particulier sous forme de haies de feuillus aux abords des parcelles de pin maritime, diminue l'infestation par la processionnaire du pin (Dulaurent et al. *sous presse*) ou la pyrale du tronc *Dioryctria sylvestrella* (Jactel et al. 2002). De même, les ennemis naturels de la processionnaire du pin sont favorisés par la mixité des parcelles ou la complémentarité des habitats. L'allongement de la durée de vie des parasitoïdes grâce à une nourriture plus riche du miellat de pucerons se développant sur du chêne pédonculé ou encore l'utilisation de cavités dans de vieux troncs de feuillus par la huppe fasciée *Upupa epops* sont deux exemples emblématiques des recherches locales sur le rôle fonctionnel de la diversité des peuplements sur les ennemis naturels d'un insecte ravageur du pin (Barbaro et al. 2008, Dulaurent et al. 2011).

Les travaux de cette thèse ne cherchaient pas à évaluer les effets positifs de la régénération des feuillus pour les plantations de pin maritime. Cependant, la compréhension des mécanismes influant sur la dynamique des feuillus en forêt landaise permettra à l'avenir de concilier la plantation mélangée de pin maritime et d'essences feuillues car l'herbivorie par les insectes semble être un processus sélectif important sur la régénération de ces essences.

Les plantules de feuillus sont moins impactées lorsqu'elles sont plantées dans des parcelles de pin maritime, notamment grâce aux effets des oiseaux insectivores. Les installations ou le maintien de haies en bordure ou de lignes de feuillus à l'intérieur des parcelles de pins offrirait une ressource complémentaire en proies pour les oiseaux insectivores. Le bénéfice serait double car non seulement la régénération des feuillus sous les pins mais également le contrôle biologique en retour des insectes ravageurs du pin maritime seront favorisés.

De plus, même lorsqu'un couvert assez faible de chêne pédonculé est maintenu dans les parcelles de pins (parcelles mixtes), les intensités de dommages subis par les plantules sont assez semblables à celles en peuplements purs de feuillus. La préservation des interactions trophiques est un point important dans les textes internationaux sur la conservation de la diversité biologique ("ecosystem diversity" – McNeely et al. 1990). Des études complémentaires sont nécessaires pour décrire les réseaux d'interactions autour des essences feuillues, notamment dans une perspective de préservation d'espèces associées à statut de conservation. Le développement de plantations mixtes de pins et d'essences feuillues offrirait des zones de refuges ou de colonisation à des espèces traditionnellement inféodées aux îlots feuillus.

Plus largement, la résistance aux tempêtes est devenue une priorité locale : l'installation de haies ou de lignes intercalées de feuillus dans les parcelles de pin pourrait être une alternative bénéfique à la gestion en monoculture, à la fois dans la prévention face aux risques de phénomènes météorologiques extrêmes mais également dans un but de résistance globale du massif forestier à tous les risques biotiques et abiotiques.

Références bibliographiques

A

Agrawal AA (1999) Induced responses to herbivory in wild radish: Effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology* 80:1713-1723

Agrawal AA (2004) Resistance and susceptibility of milkweed: competition, root herbivory, and plant genetic variation. *Ecology* 85: 2118-2133.

Agrawal AA, Lau JA, Hamback PA (2006) Community heterogeneity and the evolution of interactions between plants and insect herbivores. *Quarterly Review of Biology* 81:349-376

Aide TM, Zimmerman JK (1990) Patterns of insect herbivory, growth, and survivorship in juveniles of a neotropical liana. *Ecology* 71:1412-1421

Allan E, van Ruijven J, Crawley MJ (2011) Foliar fungal pathogens and grassland biodiversity. *Ecology* 91:2572-2582

Alonso C, Herrera CM (1996) Variation in herbivory within and among plants of *Daphne laureola* (Thymelaeaceae): Correlation with plant size and architecture. *Journal of Ecology* 84:495-502

Anthelme F, Michalet R (2009) Grass-to-tree facilitation in an arid grazed environment (Air Mountains, Sahara). *Basic and Applied Ecology* 10:437-446

Archaux F, Bakkaus N (2007) Relative impact of stand structure, tree composition and climate on mountain bird communities. *Forest Ecology and Management* 247:72-79

Arim M, Marquet PA (2004) Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters* 7:557-564

Artman VL (2003) Effects of commercial thinning on breeding bird populations in western hemlock forests. *American Midland Naturalist* 149:225-232

Atlegrim O (1989) Exclusion of birds from bilberry stands - impact on insect larval density and damage to the bilberry. *Oecologia* 79:136-139

Axmacher JC, Brehm G, Hemp A, Tunte H, Lyaruu HVM, Muller-Hohenstein K, Fiedler K (2009) Determinants of diversity in afrotropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factors? *Journal of Biogeography* 36:337-349

B

Bailey JK, Wooley SC, Lindroth RL, Whitham TG (2006) Importance of species interactions to community heritability: a genetic basis to trophic-level interactions. *Ecology Letters* 9:78-85

Banbura J, Blondel J, Dewildelambrechts H, Galan MJ, Maistre M (1994) Nestling diet variation in an insular mediterranean population of blue tits *Parus caeruleus* - Effects of years, territories and individuals. *Oecologia* 100:413-420

- Banks JE (1998) The scale of landscape fragmentation affects herbivore response to vegetation heterogeneity. *Oecologia* 117:239-246
- Banuelos MJ, Kollmann J (2011) Effects of host-plant population size and plant sex on a specialist leaf-miner. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 37:58-64
- Baraza E, Gomez J, Hodar J, Zamora R (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, Zamora R, Hodar JA (2006) Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. *Oikos* 113:148-156
- Barbaro L, Battisti A (2011) Birds as predators of the pine processionary moth (Lepidoptera: Notodontidae). *Biological Control* 56:107-114
- Barbaro L, Couzi L, Bretagnolle V, Nezan J, Vetillard F (2008) Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. *Biodiversity and Conservation* 17:1073-1087
- Barbaro L, Pontcharraud L, Vetillard F, Guyon D, Jactel H (2005) Comparative responses of bird, carabid, and spider assemblages to stand and landscape diversity in maritime pine plantation forests. *Ecoscience* 12:110-121
- Barbaro L, Rossi J-P, Vetillard F, Nezan J, Jactel H (2007) The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *Journal of Biogeography* 34:652-664
- Barbaro L, van Halder I (2009) Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography* 32:321-333
- Barber NA, Marquis RJ (2009) Spatial Variation in Top-down Direct and Indirect Effects on White Oak (*Quercus alba* L.). *The American Midland Naturalist* 162:169-179
- Barber NA, Marquis RJ (2011) Light environment and the impacts of foliage quality on herbivorous insect attack and bird predation. *Oecologia* 166:401-409
- Barber NA, Marquis RJ, Tori WP (2008) Invasive prey impacts the abundance and distribution of native predators. *Ecology* 89:2678-2683
- Barbosa P, Hines J, Kaplan I, Martinson H, Szczepaniec A, Szendrei Z (2009) Associational resistance and associational susceptibility: Having right or wrong neighbors. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:1-20
- Basset Y (1992) Influence of leaf traits on the spatial distribution of arboreal arthropods within an overstorey rain-forest tree. *Ecological Entomology* 17:8-16
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2011) lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-39. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Batzer HO, Benzie JW, Popp MP (1987) Spruce budworm damage in aspen/balsam fir stands affected by cutting methods *Northern Journal of Applied Forestry* 4:73-75

- Belloq MI, Smith SM (1995) Influence of reforestation technique, slash, competing vegetation, and duff depth on the overwintering mortality of *Pissodes strobi* (Coleoptera, Curculionidae), the white-pine weevil. *Forest Ecology and Management* 78:1-10
- Belovsky GE, Slade JB (1993) The role of vertebrate and invertebrate predators in a grasshopper community. *Oikos* 68:193-201
- Belsky AJ (1986) Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist* 127:870-892
- Berdegue M, Trumble JT, Hare JD, Redak RA (1996) Is it enemy-free space? The evidence for terrestrial insects and freshwater arthropods. *Ecological Entomology* 21:203-217
- Bertheau C, Brockerhoff EG, Roux-Morabito G, Lieutier F, Jactel H (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
- Bertness MD, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9:191-193
- Björkman M, Hambäck PA, Hopkins RJ, Rämert B (2010) Evaluating the enemies hypothesis in a clover-cabbage intercrop: effects of generalist and specialist natural enemies on the turnip root fly (*Delia floralis*). *Agricultural and Forest Entomology* 12:123-132
- Blondel J (2003) Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100:223-231
- Bock CE, Bock JH, Grant MC (1992) Effects of bird predation on grasshopper densities in an Arizona grassland. *Ecology* 73:1706-1717
- Boevé J-L, Müller C (2005) Defence effectiveness of easy bleeding sawfly larvae towards invertebrate and avian predators. *Chemoecology* 15:51-58.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24:127-135
- Bommarco R, Banks JE (2003) Scale as modifier in vegetation diversity experiments: effects on herbivores and predators. *Oikos* 102:440-448
- Borenstein M, Hedges LV, Higgins JPT, Rothstein HR (2009) *Introduction to meta-analysis*, 1st edn, John Wiley & Sons Ltd, Chichester, UK
- Borer ET, Halpern BS, Seabloom EW (2006) Asymmetry in community regulation: Effects of predators and productivity. *Ecology* 87:2813-2820
- Boulanger V, Baltzinger C, Said S, Ballon P, Picard JF, Dupouey JL (2009) Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. *Forest Ecology and Management* 258:1397-1406
- Bridgeland WT, Beier P, Kolb T, Whitham TG (2010) A conditional trophic cascade: Birds benefit faster growing trees with strong links between predators and plants. *Ecology* 91:73-84

Brockerhoff EG, Jactel H, Parrota JA, Quine CP, Sayer J (2008) Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation* 17:925-951

Brown JH, Cruickshank VB, Gould WP, Husband TP (1988) Impact of gypsy moth defoliation in stands containing white pine. *Northern Journal of Applied Forestry* 5:108–111

Büchel K, Malskies S, Mayer M, Fenning TM, Gershenson J, Hilker M, Meiners T (2011) How plants give early herbivore alert: Volatile terpenoids attract parasitoids to egg-infested elms. *Basic and Applied Ecology* 12:403-412

Buckley DS, Sharik TL, Isebrands JG (1998) Regeneration of northern red oak: positive and negative effects of competitor removal. *Ecology* 79:65-78

C

Callaway RM (1992) Effects of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology* 73:2118-2128

Callaway RM (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61:306-349

Camprodon J, Brotons L (2006) Effects of undergrowth clearing on the bird communities of the Northwestern Mediterranean Coppice Holm oak forests. *Forest Ecology and Management* 221:72-82

Cappuccino N, Lavertu D, Bergeron Y, Regniere J (1998) Spruce budworm impact, abundance and parasitism rate in a patchy landscape. *Oecologia* 114:236-242

Catagneyrol B, Jactel H (submitted) Unravelling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis.

Chacon P, Armesto JJ (2006) Do carbon-based defences reduce foliar damage? Habitat-related effects on tree seedling performance in a temperate rainforest of Chiloe Island, Chile. *Oecologia* 146:555-565

Chapin FS, Schulze ED, Mooney HA (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:423-447

Coley PD, Bryant JP, Chapin FSI (1985) Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense. *Science* 230:895-899

Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs - High diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. *Science* 199:1302-1310

Cook-Patton SC, McArt SH, Parachnowitsch AL, Thaler JS, Agrawal AA (2011) A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function. *Ecology* 92:915-923

Corcket E, Callaway RM, Michalet R (2003) Insect herbivory and grass competition in a calcareous grassland: results from a plant removal experiment. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 24:139-146

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380

Cornelissen T, Stiling P (2006) Responses of different herbivore guilds to nutrient addition and natural enemy exclusion. *Ecoscience* 13:66-74

Crawford HS, Jennings DT (1989) Predation by birds on spruce budworm *Choristoneura fumiferana* - Functional, numerical and total responses. *Ecology* 70:152-163

Crawley MJ (1989) Insect herbivores and plant-population dynamics. *Annual Review of Entomology* 34:531-564

Crawley MJ, Akhteruzzaman M (1988) Individual variation in the phenology of oak trees and its consequences for herbivorous insects. *Functional Ecology* 2:409-415

D

Deconchat M, Balent G (2001) Vegetation and bird community dynamics in fragmented forests. *Forestry* 74:105-118

Denno RF, McClure MS, Ott, Jr. (1995) Interspecific interactions in phytophagous insects - Competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology* 40:297-331

Desprez-Loustau ML, Robin C, Buee M, Courtecuisse R, Garbaye J, Suffert F, Sache I, Rizz DM (2007) The fungal dimension of biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 22:472-480

Dial R, Roughgarden J (1995) Experimental removal of insectivorous from rain-forest canopy - Direct and indirect effects. *Ecology* 76:1821-1834

Dicke M, Agrawal AA, Bruin J (2003) Plants talk, but are they deaf? *Trends in Plant Science* 8:403-405

Dudt JF, Shure DJ (1994) The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology* 75:86-98

Dulaurent A-M, Porté AJ, van Halder I, Vétillard F, Menassieu P, Jactel H (in press) Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of non-host trees. *Agricultural and Forest Entomology*

Dulaurent AM, Rossi JP, Deborde C, Moing A, Menassieu P, Jactel H (2011) Honeydew feeding increased the longevity of two egg parasitoids of the pine processionary moth. *Journal of Applied Entomology* 135:184-194

Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169-175

Dyer LA, Singer MS, Lill JT, Stireman JO, Gentry GL, Marquis RJ, Ricklefs RE, Greeney HF, Wagner DL, Morais HC, Diniz IR, Kursar TA, Coley PD (2007) Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448:696-U699

E

Eichhorn MP, Fagan KC, Compton SG, Dent DH, Hartley SE (2007) Explaining leaf herbivory rates on tree seedlings in a Malaysian rain forest. *Biotropica* 39:416-421

Eichhorn J, Szepesi A, Ferreti M, Durrant D, Roskams P (2006). Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Part II Visual assessment of crown condition. International Cooperative Programme on assessment and monitoring of air pollution effects on forests

F

Faeth SH, Connor EF, Simberloff D (1981) Early leaf abscission - A neglected source of mortality for folivores. *American Naturalist* 117:409-415

Fayt P, Machmer MM, Steeger C (2005) Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers - a literature review. *Forest Ecology and Management* 206:1-14

Finch S, Collier RH (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 DL, Denno RF (2005) Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology Letters* 8:1299-1306

Floater GJ, Zalucki MP (2000) Habitat structure and egg distributions in the processionary caterpillar *Ochrogaster lunifer*: lessons for conservation and pest management. *Journal of Applied Ecology* 37:87-99

Forkner RE, Hunter MD (2000) What goes up must come down? Nutrient addition and predation pressure on oak herbivores. *Ecology* 81:1588-1600

Forkner RE, Marquis RJ, Lill JT (2004) Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology* 29:174-187

Forkner RE, Marquis RJ, Lill JT, Le Corff J (2008) Timing is everything? Phenological synchrony and population variability in leaf-chewing herbivores of *Quercus*. *Ecological Entomology* 33:276-285

Forsman JT, Hjernquist MB, Gustafsson L (2009) Experimental evidence for the use of density based interspecific social information in forest birds. *Ecography* 32:539-545

Fortin M, Mauffette Y (2001) Forest edge effects on the biological performance of the forest tent caterpillar (Lepidoptera : Lasiocampidae) in sugar maple stands. *Ecoscience* 8:164-172

Fortin M, Mauffette Y (2002) The suitability of leaves from different canopy layers for a generalist herbivore (Lepidoptera : Lasiocampidae) foraging on sugar maple. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 32:379-389

G

Gale GA, DeCecco JA, Marshall MR, McClain WR, Cooper RJ (2001) Effects of gypsy moth defoliation on forest birds: An assessment using Breeding Bird Census data. *Journal of Field Ornithology* 72:291-304

Gamez-Virues S, Gurr GM, Raman A, Nicol HI (2010) Plant diversity and habitat structure affect tree growth, herbivory and natural enemies in shelterbelts. *Basic and Applied Ecology* 11:542-549

George LO, Bazzaz FA (1999) The fern understory as an ecological filter: Emergence and establishment of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80:833-845

Giertych MJ, Karolewski P, Zytkowski R, Oleksyn J (2006) Differences in defence strategies against herbivores between two pioneer tree species: *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. and *Betula pendula* Roth. *Polish Journal of Ecology* 54:181-187

Glen DM (2004) Birds as predators of lepidopterous larvae. In: Van Emden HF, Rothschild M (eds) *Insect and Bird Interactions*. Intercept, Andover (UK), pp 89–108

González-Gómez P, Estades CF, Simonetti JA (2006) Strengthened insectivory in a temperate fragmented forest. *Oecologia* 148:137-143

Graham MH (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84:2809-2815

Greenberg R, Bichier P, Angon AC, MacVean C, Perez R, Cano E (2000) The impact of avian insectivory on arthropods and leaf damage in some Guatemalan coffee plantations. *Ecology* 81:1750-1755

Greenberg R, Bichier P, Angon AC, Reitsma R (1997) Bird populations in shade and sun coffee plantations in central Guatemala. *Conservation Biology* 11:448-459

Grime JP (1979) *Plant strategies and vegetation processes*, New York

Gripengberg S, Roslin T (2007) Up or down in space? Uniting the bottom-up versus top-down paradigm and spatial ecology. *Oikos* 116:181-188

Groner E, Ayal Y (2001) The interaction between bird predation and plant cover in determining habitat occupancy of darkling beetles. *Oikos* 93:22-31

Gruner DS (2004) Attenuation of top-down and bottom-up forces in a complex terrestrial community. *Ecology* 85:3010-3022

Guenon R, Ruaudel F, Gros R (2007) Arguments fonctionnels pour la conservation de la mixité forestière méditerranéenne - Functional arguments for the conservation of mixed Mediterranean forest stands. *Ecologia mediterranea* 33:43-52

Gunnarsson B (1996) Bird predation and vegetation structure affecting spruce-living arthropods in a temperate forest. *Journal of Animal Ecology* 65:389-397

Gunnarsson B (2007) Bird Predation On Spiders: Ecological Mechanisms And Evolutionary Consequences. *Journal of Arachnology* 35:509-529

Gunton RM, Kunin WE (2007) Density effects at multiple scales in an experimental plant population. *Journal of Ecology* 95:435-445

H

Hairton NG, Smith FE, Slobodkin LB (1960) Community Structure, Population Control, and Competition. *The American Naturalist* 94:421

Halaj J, Wise DH (2001) Terrestrial trophic cascades: How much do they trickle? *American Naturalist* 157:262-281

Hambäck PA, Agren J, Ericson L (2000) Associational resistance: Insect damage to purple loosestrife reduced in thickets of sweet gale. *Ecology* 81:1784-1794

Hambäck PA, Beckerman AP (2003) Herbivory and plant resource competition: a review of two interacting interactions. *Oikos* 101:26-37

Hambäck PA, Björkman M, Hopkins RJ (2010) Patch size effects are more important than genetic diversity for plant-herbivore interactions in *Brassica* crops. *Ecological Entomology* 35:299-306

Hambäck PA, Vogt M, Tschardt T, Thies C, Englund G (2007) Top-down and bottom-up effects on the spatiotemporal dynamics of cereal aphids: testing scaling theory for local density. *Oikos* 116:1995-2006

Hanley ME, Lamont BB, Fairbanks MM, Rafferty CM (2007) Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 8:157-178

Hassika P, Berbigier P (1998) Annual cycle of photosynthetically active radiation in maritime pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 90:157-171

Haukioja E, Koricheva J (2000) Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. *Evolutionary Ecology* 14:551-562

Hawkins BA, Cornell HV, Hochberg ME (1997) Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology* 78:2145-2152

Hedges LV, Olkin I (1985) *Statistical methods for meta-analysis*, Academic Press, New York

Hermes DA, Mattson WJ (1992) The dilemma of plants - To grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67:283-335

Hespenheide HA (1991) Bionomics of leaf-mining insects. *Annual Review of Entomology* 36:535-560

Hino T, Unno A, Nakano S (2002) Prey distribution and foraging preferences for tits. *Ornithological Science* 1:81-87

Holmes RT (1990) Ecological and evolutionary impacts of bird predation on forest insects: an overview. *Studies in Avian Biology* 13:6-13

Holmes RT, Robinson SK (1981) Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwoods forest. *Oecologia* 48:31-35

Holmes RT, Schultz JC, Nothnagle P (1979) Bird predation on forest insects - Exclosure experiment. *Science* 206:462-463

Hopkins RJ, Ekbom B, Henkow L (1998) Glucosinolate content and susceptibility for insect attack of three populations of *Sinapis alba*. *Journal of Chemical Ecology* 24:1203-1216

Hulme PE (1996) Herbivores and the performance of grassland plants: A comparison of arthropod, mollusc and rodent herbivory. *Journal of Ecology* 84:43-51

Hunter MD, Price PW (1992) Playing chutes and ladders - Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724-732

Hunter MD, Willmer PG (1989) The potential for interspecific competition between two abundant defoliators on oak - Leaf damage and habitat quality. *Ecological Entomology* 14:267-277

J

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

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

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

Jactel H, Nicoll BC, Branco M, Gonzalez-Olabarria JR, Grodzki W, Langstrom B, Moreira F, Netherer S, Orazio C, Piou D, Santos H, Schelhaas MJ, Tojic K, Vodde F (2009) The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science* 66: 701-720

Janssen A, Sabelis MW, Bruin J (2002) Evolution of herbivore-induced plant volatiles. *Oikos* 97:134-138

Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104:501-528

Jeffries MJ, Lawton JH (1984) Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society* 23:269-286

Joern A (1986) Experimental-study of avian predation of coexisting grasshopper populations (Orthoptera, Acrididae) in a sandhills grassland. *Oikos* 46:243-249

Joern A (1992) Variable impact of avian predation on grasshopper assemblies in sandhills grassland. *Oikos* 64:458-463

K

Kaitaniemi P, Riihimäki J, Koricheva J, Vehviläinen H (2007) Experimental evidence for associational resistance against the European pine sawfly in mixed tree stands. *Silva Fennica* 41:259-268

Kalka MB, Smith AR, Kalko EKV (2008) Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science* 320:71-71

Kaplan I, Denno RF (2007) Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* 10:977-994

Karban R (1997) Neighbourhood affects a plant's risk of herbivory and subsequent success. *Ecological Entomology* 22:433-439

Karban R (2010) Neighbors affect resistance to herbivory – a new mechanism. *New Phytologist* 186:564-566

Kaspari M, Joern A (1993) Prey choice by three insectivorous grassland birds - Reevaluating opportunism. *Oikos* 68:414-430

Keenan R, Lamb D, Sexton G (1995) Experience with mixed species rainforest plantations in North Queensland. *Commonwealth Forest Review* 74:315-321

Kelly DL (2002) The regeneration of *Quercus petraea* (sessile oak) in southwest Ireland: a 25-year experimental study. *Forest Ecology and Management* 166:297-226

Koh LP (2008) Birds defend oil palms from herbivorous insects. *Ecological Applications* 18:821-825

Kramer M (2005) R2 statistics for mixed models. In: 17th Conference on Applied Statistics in Agriculture. Proc Conference on Applied Statistics in Agriculture, Kansas State University, Manhattan, KS

Kristin A, Patocka J (1997) Birds as predators of Lepidoptera: selected examples. *Biologia* 52:319-326

L

Langellotto GA, Denno RF (2004) Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139:1-10

Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12:474-478.

Lawton JH (1983) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28:23-39

Le Corff J, Marquis RJ (1999) Differences between understorey and canopy in herbivore community composition and leaf quality for two oak species in Missouri. *Ecological Entomology* 24:46-58

Lemen C (1981) Elm trees and elm leaf beetles - Patterns of herbivory. *Oikos* 36:65-67

Letourneau DK (1987) The enemies hypothesis - Tritrophic interactions and vegetational diversity in tropical agroecosystems. *Ecology* 68:1616-1622

Lichtenberg JS, Lichtenberg DA (2002) Weak trophic interactions among birds, insects and white oak saplings (*Quercus alba*). *American Midland Naturalist* 148:338-349

Low C, Connor EF (2003) Birds have no impact on folivorous insect guilds on a montane willow. *Oikos* 103:579-589

M

Mac Nally R (1994) Habitat-specific guild structure of forest birds in south-eastern Australia - A regional perspective. *Journal of Animal Ecology* 63:988-1001

McNeely JA, Miller KR, Reid WV, Mittermeier RA, Werner TB (1990) *Conserving the World's Biological Diversity*. IUCN, Washington, DC.

Maetô K, Fukuyama K (1997) Mature tree effect of *Acer mono* on seedling mortality due to insect herbivory. *Ecological Research* 12:337-343

Mäntylä E, Alessio GA, Blande JD, Heijari J, Holopainen JK, Laaksonen T, Piirtola P, Klemola T (2008a) From Plants to Birds: Higher Avian Predation Rates in Trees Responding to Insect Herbivory. *Plos ONE* 3:e2832

Mäntylä E, Klemola T, Laaksonen T (2011) Birds help plants: a meta-analysis of top-down trophic cascades caused by avian predators. *Oecologia* 165:143-151

Mäntylä E, Klemola T, Sirkiä P, Laaksonen T (2008b) Low light reflectance may explain the attraction of birds to defoliated trees. *Behavioral Ecology* 19:325-330

Marquis RJ, Lill JT, Piccinni A (2002) Effect of plant architecture on colonization and damage by leafy caterpillars of *Quercus alba*. *Oikos* 99:531-537

Marquis RJ, Whelan CJ (1994) Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75:2007-2014

Marquis RJ, Whelan CJ (1996) Plant morphology and recruitment of the third trophic level: subtle and little-recognized defenses? *Oikos* 75: 330-334

Marshall MR, Cooper RJ (2004) Territory size of a migratory songbird in response to caterpillar density and foliage structure. *Ecology* 85:432-445

Marshall MR, Cooper RJ, DeCecco JA, Strazanac J, Butler L (2002) Effects of experimentally reduced prey abundance on the breeding ecology of the Red-eyed Vireo. *Ecological Applications* 12:261-280

Martinez N, Jenni L, Wyss E, Zbinden N (2010) Habitat structure versus food abundance: the importance of sparse vegetation for the common redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Journal of Ornithology* 151:297-307

Massey FP, Massey K, Press MC, Hartley SE (2006) Neighbourhood composition determines growth, architecture and herbivory in tropical rain forest tree seedlings. *Journal of Ecology* 94:646-655

- Mattson WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:119-161
- Mattson WJ, Lawrance RK, Haack RA, Herms DA, Charles PJ (1988) Defensive strategies of woody plants against different insect-feeding guilds in relation to plant ecological strategies and intimacy of association with insects (3-38) in *Mechanisms of woody plant defenses against insects. Search for patterns*. Mattson WJ, Levieux J & Bernard-Dagan C (eds)
- Mazerolle MJ (2011). AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 1.15
- Mazia CN, Kitzberger T, Chaneton EJ (2004) Interannual changes in folivory and bird insectivory along a natural productivity gradient in northern Patagonian forests. *Ecography* 27:29-40
- Mols CMM, Visser ME (2002) Great tits can reduce caterpillar damage in apple orchards. *Journal of Applied Ecology* 39:888-899
- Mooney KA, Gruner DS, Barber NA, Van Bael SA, Philpott SM, Greenberg R (2010) Interactions among predators and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:7335-7340
- Mooney KA, Halitschke R, Kessler A, Agrawal AA (2010) Evolutionary trade-offs in plants mediate the strength of trophic cascades. *Science* 327:1642-1644
- Mooney KA, Linhart YB (2006) Contrasting cascades: insectivorous birds increase pine but not parasitic mistletoe growth. *Journal of Animal Ecology* 75:350-357
- Moore R, Warrington S, Whittaker JB (1991) Herbivory by insects on oak trees in pure stands compared with paired mixtures. *Journal of Applied Ecology* 28:290-304
- Moorman CE, Bowen LT, Kilgo JC, Sorenson CE, Hanula JL, Horn S, Ulyshen MD (2007) Seasonal diets of insectivorous birds using canopy gaps in a bottomland forest. *Journal of Field Ornithologist* 78:11-20
- Morecroft MD, Taylor ME, Oliver HR (1998) Air and soil microclimates of deciduous woodlands compared to an open site. *Agricultural and Forest Meteorology* 90:141-156
- Morris MG (2000) The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation* 95:129-142
- Murakami M (1999) Effect of avian predation on survival of leaf-rolling lepidopterous larvae. *Researches on Population Ecology*. 41:135-138
- Murakami M, Nakano S (2000) Species-specific bird functions in a forest-canopy food web. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 267:1597-1601
- Müller MS, McWilliams SR, Podlesak D, Donaldson JR, Bothwell HM, Lindroth RL (2006) Tri-trophic effects of plant defenses: chickadees consume caterpillars based on host leaf chemistry. *Oikos* 114:507-517

N

Nakagawa S, Cuthill IC (2007) Effect size, confidence interval and statistical significance: a practical guide for biologists. *Biological Reviews* 82:591-605

Norghauer JM, Grogan J, Malcolm JR, Felfili JM (2010) Long-distance dispersal helps germinating mahogany seedlings escape defoliation by a specialist caterpillar. *Oecologia* 162:405-412

Norghauer JM, Malcolm JR, Zimmerman BL (2008) Canopy cover mediates interactions between a specialist caterpillar and seedlings of a neotropical tree. *Journal of Ecology* 96:103-113

Novotny V, Basset Y, Miller SE, Weiblen GD, Bremer B, Cizek L, Drozd P (2002) Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416:841-844

Novotny V, Miller SE, Baje L, Balagawi S, Basset Y, Cizek L, Craft KJ, Dem F, Drew RAI, Hulcr J, Leps J, Lewis OT, Pokon R, Stewart AJA, Samuelson GA, Weiblen GD (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

O

Oksanen L, Fretwell SD, Arruda J, Niemela P (1981) Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist* 118:240-261

Oksanen L, Oksanen T (2000) The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist* 155:703-723

Otway SJ, Hector A, Lawton JH (2005) Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of Animal Ecology* 74:234-240

P

Pace ML, Cole JJ, Carpenter SR, Kitchell JF (1999) Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14:483-488

Packer A, Clay K (2000) Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404:278-281

Paquette A, Messier C (2011) The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography* 20:170-180

Park CR, Hino T, Ito H (2008) Prey distribution, foliage structure, and foraging behavior of insectivorous birds in two oak species (*Quercus serrata* and *Q. variabilis*). *Ecological Research* 23:1015-1023

Parker MA, Root RB (1981) Insect herbivores limit habitat distribution of a native composite, *Machaeranthera canescens*. *Ecology* 62:1390-1392

Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Vendramini F, Cornelissen JHC, Gurvich DE, Cabido M (2003) Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology* 28:642-650

Perfecto I, Vandermeer JH, Bautista GL, Nuñez GI, Greenberg R, Bichier P, Langridge S (2004) Greater predation in shaded coffee farms: the role of resident neotropical birds. *Ecology* 85:2677-2681

Philpott SM, Soong O, Lowenstein JH, Pulido AL, Lopez DT, Flynn DFB, DeClerck F (2009) Functional richness and ecosystem services: bird predation on arthropods in tropical agroecosystems. *Ecological Applications* 19:1858-1867

Pigot AL, Leather SR (2008) Invertebrate predators drive distance-dependent patterns of seedling mortality in a temperate tree *Acer pseudoplatanus*. *Oikos* 117:521-530

Pinheiro J, Bates D (2004) *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer, New York

Pinheiro J, Bates D, Debroy S, Sarkar D and the R Development Core Team (2011) *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-100

Polis GA (1999) Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86:3-15

Polis GA, Sears ALW, Huxel GR, Strong DR, Maron J (2000) When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology & Evolution* 15:473-475

Price PW, Bouton CE, Gross P, McPherson BA, Thompson JN, Weis AE (1980) Interactions Among Three Trophic Levels: Influence of Plants on Interactions Between Insect Herbivores and Natural Enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:41-65

Prodon R, Lebreton JD (1981) Breeding avifauna of a mediterranean succession - the holm oak and cork oak series in the eastern Pyrenees. 1. Analysis and modeling of the structure gradient. *Oikos* 37:21-38

R

R Development Core Team (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing V, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>

Rand TA (1999) Effects of environmental context on the susceptibility of *Atriplex patula* to attack by herbivorous beetles. *Oecologia* 121:39-46

Randlkofer B, Obermaier E, Hilker M, Meiners T (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

Rao SJ, Iason GR, Hulbert IAR, Elston DA, Racey PA (2003) The effect of sapling density, heather height and season on browsing by mountain hares on birch. *Journal of Applied Ecology* 40:626-638

Redman AM, Scriber JM (2000) Competition between the gypsy moth, *Lymantria dispar*, and the northern tiger swallowtail, *Papilio canadensis*: interactions mediated by host plant chemistry, pathogens, and parasitoids. *Oecologia* 125:218-228

Rommel T, Tammaru T, Magi M (2009) Seasonal mortality trends in tree-feeding insects: a field experiment. *Ecological Entomology* 34:98-106

- Richards LA, Coley PD (2007) Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos* 116:31-40
- Riihimäki J, Kaitaniemi P, Koricheva J, Vehviläinen H (2005) Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia* 142:90-97
- Riipi M, Ossipov V, Lempa K, Haukioja E, Koricheva J, Ossipova S, Pihlaja K (2002) Seasonal changes in birch leaf chemistry: are there trade-offs between leaf growth, and accumulation of phenolics? *Oecologia* 130:380-390
- Robinson SK, Holmes RT (1984) Effects of plant-species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. *Auk* 101:672-684
- Romanowski J, Zmihorski M (2008) Selection of foraging habitat by grassland birds: effect of prey abundance or availability? *Polish Journal of Ecology* 56:365-370
- Root RB (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95-124
- Rosenberg MS AD, Gurevitch J. 2000. *Metawin: statistical software for meta-analysis*, version 2.0. Sunderland, MA, USA: Sinauer Associates
- Roslin T, Gripenberg S, Salminen JP, Karonen M, O'Hara RB, Pihlaja K, Pulkkinen P (2006) Seeing the trees for the leaves - oaks as mosaics for a host-specific moth. *Oikos* 113:106-120
- Ross DW, Berisford CW, Godbee JF (1990) Pine tip moth, *Rhyacionia* spp., response to herbaceous vegetation control in an intensively site-prepared loblolly-pine plantation. *Forest Science* 36:1105-1118
- Rousset O, Lepart J (2000) Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology* 88:401-412
- Ruhnke H, Schadler M, Klotz S, Matthies D, Brandl R (2009) Variability in leaf traits, insect herbivory and herbivore performance within and among individuals of four broad-leaved tree species. *Basic and Applied Ecology* 10:726-736
- Russell EP (1989) Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental Entomology* 18:590-599
- S**
- Salgado-Luarte C, Gianoli E (2010) Herbivory on Temperate Rainforest Seedlings in Sun and Shade: Resistance, Tolerance and Habitat Distribution. *Plos One* 5
- Sanders D, Nickel H, Grützner T, Platner C (2008) Habitat structure mediates top-down effects of spiders and ants on herbivores. *Basic and Applied Ecology* 9:152-160
- Sanz JJ (2001) Experimentally increased insectivorous bird density results in a reduction of caterpillar density and leaf damage to Pyrenean oak. *Ecological Research* 16:387-394
- Schaffers AP, Raemakers IP, Sykora KV, Ter Braak CJF (2008) Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology* 89:782-794

- Savilaakso S, Koivisto J, Veteli TO, Roininen H (2009) Microclimate and tree community linked to differences in lepidopteran larval communities between forest fragments and continuous forest. *Diversity and Distributions* 15:356-365
- Schaub M, Martinez N, Tagmann-Ioset A, Weisshaupt N, Maurer ML, Reichlin TS, Abadi F, Zbinden N, Jenni L, Arlettaz R (2010) Patches of Bare Ground as a Staple Commodity for Declining Ground-Foraging Insectivorous Farmland Birds. *Plos One* 5
- Scherber C, Eisenhauer N, Weisser WW, Schmid B, Voigt W, Fischer M, Schulze ED, Roscher C, Weigelt A, Allan E, Bessler H, Bonkowski M, Buchmann N, Buscot F, Clement LW, Ebeling A, Engels C, Halle S, Kertscher I, Klein AM, Koller R, Konig S, Kowalski E, Kummer V, Kuu A, Lange M, Lauterbach D, Middelhoff C, Migunova VD, Milcu A, Muller R, Partsch S, Petermann JS, Renker C, Rottstock T, Sabais A, Scheu S, Schumacher J, Temperton VM, Tschardtke T (2010) Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468:553-556
- Scherber C, Mwangi PN, Temperton VM, Roscher C, Schumacher J, Schmid B, Weisser WW (2006) Effects of plant diversity on invertebrate herbivory in experimental grassland. *Oecologia* 147:489-500
- Schmitz OJ (2006) Predators have large effects on ecosystem properties by changing plant diversity, not plant biomass. *Ecology* 87:1432-1437
- Schmitz OJ, Hamback PA, Beckerman AP (2000) Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants. *American Naturalist* 155:141-153
- Schuldt A, Baruffol M, Bohnke M, Bruelheide H, Hardtle W, Lang AC, Nadrowski K, von Oheimb G, Voigt W, Zhou HZ, Assmann T (2010) Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology* 98:917-926
- Schwenk WS, Strong AM, Sillett TS (2010) Effects of bird predation on arthropod abundance and tree growth across an elevational gradient. *Journal of Avian Biology* 41:367-377
- Scriber JM, Slansky F (1981) The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology* 26:183-211
- Shurin J, B., Borer E, T., Seabloom E, W., Anderson K, Blanchette C, A., Broitman B, Cooper S, D., Halpern B, S. (2002) A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* 5:785-791
- Siemann E, Tilman D, Haarstad J, Ritchie M (1998) Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist* 152:738-750
- Sipura M (1999) Tritrophic interactions: willows, herbivorous insects and insectivorous birds. *Oecologia* 121:537-545
- Sobek S, Scherber C, Steffan-Dewenter I, Tschardtke T (2009) Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia* 160:279-288
- Stockhoff BA (1993) Diet heterogeneity - Implications for growth of a generalist herbivore, the gypsy moth. *Ecology* 74:1939-1949

Sun JH, Kulhavy DL, Roques A (2000) Effects of fertilizer and herbicide application on Nantucket pine tip moth infestation (Lep., Tortricidae). *Journal of Applied Entomology-Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie* 124:191-195

T

Tack AJM, Ovaskainen O, Harrison PJ, Roslin T (2009) Competition as a structuring force in leaf miner communities. *Oikos* 118:809-818

Tahvanainen JO, Root RB (1972) The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10:321-346

Thomas CD (1986) Butterfly larvae reduce host plant survival in vicinity of alternative host species. *Oecologia* 70:113-117

Thomas FM, Blank R, Hartmann G (2002) Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathology* 32:277-307

Thomas SC, Sztaba AJ, Smith SM (2010) Herbivory patterns in mature sugar maple: variation with vertical canopy strata and tree ontogeny. *Ecological Entomology* 35:1-8

Tikkanen OP, Julkunen-Tiitto R (2003) Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata*. *Oecologia* 136:244-251

Tikkanen OP, Woodcock B, Watt A, Lock K (2006) Are polyphagous geometrid moths with flightless females adapted to budburst phenology of local host species? *Oikos* 112:83-90

Timbal J, Maizeret C (1998) Biodiversité végétale et gestion durable de la forêt landaise de Pin maritime : bilan et évolution. *Revue Forestière Française* 1998 50:403-424

Tonhasca AJ, Byrne DN (1994) The effects of crop diversification on herbivorous insects: a meta-analysis approach. *Ecological Entomology* 19:239-244

Trichet P, Jolivet CI, Arrouays D, Loustau D, Bert D, Ranger J (1999) Le maintien de la fertilité des sols forestiers landais dans le cadre de la sylviculture intensive du pin maritime – Revue bibliographique et identification des pistes de recherches. *Études et Gestion des Sols* 6:197-214

Tscharntke T, Bommarco R, Clough Y, Crist TO, Kleijn D, Rand TA, Tylianakis JM, van Nouhuys S, Vidal S (2007) Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43:294-309

Tylianakis JM, Romo CM (2010) Natural enemy diversity and biological control: Making sense of the context-dependency. *Basic and Applied Ecology* 11:657-668

U

Unno A (2002) Tree species preferences of insectivorous birds in a Japanese deciduous forest: the effect of different foraging techniques and seasonal change of food resources. *Ornithological Science* 1:133-142

Unsicker SB, Baer N, Kahmen A, Wagner M, Buchmann N, Weisser WW (2006) Invertebrate herbivory along a gradient of plant species diversity in extensively managed grasslands. *Oecologia* 150:233-246

Unsicker SB, Kunert G, Gershenzon J (2009) Protective perfumes: the role of vegetative volatiles in plant defense against herbivores. *Current Opinion in Plant Biology* 12:479-485

Unsicker SB, Oswald A, Koehler G, Weisser WW (2008) Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore. *Oecologia* 156:313-324

V

Van Bael SA, Philpott SM, Greenberg R, Bichier P, Barber NA, Mooney KA, Gruner DS (2008) Birds as predators in tropical agroforestry systems. *Ecology* 89:928-934

van Halder I, Barbaro L, Corcket E, Jactel H (2008) Importance of semi-natural habitats for the conservation of butterfly communities in landscapes dominated by pine plantations. *Biodiversity and Conservation* 17:1149-1169

van Halder I, Barbaro L, Jactel H (in press) Conserving butterflies in fragmented plantation forests: are edge and interior habitats equally important? *Journal of Insect Conservation*

Vásquez PA, Grez AA, Bustamante RO, Simonetti JA (2007) Herbivory, foliar survival and shoot growth in fragmented populations of *Aristotelia chilensis*. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 31:48-53

Vehviläinen H, Koricheva J (2006) Moose and vole browsing patterns in experimentally assembled pure and mixed forest stands. *Ecography* 29:497-506

Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K (2007) Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* 152:287-298

Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K (2008) Effects of stand tree species composition and diversity on abundance of predatory arthropods. *Oikos* 117:935-943

Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K, Johansson T, Valkonen S (2006) Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. *Basic and Applied Ecology* 7:1-11

W

Warton DI, Hui FKC (2011) The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology* 92:3-10

Whelan CJ (2001) Foliage structure influences foraging of insectivorous forest birds: An experimental study. *Ecology* 82:219-231

Whelan CJ, Maina GG (2005) Effects of season, understorey vegetation density, habitat edge and tree diameter on patch-use by bark-foraging birds. *Functional Ecology* 19:529-536

Whelan CJ, Wenny DG, Marquis RJ (2008) Ecosystem services provided by birds. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134:25-60

White JA, Whitham TG (2000) Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* 81:1795-1803

Whittingham MJ, Devereux CL (2008) Changing grass height alters foraging site selection by wintering farmland birds. *Basic and Applied Ecology* 9:779-788

Whittingham MJ, Devereux CL, Evans AD, Bradbury RB (2006) Altering perceived predation risk and food availability: management prescriptions to benefit farmland birds on stubble fields. *Journal of Applied Ecology* 43:640-650

Wittstock U, Agerbirk N, Stauber EJ, Olsen CE, Hippler M, Mitchell-Olds T, Gershenson J, Vogel H (2004) Successful herbivore attack due to metabolic diversion of a plant chemical defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:4859-4864

Wold EN, Marquis RJ (1997) Induced defense in white oak: Effects on herbivores and consequences for the plant. *Ecology* 78:1356-1369

Wool D (2005) Differential colonization of host trees by galling aphids: Selection of hosts or selection by hosts? *Basic and Applied Ecology* 6:445-451

Z

Zehnder C, Stodola K, Cooper R, Hunter M (2010) Spatial heterogeneity in the relative impacts of foliar quality and predation pressure on red oak, *Quercus rubra*, arthropod communities. *Oecologia*:1-11

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

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, Berlin

Anonyme (documents d'institution)

CRPF / ONF (2011) La clause de diversification dans la reconstitution après-tempête. www.crpfaquitaine.fr – version du 18 juillet 2011-08-16

ONF (2011) Reconstitution des forêts publiques du plateau landais après la tempête Klaus – Charte de bonnes pratiques – Agence Landes Nord Aquitaine (version mai 2011)

Annexes

**Les modèles mixtes,
les modèles linéaires généralisés
& les modèles mixtes linéaires mixtes généralisés**

"To call in the statistician after the experiment is done may be no more than asking him to perform a post-mortem examination: he may be able to say that the experiment died of." – Sir Ronald Aylmer Fisher

Préambule

Ce chapitre complémentaire est venu s'associer aux travaux précédemment présentés après avoir passé d'innombrables heures dans des bouquins de statistiques, sur des forums, dans les notices d'aide du logiciel R et de ses librairies, ainsi qu'à discuter entre doctorants sur les solutions à trouver pour analyser le plus correctement possible les données issues de nos expérimentations. Je trouvais alors dommage de réduire ce temps considérable de recherches et d'analyses à quelques phrases disséminées dans les méthodes des articles présentés. Ce petit ajout ne se veut pas suffisamment complet pour comprendre l'ensemble de ces types d'analyses statistiques développées dans les différents chapitres mais un éclairage sur ce que j'ai pu en avoir compris au cours de cette thèse.

Introduction

Les jeux de données en écologie et en évolution sont assez souvent éloignés des méthodes présentées et explicitées dans les cours et manuels de statistiques. Les données binaires, comme la présence ou l'absence d'une espèce dans un site, de proportion (taux d'infection ou d'herbivorie) ou de comptage (nombre de plantules émergées) s'éloignent du cadre des données distribuées normalement, hypothèse sur laquelle un grand nombre de tests statistiques "classiques" sont basés.

De plus, la plupart des expérimentations présentent une réplication dans le temps ou dans l'espace, ces réplicats de mesure étant initialement multipliés afin d'affiner les prédictions. Le problème n'est pas la réplication mais sa non-prise en compte dans les modèles statistiques.

Omettre les relations de type spatial et/ou temporel entre les données viole une des hypothèses centrales des modèles linéaires qu'est l'indépendance des individus statistiques. La multiplication des mesures sur un individu, au niveau temporel par exemple, ne fait qu'améliorer la précision du résultat si elle est correctement prise en compte dans les modèles d'analyses. Dans le cas contraire, les analyses peuvent être faussées dans leurs inférences en déclarant comme indépendants des individus statistiques (pseudoréplication), par exemple liés temporellement (mesures répétées) ou spatialement entre eux.

Ont alors été développés plus ou moins récemment des types d'analyses statistiques permettant de remédier à ces problèmes de distribution non normales et de non-indépendance des données. Dans une première partie seront présentés les modèles linéaires mixtes puis nous intéresserons aux modèles linéaires généralisés. Enfin, dans une dernière partie, nous nous intéresserons à leur combinaison en modèles linéaires mixtes généralisés.

I. les modèles linéaires mixtes

Les modèles mixtes ont été définies par ce terme du fait que les variables explicatives intégrées dans le modèle sont un mélange d'effets fixes et aléatoires.

Les effets fixes influencent seulement la moyenne de la variable à expliquer y et sont le plus souvent des traitements expérimentaux qui sont appliqués à chaque unité statistique. Classiquement, le rendement y est mesuré entre parcelles témoin et parcelles où une addition d'engrais a été réalisée : l'effet de la fertilisation est comparé entre les deux parties de la parcelle (Figure 1).

Inversement, les effets aléatoires vont influencer la variance de la variable y . Ils sont comme les effets fixes des variables catégorielles ou continues mais ils se distinguent par le fait que l'on ne s'intéresse pas aux valeurs d'estimation de leurs paramètres (moyenne) mais à la variance qu'ils expliquent. Plus généralement, un effet est aléatoire quand les niveaux observés de ce facteur peuvent être considérés comme piochés aléatoirement dans une population ou un sous-ensemble d'unités représentatives du même environnement. Pour reprendre l'exemple de l'effet de la fertilisation sur le rendement, l'addition d'engrais est réalisée dans plusieurs parcelles afin d'avoir une estimation robuste et la plus précise possible de l'effet de l'engrais sur le rendement. Il convient de répliquer cette "paire" de comparaisons entre parcelles témoin et fertilisée le plus de fois possible.

Cependant, des contraintes expérimentales peuvent induire une dépendance spatiale entre parcelles divisées en deux unités expérimentales. L'expérimentateur va disposer de x parcelles qu'il va diviser en deux parties, l'une va être fertilisée et l'autre non (Figure 1). Il y a donc une dépendance spatiale entre ces deux unités expérimentales puisque chaque paire fertilisé-témoin ainsi constituée appartient à une même parcelle. Un effet parcelle (ou bloc) est associé à ce dispositif expérimental et va influencer sur la variance du rendement entre les différentes parcelles (Figure 1). L'expérimentateur a en effet pu mesurer le rendement lié à l'effet de son engrais dans des parcelles très variables par leur contenu en eau du sol, leur charge en insectes herbivores, la proximité de la nappe phréatique, ... autant de paramètres environnementaux possibles non mesurés initialement mais qui peuvent fortement influencer sur le rendement. Les différences de l'effet de la fertilisation peuvent ainsi varier entre les x parcelles utilisées.

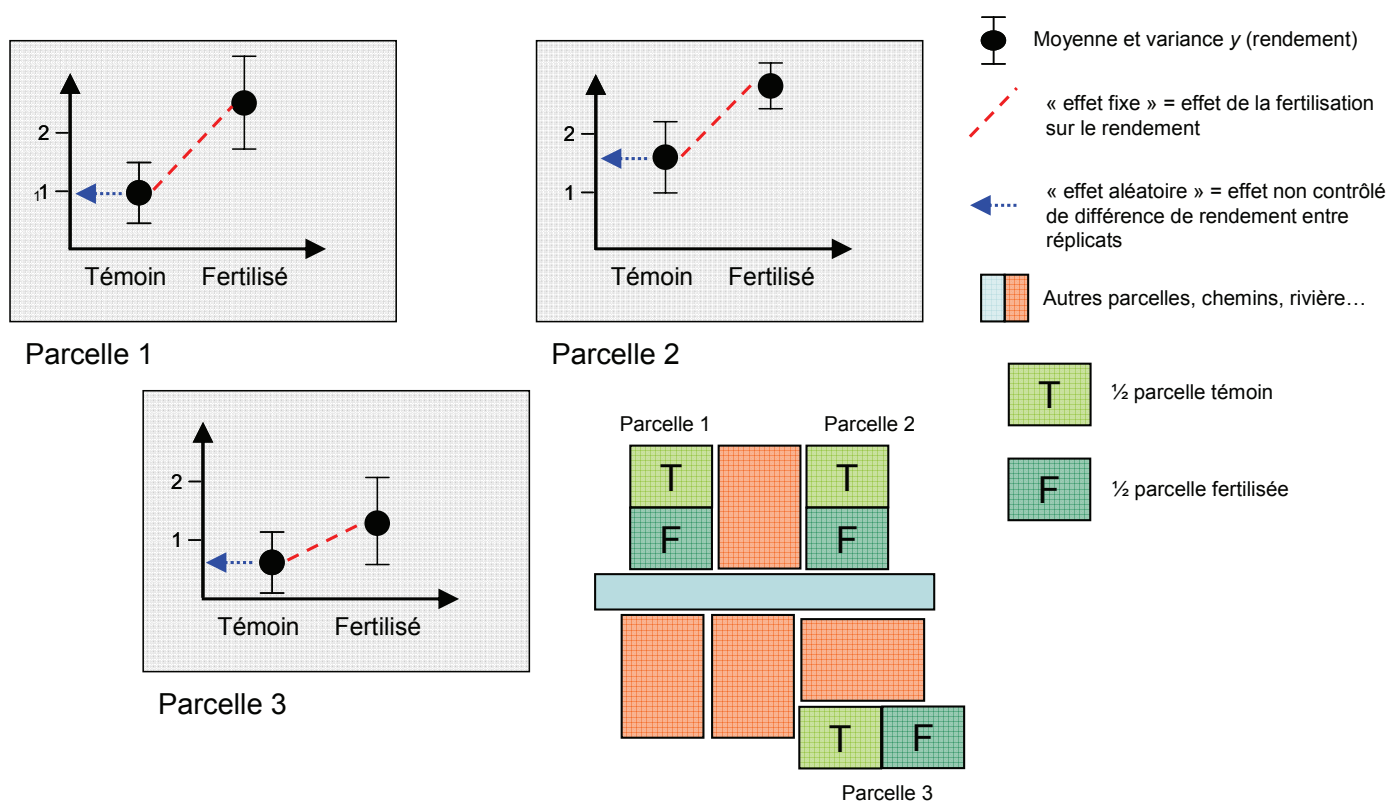


Figure 1. Représentation schématique d'un dispositif expérimental mettant en jeu un effet fixe (fertilisation) et un effet aléatoire lié à la non-indépendance spatiale entre les deux traitements expérimentaux dans une même parcelle.

Les exemples exposés précédemment sont évidemment les plus classiques et renvoient aux notions de tests appariés qui prennent en compte l'appariement spatial de deux ou plusieurs modalités de facteurs, dont on cherche à estimer leur effet sur la moyenne de la variable à expliquer. Il existe cependant bien d'autres domaines que l'agronomie où ces modèles mixtes sont utilisés. De manière générale, les modèles mixtes sont particulièrement intéressants dans le cas de mesures répétées sur des individus au niveau temporel et/ou spatial (dispositifs expérimentaux emboîtés et split-plot).

Un autre grand cas de figures est particulièrement adapté à l'utilisation des modèles mixtes et plus particulièrement des analyses mettant en jeu une variable y mesurée dans un sous-échantillon de populations, comme un ensemble de génotypes. Il est alors souvent impossible de mesurer cette variable y dans toutes les populations donc dans tous les génotypes possibles. Par contre, un nombre suffisant de populations échantillonnées peut permettre de généraliser l'estimation des paramètres à l'ensemble des populations, c'est à dire de faire des inférences sur la distribution des effets dans le sous ensemble de populations à l'ensemble des populations théoriques.

II. les modèles linéaires généralisés

Les modèles linéaires se basent sur des hypothèses de variance constante et d'erreurs normalement distribuées (Figure 2a). Certaines sortes de variables à expliquer sortent régulièrement de ce cadre. Les données de comptage présentent le plus souvent une variance qui va très fortement augmenter avec la moyenne du fait de l'observation d'un nombre important de valeurs nulles (Figure 2 b). Pour les données de proportion, un nombre de succès (ou d'échecs) par rapport à un nombre total d'événements indépendants, la variance va être maximale pour des valeurs intermédiaires de moyenne (Figure 2c). Finalement, les mesures de mortalité d'individus dans le temps présentent des distributions de type *gamma* où la variance augmente très rapidement par rapport à la moyenne (Figure 2d). Tous ces différentes distributions de données possibles, et l'éventail très large des domaines susceptible de fournir ce type de données, ne respectent pas les hypothèses de distribution constante de la variance d'où l'utilisation des modèles linéaires généralisés.

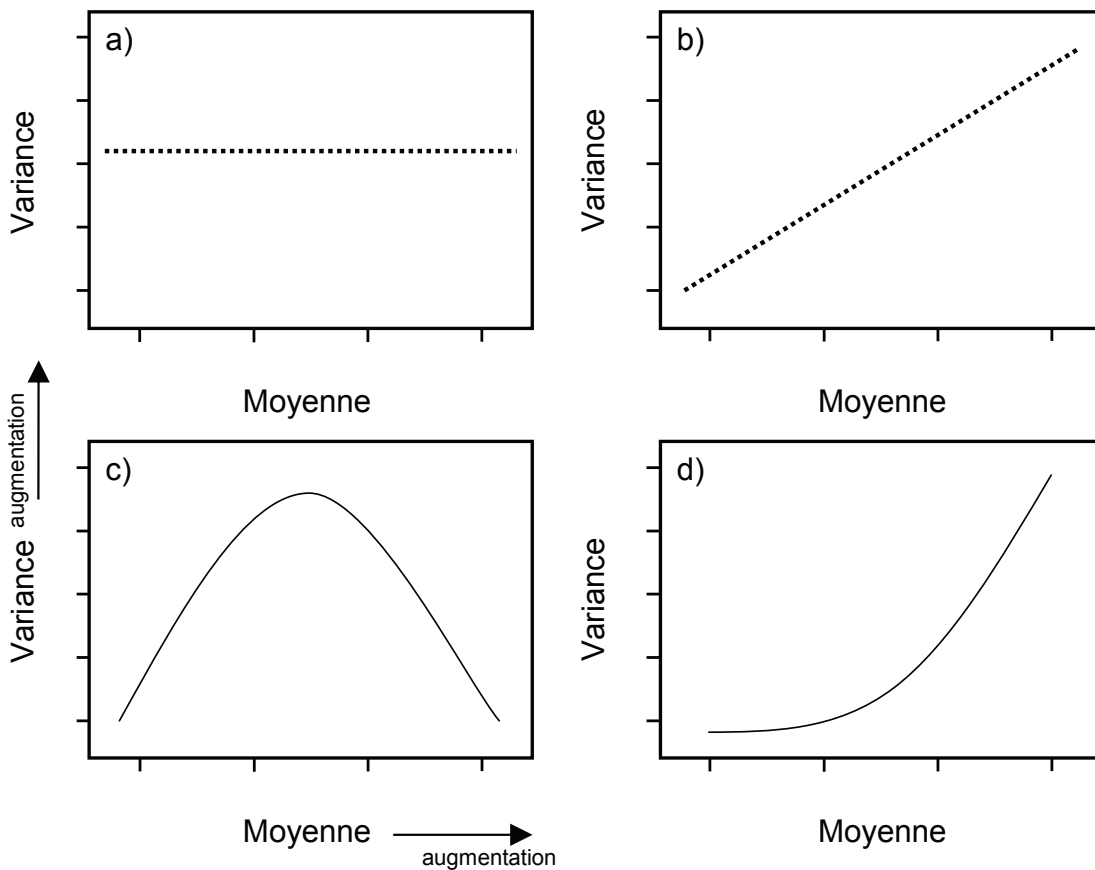


Figure 2. Représentation schématique de quelques types de données expérimentales qui vont présenter a) une distribution dite normale ; et b) des données de comptage (la variance augmente très fortement avec la moyenne), c) de proportion (probabilité de succès sur un nombre total d'évènements indépendants : la variance est maximale pour des valeurs de moyenne intermédiaires), d) des données de distribution de type *gamma* (la variance augmente beaucoup plus vite que la moyenne – cas de surdispersion des données de comptage par exemple) [d'après *The R Book* – Crawley 2007 –Wiley eds.]

Se pose alors la question sur la mise en évidence de non-respect de ces hypothèses pour un jeu de données. Beaucoup d'études se focalisent alors sur la transformation des données (logarithmique, racine, angulaire, ...) qui une fois faites "assurent" l'homogénéité de la variance et la normalité des données.

Une des premières règles est de vérifier la distribution de ses données brutes et éventuellement de s'intéresser aux conséquences des transformations sur ces mêmes données.

Une autre méthode se base sur l'étude des résidus d'un modèle statistique. Les résidus d'un modèle sont la part non expliquée de la variance des données par les variables explicatives introduites dans les modèles statistiques. Dans le cas des modèles linéaires, ces résidus sont supposés normalement distribués avec une moyenne nulle (dans le sens égale à 0) et une certaine variance autour de cette moyenne. S'ils sont distribués normalement, la variance est relativement homogène autour de cette moyenne. L'homogénéité de la variance des résidus se vérifie

graphiquement en observant ces résidus en fonction des données brutes initiales y introduites dans le modèle ("standardised residuals vs. fitted values"), ou encore en comparant l'homogénéité de la variance entre les différents groupes de variables catégorielles ("standardised residuals vs. each individual explanatory variable").

Dans le cas contraire où la distribution des résidus d'un modèle linéaire ne respecterait pas ces hypothèses, plusieurs choix sont alors possibles :

- comme décrite précédemment, l'application d'une transformation sur les données
- une covariable, un facteur, une interaction de facteurs ou encore un terme quadratique de variable explicative a (ont) été omis et laisse(nt) une grande part de la variance non expliquée, ce qui peut expliquer des résidus à distribution agrégée
- utiliser des méthodes statistiques adaptées à des données particulières

III. les modèles linéaires mixtes généralisés

Les données répliquées présentent un emboitement spatial ou temporel impose la déclaration d'effet(s) aléatoire(s) tandis que la non-normalité des erreurs des modèles ainsi qu'une distribution non-constante de la variance préconisent l'utilisation de modèles linéaires généralisés. La combinaison de ces deux violations d'hypothèses des modèles linéaires peut alors s'analyser en utilisant les modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM).

La bonne nouvelle (pour reprendre les termes de Zuur et al. 2009) est que ces familles d'analyses un peu particulières mais récurrentes en biologie sont analysables en utilisant l'extension des modèles linéaires mixtes : les GLMM. Leurs avantages sont donc de spécifier à la fois une distribution des données qui ne respectent pas les conditions d'application des modèles linéaires, mais également des effets de corrélation entre observations ou de structures emboîtées des données (non indépendantes au niveau spatial ou temporel).

"When there is good news, there is often some bad news." Les GLMM sont actuellement à la frontière de la recherche en statistique et les documentations se raréfient quant à leurs conditions d'application et les inférences possibles des résultats. Les auteurs en font alors plus un art qu'une science et préconisent de rester le plus simple possible quant à leur utilisation (en évitant la surparamétrisation) et à leur interprétation.

Pour aller plus loin...

- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24:127-135
- Crawley MJ (2007) *The R Book* (Wiley, Chichester, England)
- *Librairies R = nlme, MASS, lmer, AicModavg, glmmPQL, ...*
- O'Hara RB (2009) How to make models add up – a primer on GLMMs. *Annales Zoologici Fennici* 46:124-137
- Piepho HP, Büchse A, Emrich K (2003) A hitchhiker's guide to mixed models for randomized experiments. *Journal of Agronomy and Crop Science* 189:310-322
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, Berlin
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3-14

Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats

Brice Giffard · Emmanuel Corcket ·
Luc Barbaro · Hervé Jactel

Received: 7 September 2010 / Accepted: 13 July 2011
© Springer-Verlag 2011

Abstract According to the associational resistance hypothesis, neighbouring plants are expected to influence both the insect herbivore communities and their natural enemies. However, this has rarely been tested for the effects of canopy trees on herbivory of seedlings. One possible mechanism responsible for associational resistance is the indirect impact of natural enemies on insect herbivory, such as insectivorous birds. But it remains unclear to what extent such trophic cascades are influenced by the composition of plant associations (i.e. identity of ‘associated’ plants). Here, we compared the effect of bird exclusion on insect leaf damage for seedlings of three broadleaved tree species in three different forest habitats. Exclusion of insectivorous birds affected insect herbivory in a species-specific manner: leaf damage increased on *Betula pendula* seedlings whereas bird exclusion had no effect for two oaks (*Quercus robur* and *Q. ilex*). Forest habitat influenced both the extent of insect herbivory and the effect of bird exclusion. Broadleaved seedlings had lower overall leaf damage within pine plantations than within broadleaved stands, consistent with the resource concentration hypothesis. The indirect effect of bird exclusion on leaf damage was only significant in pine

plantations, but not in exotic and native broadleaved woodlands. Our results support the enemies hypothesis, which predicts that the effects of insectivorous birds on insect herbivory on seedlings are greater beneath non-congeneric canopy trees. Although bird species richness and abundance were greater in broadleaved woodlands, birds were unable to regulate insect herbivory on seedlings in forests of more closely related tree species.

Keywords Tritrophic interactions · Insectivorous birds · Resource concentration hypothesis · Natural enemies hypothesis · Seedling herbivory

Introduction

The relative importance of different mechanisms regulating patterns of insect herbivory in plant communities is still a matter of debate. In particular, insect herbivory is thought to depend on intrinsic plant resistance traits, as a given plant species may experience different rates of herbivory depending on the identity and concentration of neighbouring plants. This is one of the principles of the “associational resistance” theory (Barbosa et al. 2009). Two main hypotheses have been proposed to explain associational resistance: the resource concentration hypothesis and the natural enemies hypothesis (Root 1973; Russell 1989). The resource concentration hypothesis states that the likelihood of a plant being located by herbivores, i.e. its apparency (Karban 2010), is influenced by the relative abundance and the nature of neighbouring plants. In more diverse plant communities, a given host plant is proportionally less frequent and can be hidden by neighbouring non-host plants. The natural enemies hypothesis suggests that richer plant assemblages offer a greater array of

Communicated by Jacqui Shykoff.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s00442-011-2089-7) contains supplementary material, which is available to authorized users.

B. Giffard · L. Barbaro · H. Jactel
UMR1202, BIOGECO, INRA, 33610 Cestas, France

B. Giffard (✉) · E. Corcket
UMR1202, BIOGECO, Université de Bordeaux,
Bâtiment B2, Avenue des Facultés, 33405 Talence, France
e-mail: brice.giffard@gmail.com

complementary food and habitat resources that benefit natural enemies which can, in turn, control herbivores more effectively (Root 1973; Russell 1989).

It has been suggested that the resource concentration hypothesis may account for a significant part in the reduction of damage from specialised herbivores within diverse plant communities (Finch and Collier 2000; Björkman et al. 2010). In particular, the association of non-congeneric plant species with contrasting morphological or semiochemical traits can greatly reduce the ability of host-specific herbivores to locate, colonise and exploit their host plants (Jactel and Brockerhoff 2007). However, while some studies observed clearly reduced insect herbivory in more diverse forests (Jactel and Brockerhoff 2007), others found no clear evidence for this (Vehviläinen et al. 2006). Depending on the presence of host tree species in mixed forest, there can even be an opposite effect (Vehviläinen et al. 2007) that may be attributable to associational susceptibility (Barbosa et al. 2009).

Most previous studies on this subject focussed on canopy trees, but the same issues apply to seedlings and saplings which represent a critical developmental stage for forest regeneration. Interestingly, similarly varying responses of insect herbivory were observed on young trees along tree diversity gradients or underneath other adult tree species, with examples of more (White and Whitham 2000; Schuldt et al. 2010) or less damage (Maetô and Fukuyama 1997; Sobek et al. 2009). Tree seedlings can be expected to experience a higher risk of insect herbivore spillover from conspecific canopy trees (Maetô and Fukuyama 1997; Pigot and Leather 2008), according to the Janzen–Connell hypothesis (Norghauer et al. 2010).

Surprisingly few studies have investigated the role of natural enemies in controlling insect herbivory on tree seedlings along ecological gradients (Riihimäki et al. 2005; Kaitaniemi et al. 2007; Sobek et al. 2009). These provide some support for the occurrence of top-down control of forest insects by natural enemies, which may be tree species-dependent. However, these studies only focused on predatory insects. Vertebrates predators, such as birds (Bock et al. 1992), lizards (Dial and Roughgarden 1995) and bats (Kalka et al. 2008), can significantly reduce populations of herbivorous arthropods and indirectly limit damage and/or promote vegetation growth (Mooney et al. 2010; Mäntylä et al. 2011). However, the indirect effect of predators on plant biomass via a trophic cascade is highly variable due to compensation effects at the herbivore or plant levels (Pace et al. 1999).

In temperate forests, insectivorous birds are among the most important predators of herbivorous insects, especially Lepidoptera and Hymenoptera (Holmes et al. 1979; Glen 2004). Several studies have reported an increase of leaf damage when insectivorous birds were experimentally

excluded using caged plants (Atlegrim 1989; Marquis and Whelan 1994; Sipura 1999; Mazía et al. 2004; Van Bael et al. 2008), whereas others reported more limited effects (Forkner and Hunter 2000; Low and Connor 2003). Insectivorous birds are considered as an element of indirect plant defences (Price et al. 1980) with many documented top-down effects on insect herbivores (Whelan et al. 2008).

The identity of the focal plant species may be important to explain both the influence of natural enemies (Vehviläinen et al. 2008), such as insectivorous birds, and the effect of host concentration on insect herbivory. Plants differ in their physical characteristics (e.g. architecture, foliage structure), which provides insectivorous birds with a wide variety of distinct foraging substrates, which, in turn, may influence trophic cascades (Marquis and Whelan 1996; Whelan 2001). Plant species also present different constitutive defences (Sipura 1999) or volatile organic compounds (Mäntylä et al. 2008) that have been demonstrated to affect both insect herbivory and insectivorous bird foraging.

In this study, we investigated the importance of bird predation and host resource concentration as mechanisms affecting insect herbivory. We designed a manipulative experiment in the Landes de Gascogne forest, the largest pine plantation forest in Europe. Previous studies in such forests have shown that deciduous trees at the understorey level or as remnants of natural forests provide key resources or habitat to several insect and bird taxa in this context of conifer plantations (Barbaro et al. 2005; Brockerhoff et al. 2008; van Halder et al. 2008). To improve the management of planted forests for the benefit of biodiversity, it is therefore important to know more about how stand composition may affect the impact of insect damage on these broadleaved species at their most susceptible developmental stages, i.e. seedlings and saplings (Vásquez et al. 2007).

We tested the effect of the identity of the plant species by comparing the level of insect herbivory on seedlings of three native broadleaved species: silver birch (*Betula pendula*), pedunculate oak (*Quercus robur*) and holm oak (*Q. ilex*). We then examined the resource concentration hypothesis, and, more specifically, the importance of taxonomic similarity between seedlings and canopy tree species, by experimentally planting seedlings of these native broadleaved trees within three forest habitats: native broadleaved, exotic broadleaved, and native conifer habitat. We hypothesised that deciduous seedlings planted within stands composed of conspecific deciduous tree species would experience higher leaf damage than when they are planted into conifer stands. To test the enemies hypothesis, we estimated the effect of removing bird predation on insect herbivory by planting seedlings within bird enclosure cages. We hypothesised that bird predation

would be higher in pine stands where deciduous seedlings represent sources of alternative prey.

Materials and methods

Study site

The study was carried out in the Landes de Gascogne forest, south-western France, a region covered by ca 10,000 km² of planted forests of native maritime pine *Pinus pinaster*. The climate is thermo-Atlantic and soils are podzols established on several meters of sandy deposit. The study sites are located ca 40 km south of Bordeaux (44°44'N, 00°46'W) near the field research centre of the French National Institute for Agricultural Research (INRA). This area is dominated by a mosaic of maritime pine plantations of different ages with small deciduous forest remnants. These woodlands are dominated by native pedunculate oak *Quercus robur* and silver birch *Betula pendula* with scattered holm oaks *Q. ilex*. A few plantations of exotic oak species (red oak *Q. rubra* and Bartram's oak *Q. heterophylla*) also occur in the area. The understorey vegetation is relatively species-poor, due to both nutrient-poor acidic soils and intensive stand management. Dominant understorey species are common bracken (*Pteridium aquilinum*), various herbaceous species such as *Molinia caerulea* and *Pseudarrhenatherum longifolium*, dwarf and common gorse (*Ulex minor*, *U. europaeus*), heather species (*Erica scoparia*, *E. cinerea*, *Calluna vulgaris*), glossy buckthorn (*Frangula alnus*) and European honeysuckle (*Lonicera periclymenum*).

Experimental design

To test for an effect of contrasting forest habitats, we selected 20 stands comprising 6 stands of maritime pine, 6 stands of exotic oaks (*Q. rubra* or *Q. heterophylla*) and 8 native woodlands dominated by *Q. robur* and *B. pendula*. In these 20 stands, we established two experimental units to compare two treatments: control and bird exclusion. Both treatments were located in the same stand but 5–10 m from each other to avoid any potential disturbance by birds foraging in control areas. The bird enclosure was a cage measuring of 100 × 100 × 100 cm fenced off with wire netting (15 × 15 mm mesh). This treatment allowed insects to access seedlings while excluding all insectivorous birds including the smallest species recorded from the experimental plots (wren, *Troglodytes troglodytes*, and firecrest, *Regulus ignicapillus*). In the control treatment, seedlings were left uncaged so that herbivorous insects were left exposed to bird predation. A comparison of the

microclimatic conditions between treatments was undertaken at the beginning of the experiment (using Hobo; Onset Computer, Bourne, USA). This showed that exclusion cages had no significant effect on soil humidity, air temperature and relative humidity (Wilcoxon matched-pairs signed-ranks tests).

In March 2007, two seedlings each of silver birch *B. pendula*, *Q. robur* and *Q. ilex* were transplanted together as an experimental unit of six seedlings. Seedlings were 1 year old and had the same south-western France origin. They were planted ca. 40 cm apart from each other and the position of each species was randomly assigned. Experimental units were protected by an exclusion cage (cage treatment) or left uncaged (control). The same paired design was replicated in the 20 experimental forest stands, for a total of 240 transplanted seedlings (2 seedlings × 3 species × 2 experimental units × 20 stands).

Herbivory measures

Nondestructive assessments of insect herbivory were performed by visual inspection of all leaves on every seedling. Damaged leaf area was estimated using transparent plastic grids of two different mesh sizes (0.25 and 1 cm²). The smaller grid was used on leaves smaller than 6 cm² for greater accuracy. A percentage of leaf area removed (LAR) was calculated for each leaf and averaged per seedling. Intact leaves were recorded as 0% LAR. Within the same unit, the two seedlings of the same species were considered as pseudo-replicates and their herbivory rates were averaged. The response variable was therefore calculated as the percent LAR per species for each experimental unit. Herbivory measures were performed during two growth seasons (2007 and 2008), with assessments in May (early season) and July (mid-season) and a final assessment in September 2008.

Bird censuses

Bird communities were censused in nine of the sampled stands, providing three representative replicates of the three forest habitats. We used the point-count method with two visits during early and late breeding seasons of 2007. We recorded all birds heard and seen during the two 20-min visits and used the maximal abundance across the two visits for a given species to obtain species richness and abundance for each stand (see Barbaro et al. 2005). We classified all the species recorded according to their diet and foraging guild (Barbaro and van Halder 2009), and kept for further analyses only the insectivorous species likely to forage on the experimental seedlings (Electronic Supplemental Material Table S1).

Statistical analyses

To compare herbivory rates between seedling species and forest habitats, linear mixed-model analyses (Pinheiro and Bates 2004) were performed with the procedure *lme* (R software; R Development Core Team 2008) using LAR estimated in the control treatment at each period of assessment as response variables. We used fixed effects for seedling species, forest habitat and their interaction and a random effect for forest stand within forest habitat.

To test the effect of bird exclusion on herbivory rates according to forest habitats, we performed a second set of linear mixed-model analyses. We used fixed effects for forest habitat, bird exclusion treatment and their interaction and a random effect for forest stand within forest habitat. Analyses were performed separately on LAR values for each seedling species and each date of assessment. Repeated-measures analysis was not used to avoid confounding within-year and between-year repeated measures.

In all linear mixed-models, LAR data were arc-sine transformed to meet the assumptions of normality and homoscedasticity, which were verified by graphical analyses and Shapiro–Wilk tests on model residuals. Multiple comparisons were conducted to test for difference between seedling species or forest habitats using Tukey’s HSD test.

Insectivorous bird richness and abundance were analysed by Kruskal–Wallis rank sum tests followed by Behrens–Fisher multiple comparisons to test for difference between the three forest habitats.

Ultimately, we estimated the magnitude of the effect of bird exclusion on LAR in seedlings throughout the 2 years of assessments (i.e. the difference in LAR between control and exclusion cage treatments). We tested how this magnitude varied with seedling species and forest habitat (Nakagawa and Cuthill 2007) by calculating Hedge’s effect size (d) for each combination of seedling species \times forest habitat, using stands within habitat types as replicates. All censuses were pooled following the method proposed by Borenstein et al. (2009) for repeated measurements within a study. For each combination of seedling species \times forest habitat, mean LAR values were averaged across the five census dates. The averaged standard deviation was calculated as the mean standard deviations in each date weighted by the correlation coefficients between dates. The effect size was calculated as:

$$d = J[(X_{BE} - X_{CTL})/S]$$

with X_{BE} representing the mean LAR per species and forest habitat in the bird exclusion treatment, X_{CTL} the mean LAR for the control treatment, S the pooled standard deviation and J a factor that corrects for potential bias due to small sample sizes (Hedges and Olkin 1985). An effect size was considered as significantly different from zero if

its bias-corrected bootstrap confidence interval did not bracket the null value (based on 9,999 iterations). Meta-analyses were carried out using METAWIN 2.0 software (Rosenberg et al. 2000).

Results

Seedling species response to insect herbivory

The three seedling species exhibited significantly different defoliation levels (LAR) in the control treatment for all the five assessment periods over the two study years ($F = 18.64, 45.74, 16.82, 10.26$ and 21.34 , respectively, $P < 0.01$). *Quercus ilex* seedlings were less damaged ($7.5 \pm 0.6\%$ mean LAR \pm SE) than the deciduous species, *Q. robur* ($17.8 \pm 1.1\%$) and *B. pendula* ($20.2 \pm 1.7\%$). The two deciduous species did not show any significant difference in LAR, except in July 2007 when *B. pendula* seedlings were more damaged than *Q. robur* seedlings ($|z| = 3.17$, $P = 0.005$) and in May 2008 when *Q. robur* seedlings were more damaged than *B. pendula* ($|z| = 3.78$, $P = 0.001$). Due to the strong seedling species effect on insect herbivory, further analyses on the effects of forest habitat and bird exclusion were therefore conducted separately for each species.

Effect of forest habitat on insect herbivory

Forest habitat had a significant effect on insect herbivory in the control treatment where birds were not excluded, but this effect differed between the three seedling species and the five periods of assessment. LAR in *B. pendula* seedlings was significantly lower in pine plantations than in exotic and native oak and birch woodlands only in May 2007 (Table 1; Fig. 1). For *Q. ilex* seedlings, no effect of forest habitat on herbivory was detected in 2007, but in May and September 2008 insect herbivory was significantly lower within pine plantations than within native oak and birch woodlands (Fig. 1; Table 1). Herbivory was intermediate within exotic oak woodlands. Forest habitat had a strong effect on herbivory for *Q. robur* seedlings in 2007, LAR being consistently lower within pine plantations than within native oak woodlands (Fig. 1; Table 1). Again herbivory rates were intermediate within exotic oak woodlands. These trends persisted in May and July 2008, but differences were not significant because of large between-stand variations.

Effect of forest habitat on insectivorous bird communities

Forest habitat had a significant effect on insectivorous bird richness and abundance (Kruskal–Wallis $H = 6.83$,

Table 1 Results of Tukey's HSD tests of the effects of forest habitat on leaf area removed (LAR %) by herbivorous insects for three seedling species

Date	Forest habitat	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus ilex</i>
May 2007	Pine versus native	0.55	2.54*	0.15
	Pine versus exotic	1.49	1.80	1.26
	Exotic versus native	1.05	0.62	1.50
July 2007	Pine versus native	0.80	2.54*	1.86
	Pine versus exotic	0.43	2.09	1.68
	Exotic versus native	1.26	0.30	0.06
May 2008	Pine versus native	2.59**	2.11	2.44*
	Pine versus exotic	3.96***	1.92	0.41
	Exotic versus native	1.64	0.07	2.00
July 2008	Pine versus native	1.38	2.00	2.29
	Pine versus exotic	0.46	1.70	1.48
	Exotic versus native	0.82	0.17	0.71
September 2008	Pine versus native	1.65	0.34	3.23**
	Pine versus exotic	0.72	0.11	1.28
	Exotic versus native	0.83	0.22	1.87

Values show $|z|$ -statistics for each comparison

Pine pine plantations, *Native* native deciduous woodlands, *Exotic* exotic deciduous woodlands

* $P < 0.05$

** $P < 0.01$

*** $P < 0.001$

$P = 0.033$ and $H = 6.54$, $P = 0.038$, respectively). More bird species and individuals occurred in exotic and native deciduous woodlands than in pine plantations (multiple comparisons all significant, $P < 0.001$). Native deciduous woodlands had the highest mean richness ($R \pm SE$) and abundance ($A \pm SE$) of insectivorous birds ($R = 14.7 \pm 0.7$ and $A = 29.0 \pm 2.0$), exotic deciduous woodlands were intermediate ($R = 13.3 \pm 0.3$ and $A = 23.3 \pm 1.3$), whereas pine plantations had the lowest richness and abundance ($R = 9.7 \pm 0.3$ and $A = 19.5 \pm 0.6$).

Effect of bird exclusion on insect herbivory

For *B. pendula* seedlings, mixed-models analyses showed that herbivory rates in the bird exclusion treatment were significantly higher than in the control treatment in July 2007 and May 2008 (Table 2). Values of LAR were about 50% higher in July 2007 and twice as high in May 2008, and, although non-significantly, apparently higher in the bird exclusion treatment at the other assessment periods (Fig. 2). For none of the five periods of herbivory measure was the bird enclosure \times forest habitat interaction term significant, indicating that these two effects operate independently of each other. Bird predation, therefore, contributed to reduced insect herbivory in birch seedlings. In contrast, we never observed any significant effect of bird exclusion on insect herbivory in *Q. robur* and *Q. ilex* seedlings (Table 2), except in May 2007 on *Q. robur* seedlings. The bird enclosure \times forest habitat interaction term was significant due to a significant effect of forest habitat on herbivory in the control treatment (see Table 1) with no significant effect of bird enclosure.

Overall effect of forest habitat on bird insectivory

Insect herbivory on the three seedling species showed different responses to bird exclusion when data for all assessment periods were pooled (Fig. 3a). In *B. pendula* seedlings, LAR was significantly higher in bird exclusion cages than in control treatment ($d_+ = 0.55$ with bias CI = 0.34–0.69) indicating that bird predation reduced insect herbivory throughout the 2 years of measures. For the two oak species, there was no significant effect of bird exclusion on LAR ($d_+ = -0.02$ with bias CI = -0.31 to 0.51 for *Q. robur* and $d_+ = 0.16$ with bias CI = -0.24 to 0.35 for *Q. ilex*).

Forest habitat also influenced the effect of bird exclusion on insect herbivory in a similar way for the three seedling species as they shared the same gradient of response with higher bird insectivory within pine plantations than within native and exotic deciduous stands (Fig. 3b). Within pine plantations, bird exclusion had a significant effect on insect herbivory with higher damage in bird exclusion cages irrespective of the seedling species ($d_+ = 0.56$ with bias CI = 0.40–0.77). Conversely, there was no significant effect of bird exclusion in native ($d_+ = 0.24$ with bias CI = -0.05 to 0.55) or exotic deciduous woodlands ($d_+ = 0.14$ with bias CI = -0.49 to 0.33), irrespective of the seedling species (Fig. 3b).

Discussion

The resource concentration hypothesis

Our results provide new experimental evidence for the importance of resource concentration in the regulation of

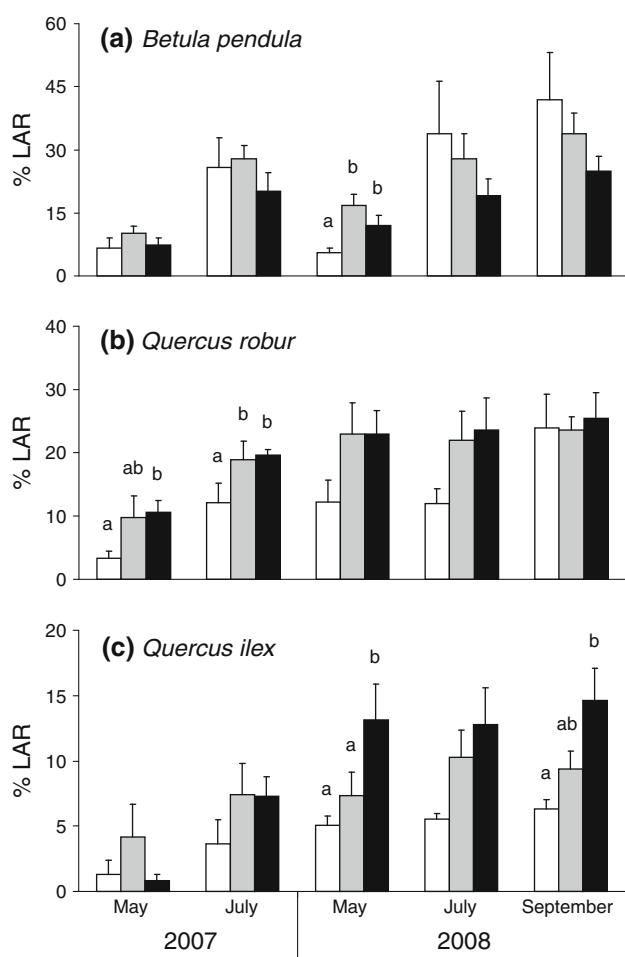


Fig. 1 Mean (+SE) percent leaf area removed (% LAR) by insects in control treatment on **a** *Betula pendula*, **b** *Quercus robur* and **c** *Quercus ilex* seedlings planted in pine plantations (white bars), exotic woodlands (grey bars) and native woodlands (black bars) at the five assessment dates. Analyses were performed separately for each seedling species and each assessment date and different letters above bars indicate significant differences between forest habitats (at $P < 0.05$)

insect herbivory, a mechanism of associational resistance (Root 1973). For the three broadleaved species tested, seedlings under non-broadleaved canopy trees (maritime pines) were less damaged than those planted within stands of broadleaved tree species. These results are consistent with previous observations of lower insect damage on seedlings or saplings grown in mixed stands than in pure stands of the same canopy species (Batzer et al. 1987; Keenan et al. 1995), and with decreased insect damage on beech and *Acer* saplings with higher abundance of conspecific adult trees (Maetô and Fukuyama 1997; Pigot and Leather 2008; Sobek et al. 2009). The Janzen–Connell hypothesis predicts that seedlings growing close to mother trees suffer from more damage or higher mortality than seedlings growing farther away (Lemen 1981; Norghauer et al. 2010). The resource concentration hypothesis also

predicts that specialised herbivores are more likely to find a host plant in stands where this particular species is more abundant (Root 1973). Our results are consistent with both hypotheses: insect herbivory on seedlings was higher beneath a canopy of congeneric trees (i.e. on oak seedlings within native deciduous woodlands dominated by oaks) and lower when the host plant abundance decreased (i.e. on oak seedlings within pine plantations).

It is noteworthy that we observed the most significant associational resistance in *Quercus* seedlings which is a genus abundant in the canopy of deciduous woodlands. By contrast, associational susceptibility was the least in *B. pendula*, a species much less frequent in the study area. Seedlings of this rare species probably recruited mainly generalist herbivores, which could increase the risk of associational susceptibility (White and Whitham 2000). Associational susceptibility seems to be most prevalent when the herbivore species is highly polyphagous because generalist herbivores may benefit from mixed forests with multiple host tree species, whereas specialist herbivores are limited by the amount of suitable host trees (Jactel and Brockerhoff 2007). Oak seedlings were more likely to be colonised by specialised oak feeders, which could have led to increased associational resistance.

The natural enemies hypothesis

Associational resistance may also be provided by natural enemy populations which benefit from greater resources provided by plant associations and can therefore provide control of herbivores more effectively (Russell 1989; Barbosa et al. 2009). Changes in the composition of dominant canopy species assemblages or along tree diversity gradients have been shown to increase species richness and abundance of natural enemies such as predatory ants (Riihimäki et al. 2005), staphylinids (Vehviläinen et al. 2008) or birds (Greenberg et al. 1997). In tropical agroecosystems, arthropod abundance decreased when bird species richness increased (Philpott et al. 2009), and bird predation is enhanced by higher floristic diversity (Perfecto et al. 2004). Our study also provides experimental evidence of the natural enemies hypothesis since the more diversified association between seedlings and canopy species (broadleaved tree seedlings within pine stands) resulted in more intense bird predation. Surprisingly, in our experiment, pine plantations had lower insectivorous bird richness and abundance compared to deciduous woodlands, although we found a higher effect of bird predation in pine plantations than in deciduous woodlands. Some authors found no difference in indirect effect of insectivorous birds on plant damage within different forest stand types while bird abundance varied significantly between stands (Greenberg et al. 2000; Barber and Marquis 2009).

Table 2 Mixed-model analyses for the effect of bird exclusion (BE) and forest habitat (FH) on leaf area removed (LAR %) by herbivorous insects on three seedling species (*B. pendula*, *Q. robur* and *Q. ilex*)

Date	Treatment	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus ilex</i>
May 2007	FH	1.25	2.83	1.04
	BE	0.45	0.23	2.80
	FH × BE	0.02	3.67*	0.99
July 2007	FH	2.43	2.06	4.11*
	BE	6.32*	2.24	0.04
	FH × BE	1.20	0.44	1.24
May 2008	FH	2.97	3.47	7.11**
	BE	8.65**	0.01	0.83
	FH × BE	0.56	0.16	0.05
July 2008	FH	1.59	1.61	5.10*
	BE	0.03	1.79	0.49
	FH × BE	0.75	0.75	0.13
September 2008	FH	8.10**	0.05	5.14*
	BE	0.02	0.04	0.79
	FH × BE	2.42	0.31	0.30

Values show *F*-statistics for each model

* $P < 0.05$

** $P < 0.01$

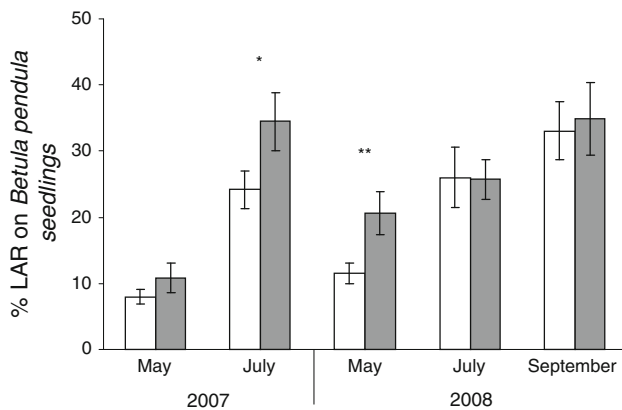


Fig. 2 Mean (\pm SE) percent leaf area removed (% LAR) by insects in control (white bars) and bird exclusion (grey bars) treatments on *Betula pendula* seedlings, irrespective of the forest habitat. Asterisks above bars indicate significant differences between treatments (** $P < 0.01$, * $P < 0.05$)

Conversely, González-Gómez et al. (2006) found that bird insectivory on seedlings, as measured by larval predation, was similar in exotic pine plantations and native forest fragments although bird abundance was lower in plantations. We hypothesised that broadleaved tree seedlings may have provided new feeding resources for insectivorous birds in the pine stands. Conversely, in deciduous woodlands where insect herbivores are likely to be more abundant, the effect of bird predation may have been weakened by a dilution process.

Effect of seedling identity on trophic cascades

In our study, the effects of insectivorous birds affected insect herbivory in the three seedling species differently,

and irrespective of the observed effect of contrasting forest habitat. Bird exclusion led to a significant increase of insect herbivory on *B. pendula* seedlings whereas no effect was detected for the two oak species, *Q. robur* and *Q. ilex*. The identity of the plant species is therefore important as it influences the indirect effect of bird predation. Bird predation decreased insect leaf damage on many woody species such as *Vaccinium myrtillus* (Atlegrim 1989), *Quercus alba* (Marquis and Whelan 1994) or *Nothofagus pumilio* (Mazía et al. 2004). Conversely, no effect of bird predation on insect herbivory was detected on *Quercus prinus* and *Q. rubra* (Forkner and Hunter 2000) or *Salix lemnii* (Low and Connor 2003). To explain these differences, it has been proposed that bird predation effects would be negligible for plant species that show low average herbivore load. Insectivorous birds seem to prefer foraging on trees where arthropods are more abundant (Bridgeland et al. 2010) and then respond in a density-dependent way to herbivore population dynamics (Sipura 1999). Our results are consistent with this hypothesis: bird predation effect is stronger on *B. pendula* seedlings which were on average more damaged than the oak species. Antiherbivore defences may also dampen the indirect effect of predators: the effect of bird insectivory was stronger on *Salix phylicifolia* than on *S. myrsinifolia*, a willow species with higher concentrations of phenolic glycosides and hence lower insect abundance (Sipura 1999). In our study, the evergreen species *Q. ilex* was less damaged than the deciduous species. Species with long-lifespan leaves are less palatable because of important allocation to antiherbivore defences (Crawley 1989). On the contrary, pioneer species such as *B. pendula* are characterised by low investment in constitutive plant defences (Coley et al. 1985). Mäntylä et al. (2008) also showed that

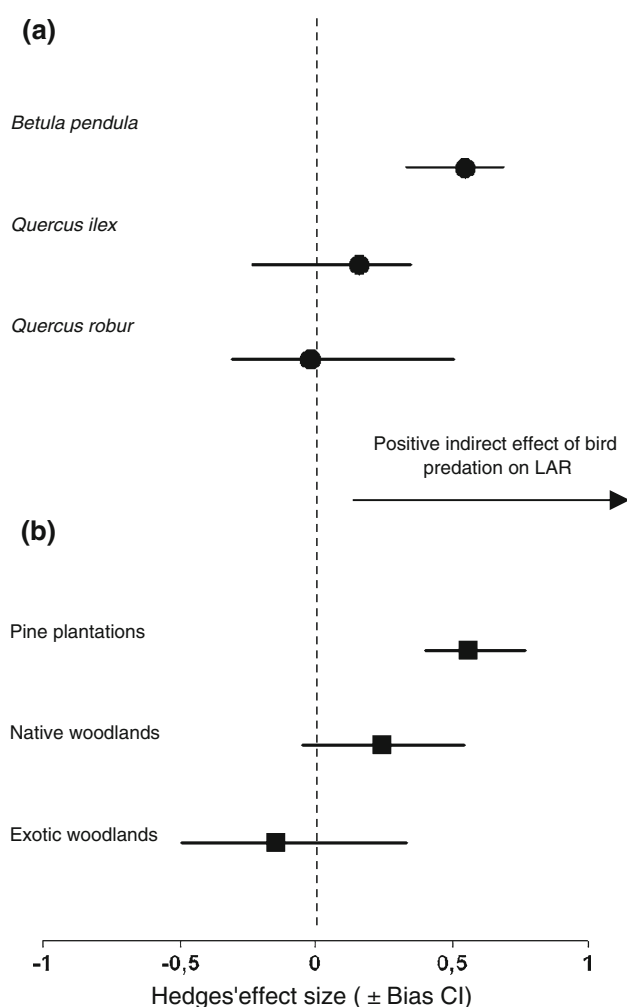


Fig. 3 Mean (\pm bias-corrected bootstrap confidence interval) effect size of bird exclusion on leaf area removed (LAR), **a** by seedling species irrespective of the forest habitat and **b** by forest habitat irrespective of the seedling species. A positive effect size indicates higher LAR in the bird exclusion treatment than in control (i.e. true bird predation effect) and was considered significant if the confidence interval did not bracket zero

leaves of *Betula pubescens* can release volatile organic compounds and have lower light reflectance as result of insect damage. These olfactory and visual cues are used by insectivorous birds and may explain why they prefer foraging on highly damaged plants. Lastly, birch seedlings are taller than the two oak species, with longer and less dense branches. This crown architecture may have provided insectivorous birds with easier access to insect prey since avian foraging intensity is highly dependent on foliage structure (Robinson and Holmes 1984; Marquis and Whelan 1996; Whelan 2001).

Bird exclusion clearly increased defoliation on *B. pendula* seedlings when all the herbivory assessments were pooled. However, when the five assessments were analysed separately, it appeared that bird exclusion effect showed an

important temporal variation. For both years, significant bird exclusion effect was mainly observed during early- and mid-season of vegetation (July 2007 and May 2008). Again, this might be a density-dependent response since, during this period, the abundance peak of insect larvae matched with the bird breeding season when food demand for fledglings is the highest (Holmes 1990). On the other hand, *Betula pendula* leaves are known to be subjected to early leaf abscission when severely damaged (Giertych et al. 2006), which suggests a lack of accuracy in damage assessment in autumn.

Our study is one of the first providing experimental evidence of associational resistance to insect herbivory in tree seedlings. It gives support to both the natural enemies hypothesis, since bird predation was more effective in the more diverse association of seedling and canopy species (broadleaved seedlings under conifers), and the resource concentration hypothesis, since the lowest insect herbivory level was observed in seedling species planted under non-congeneric canopy species. Furthermore, our results underline the importance of considering both the identity of focal plant species and the composition of habitats as determinants of the occurrence of trophic cascades.

Acknowledgments We thank Fabrice Vetillard and Pierre Menesieu for their help with constructing cages and the set-up of field experiments and Paul Tourneur and Amandine Blanc for assistance in the field. The authors declare that the experiments performed in this study comply with the current laws of France. Brice Giffard was supported by a grant from the French Ministry of Higher Education and Research. We thank Eckehard G. Brockerhoff, Christopher J. Whelan and one anonymous reviewer for invaluable comments on previous versions of the manuscript.

References

- Atlegrim O (1989) Exclusion of birds from bilberry stands—impact on insect larval density and damage to the bilberry. *Oecologia* 79:136–139
- Barbaro L, Pontcharraud L, Vetillard F, Guyon D, Jactel H (2005) Comparative responses of bird, carabid, and spider assemblages to stand and landscape diversity in maritime pine plantation forests. *Ecoscience* 12:110–121
- Barbaro L, van Halder I (2009) Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography* 32:321–333
- Barber NA, Marquis RJ (2009) Spatial variation in top-down direct and indirect effects on white oak (*Quercus alba* L.). *Am Midl Nat* 162:169–179
- Barbosa P, Hines J, Kaplan I, Martinson H, Szczepanec A, Szendrei Z (2009) Associational resistance and associational susceptibility: having right or wrong neighbors. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:1–20
- Batzer HO, Benzie JW, Popp MP (1987) Spruce budworm damage in aspen/balsam fir stands affected by cutting methods. *North J Appl For* 4:73–75

- Björkman M, Hambäck PA, Hopkins RJ, Rämert B (2010) Evaluating the enemies hypothesis in a clover-cabbage intercrop: effects of generalist and specialist natural enemies on the turnip root fly (*Delia floralis*). *Agric For Entomol* 12:123–132
- Bock CE, Bock JH, Grant MC (1992) Effects of bird predation on grasshopper densities in an Arizona grassland. *Ecology* 73:1706–1717
- Borenstein M, Hedges LV, Higgins JPT, Rothstein HR (2009) Introduction to meta-analysis, 1st edn. Wiley, Chichester
- Bridgeland WT, Beier P, Kolb T, Whitham TG (2010) A conditional trophic cascade: birds benefit faster growing trees with strong links between predators and plants. *Ecology* 91:73–84
- Brockerhoff EG, Jactel H, Parrota JA, Quine CP, Sayer J (2008) Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodivers Conserv* 17:925–951
- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS III (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895–899
- Crawley MJ (1989) Insect herbivores and plant-population dynamics. *Annu Rev Entomol* 34:531–564
- Dial R, Roughgarden J (1995) Experimental removal of insectivores from rain forest canopy: direct and indirect effects. *Ecology* 76:1821–1834
- Finch S, Collier RH (2000) Host-plant selection by insects—a theory based on ‘appropriate/inappropriate landings’ by pest insects of cruciferous plants. *Entomol Exp Appl* 96:91–102
- Forkner RE, Hunter MD (2000) What goes up must come down? Nutrient addition and predation pressure on oak herbivores. *Ecology* 81:1588–1600
- Giertych MJ, Karolewski P, Zytowski R, Oleksyn J (2006) Differences in defence strategies against herbivores between two pioneer tree species: *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. and *Betula pendula*. *Roth. Pol J Ecol* 54:181–187
- Glen DM (2004) Birds as predators of lepidopterous larvae. In: Van Emden HF, Rothschild M (eds) *Insect and Bird Interactions*. Intercept, Andover, pp 89–108
- González-Gómez P, Estades CF, Simonetti JA (2006) Strengthened insectivory in a temperate fragmented forest. *Oecologia* 148:137–143
- Greenberg R, Bichier P, Angon AC, MacVean C, Perez R, Cano E (2000) The impact of avian insectivory on arthropods and leaf damage in some Guatemalan coffee plantations. *Ecology* 81:1750–1755
- Greenberg R, Bichier P, Angon AC, Reitsma R (1997) Bird populations in shade and sun coffee plantations in Central Guatemala. *Conserv Biol* 11:448–459
- Hedges LV, Olkin I (1985) *Statistical methods for meta-analysis*. Academic, New York
- Holmes RT (1990) Ecological and evolutionary impacts of bird predation on forest insects: an overview. *Stud Avian Biol* 13:6–13
- Holmes RT, Schultz JC, Nothnagle P (1979) Bird predation on forest insects: an enclosure experiment. *Science* 206:462–463
- Jactel H, Brockerhoff EG (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecol Lett* 10:835–848
- Kaitaniemi P, Riihimäki J, Koricheva J, Vehviläinen H (2007) Experimental evidence for associational resistance against the European pine sawfly in mixed tree stands. *Silva Fenn* 41:259–268
- Kalka MB, Smith AR, Kalko EKV (2008) Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science* 320:71
- Karban R (2010) Neighbors affect resistance to herbivory—a new mechanism. *New Phytol* 186:564–566
- Keenan R, Lamb D, Sexton G (1995) Experience with mixed species rainforest plantations in North Queensland. *Commonw For Rev* 74:315–321
- Lemen C (1981) Elm trees and elm leaf beetles—patterns of herbivory. *Oikos* 36:65–67
- Low C, Connor EF (2003) Birds have no impact on folivorous insect guilds on a montane willow. *Oikos* 103:579–589
- Maetô K, Fukuyama K (1997) Mature tree effect of *Acer mono* on seedling mortality due to insect herbivory. *Ecol Res* 12:337–343
- Mäntylä E, Alessio GA, Blande JD, Heijari J, Holopainen JK, Laaksonen T, Piirtola P, Klemola T (2008) From plants to birds: higher avian predation rates in trees responding to insect herbivory. *Plos ONE* 3:e2832
- Mäntylä E, Klemola T, Laaksonen T (2011) Birds help plants: a meta-analysis of top-down trophic cascades caused by avian predators. *Oecologia* 165:143–151
- Marquis RJ, Whelan CJ (1994) Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75:2007–2014
- Marquis RJ, Whelan CJ (1996) Plant morphology and recruitment of the third trophic level: subtle and little-recognized defenses? *Oikos* 75:330–334
- Mazia CN, Thomas K, Enrique JC (2004) Interannual changes in folivory and bird insectivory along a natural productivity gradient in northern Patagonian forests. *Ecography* 27:29–40
- Mooney KA, Gruner DS, Barber NA, Van Bael SA, Philpott SM, Greenberg R (2010) Interactions among predators and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:7335–7340
- Nakagawa S, Cuthill IC (2007) Effect size, confidence interval and statistical significance: a practical guide for biologists. *Biol Rev* 82:591–605
- Norghauer JM, Grogan J, Malcolm JR, Felfili JM (2010) Long-distance dispersal helps germinating mahogany seedlings escape defoliation by a specialist caterpillar. *Oecologia* 162:405–412
- Pace ML, Cole JJ, Carpenter SR, Kitchell JF (1999) Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol Evol* 14:483–488
- Perfecto I, Vandermeer JH, Bautista GL, Nuñez GI, Greenberg R, Bichier P, Langridge S (2004) Greater predation in shaded coffee farms: the role of resident neotropical birds. *Ecology* 85:2677–2681
- Philpott SM, Soong O, Lowenstein JH, Pulido AL, Lopez DT, Flynn DFB, DeClerck F (2009) Functional richness and ecosystem services: bird predation on arthropods in tropical agroecosystems. *Ecol Appl* 19:1858–1867
- Pigot AL, Leather SR (2008) Invertebrate predators drive distance-dependent patterns of seedling mortality in a temperate tree *Acer pseudoplatanus*. *Oikos* 117:521–530
- Pinheiro J, Bates D (2004) *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer, New York
- Price PW, Bouton CE, Gross P, McPherson BA, Thompson JN, Weis AE (1980) Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu Rev Ecol Syst* 11:41–65
- R Development Core Team (2008) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, V. Austria, ISBN:3-900051-07-0, <http://www.R-project.org>
- Riihimäki J, Kaitaniemi P, Koricheva J, Vehviläinen H (2005) Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia* 142:90–97
- Robinson SK, Holmes RT (1984) Effects of plant-species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. *Auk* 101:672–684
- Root RB (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol Monogr* 43:95–124
- Rosenberg MS, Adams DC, Gurevitch J (2000) *Metawin: statistical software for meta-analysis, version 2.0*. Sinauer, Sunderland
- Russell EP (1989) Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environ Entomol* 18:590–599

- Schuldt A, Baruffol M, Böhnke M, Bruelheide H, Härdtle W, Lang AC, Nadrowski K, Von Oheimb G, Voigt W, Zhou H, Assmann T (2010) Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *J Ecol* 98:917–926
- Sipura M (1999) Tritrophic interactions: willows, herbivorous insects and insectivorous birds. *Oecologia* 121:537–545
- Sobek S, Scherber C, Steffan-Dewenter I, Tschamntke T (2009) Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia* 160:279–288
- Van Bael SA, Philpott SM, Greenberg R, Bichier P, Barber NA, Mooney KA, Gruner DS (2008) Birds as predators in tropical agroforestry systems. *Ecology* 89:928–934
- van Halder I, Barbaro L, Corcket E, Jactel H (2008) Importance of semi-natural habitats for the conservation of butterfly communities in landscapes dominated by pine plantations. *Biodivers Conserv* 17:1149–1169
- Vásquez PA, Grez AA, Bustamante RO, Simonetti JA (2007) Herbivory, foliar survival and shoot growth in fragmented populations of *Aristotelia chilensis*. *Acta Oecol* 31:48–53
- Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K (2007) Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* 152:287–298
- Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K (2008) Effects of stand tree species composition and diversity on abundance of predatory arthropods. *Oikos* 117:935–943
- Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K, Johansson T, Valkonen S (2006) Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. *Basic Appl Ecol* 7:1–11
- Whelan CJ (2001) Foliage structure influences foraging of insectivorous forest birds: an experimental study. *Ecology* 82:219–231
- Whelan CJ, Wenny DG, Marquis RJ (2008) Ecosystem services provided by birds. *Ann NY Acad Sci* 1134:25–60
- White JA, Whitham TG (2000) Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* 81:1795–1803

Chapitre 30

Réseaux trophiques cascade plante-phytophage-prédateur et interactions végétales



Emmanuel Corcket¹, Brice Giffard² et René Sforza³

¹ Université de Bordeaux, UMR1202 BioGeCo (INRA-Université de Bordeaux), avenue des Facultés, 33405 Talence cedex, France.

² INRA, UMR1202 BioGeCo (INRA-Université de Bordeaux), 69 route d'Arcachon, 33612 Cestas cedex, France.

³ USDA-ARS-European Biological Control Laboratory, Campus International de Baillarguet CS90013 Montferrier sur Lez, 34988 St-Gely du Fesc, France.

Introduction

Les relations trophiques plantes-insectes ne se limitent pas à la simple interaction entre ces deux types d'organismes. Elles intègrent une variété d'interactions, trophiques ou non, liées à la complexité et la diversité de la biocénose. Ainsi, les insectes sont soumis à des relations de prédation, de parasitisme ou de concurrence, qui peuvent modifier l'intensité de leurs interactions trophiques avec les plantes. Les interactions avec la végétation et les interactions entre les végétaux peuvent aussi influencer les relations plantes-insectes par différents processus.

Les relations trophiques entre organismes peuvent être abordées de manière spécifique, en s'intéressant à chacun des multiples taxons présents dans l'écosystème. Elles peuvent aussi être abordées de manière plus globale en regroupant les taxons en unités fonctionnelles, que ce soient des niveaux trophiques¹, des guildes² ou des groupes fonctionnels³.

¹ ensemble d'espèces rassemblées par un même type de nutrition.

² ensemble d'espèces qui exploitent une ressource commune et cela avec un mode opératoire similaire.

30.1. Architecture des réseaux trophiques

Les interactions trophiques dans les biocénoses peuvent être appréhendées de manière relativement simple *via* la notion de chaîne alimentaire, qui décrit un enchaînement linéaire d'organismes qui se consomment successivement. Cette approche est légitime lorsque l'on considère les interactions entre grands groupes d'organismes ou niveaux trophiques (par exemple, l'enchaînement producteurs primaires–herbivores–prédateurs), lorsque l'on est confronté à des organismes monophages qui ne consomment donc que le niveau trophique immédiatement inférieur (Paine, 1980) ou lorsque l'on s'intéresse à une sous partie des interactions trophiques de la biocénose en isolant quelques organismes-clé. Cette suite linéaire d'interactions trophiques se complexifie et se ramifie dès lors que l'on considère que les consommateurs puissent être généralistes (Paine, 1980) et que l'on prend en compte la diversité en organismes d'une biocénose. On obtient alors de multiples chaînes alimentaires qui s'entrecroisent, formant un ensemble de relations unidirectionnelles de type « mangeur-mangé » appelé réseau trophique. Les relations « mangeurs-mangés » s'entendent au sens large, puisqu'aux relations de prédation peuvent s'ajouter les relations de parasitisme.

L'architecture des réseaux trophiques traduit l'organisation des interactions trophiques dans ce réseau, et donc ses caractéristiques intrinsèques. La représentation graphique des réseaux s'effectue généralement sous forme de nœuds symbolisant les organismes et de flèches reliant les nœuds de niveaux trophiques différents. Un réseau est caractérisé aussi bien par le nombre de ses nœuds, donc des organismes qui le composent, que par leur connectivité (Figure 30-1). La connectivité du réseau est le nombre d'interactions trophiques réalisées divisé par le nombre d'interactions potentielles (Pimm *et al.*, 1991). Il s'agit donc de deux fois le nombre d'interactions observées divisé par le nombre d'espèces au carré (S^2) si l'on admet qu'il puisse y avoir des relations de cannibalisme dans le réseau trophique (consommation d'individus de la même espèce), ou divisé par $S(S-1)$ si l'on exclue les relations trophiques intraspécifiques. La longueur d'un réseau correspond au nombre maximal de liaisons successives existant entre ses organismes.

Les réseaux trophiques peuvent être soit centrés sur un organisme ou un groupe d'organismes, soit sur un habitat ou un groupe d'habitats (Pimm *et al.*, 1991). Les réseaux « source » incluent les organismes étudiés, ainsi que tous les organismes qui les consomment. Les réseaux « puits » incluent les organismes étudiés, ainsi que tous les organismes mangés par ces organismes. Enfin, les réseaux à l'échelle de la communauté ne sont pas centrés sur un groupe d'organismes mais sur un habitat dans lequel sont décrites les relations trophiques existant entre tous les organismes de cet habitat.

L'intensité des interactions n'est pas équivalente entre tous les organismes du réseau trophique : certains organismes ont une influence prépondérante sur les autres organismes du réseau alors que d'autres organismes montrent des interactions faibles. Théoriquement, la suppression d'un organisme ayant des fortes interactions altère toute la chaîne trophique alors que la suppression d'un organisme ayant de faibles interactions ne perturbe pas la chaîne trophique (Paine, 1980). L'intensité des interactions trophiques est liée à la densité de l'organisme, à son comportement alimentaire; c'est donc une notion potentiellement variable au cours du temps du fait de la phénologie des organismes, ou du fait de variations environnementales (Paine, 1980). Ceci suggère que même des organismes montrant des interactions faibles à un moment donné pourraient avoir une influence à moyen ou long terme non négligeable sur la biocénose. Ainsi, au sein d'un réseau trophique, il est possible de distinguer des modules (ou compartiments), c'est-à-dire des unités fonctionnelles composées d'organismes aux interactions particulièrement nombreuses et/ou fortes et susceptibles de

³ ensemble d'espèces comportant des caractéristiques biologiques similaires et occupant une fonction similaire dans l'écosystème.

montrer une forte coévolution (Prado et Lewinsohn, 2004). Il s'agit en général de types de ressources végétales et des consommateurs associés. Les organismes constituant un module apparaissent et disparaissent de manière concomitante (Paine, 1980).

Les réseaux trophiques possèdent des propriétés émergentes issues de leurs caractéristiques élémentaires (longueur, connectivité, intensité des interactions, Pimm *et al.*, 1991). Ainsi, la transitivité est la répercussion d'une variation quantitative de certains organismes sur les autres organismes du réseau trophique. La transitivité dépend de la longueur du réseau : plus il est long, plus la transmission trophique des variations de populations d'une espèce s'atténuera d'un bout à l'autre du réseau. En outre, moins un réseau est connecté, c'est-à-dire plus les organismes sont spécialisés, plus la variation d'un maillon de la chaîne trophique sera susceptible d'influencer les maillons suivants. De même, plus l'intensité des relations est forte entre les organismes, plus une variation d'abondance d'un organisme se répercutera sur le reste du réseau.

Le type d'architecture des réseaux a une forte influence sur les interactions trophiques dans la biocénose et est également susceptible d'influencer de manière significative le fonctionnement du milieu (Thébault et Loreau, 2003). Le degré de spécialisation des herbivores, le type de mécanisme régulant les populations d'herbivores (disponibilité en ressources végétales ou présence de prédateurs), la présence de plantes non comestibles constituent notamment autant de facteurs qui sont susceptibles de faire varier les biomasses en herbivores, donc les biomasses végétales et, en supposant que les plantes soient en compétition pour les nutriments, la fertilité du milieu.

30.2. Regroupement des espèces au sein d'un réseau trophique

30.2.1. Niveaux trophiques

La distinction en niveaux trophiques permet d'obtenir un niveau d'intégration supérieur en regroupant les êtres vivants ayant une place similaire dans la chaîne alimentaire. Le niveau trophique d'un organisme dans une chaîne peut se définir comme étant le nombre de maillons précédents l'organisme dans la chaîne plus un (Pimm *et al.*, 1991). Les niveaux typiquement distingués sont les décomposeurs, les producteurs primaires, les consommateurs primaires (herbivores, ou phytophages) et les consommateurs d'ordres supérieurs (prédateurs puis superprédateurs). Les consommateurs d'ordres supérieurs sont réduits *sensu stricto* aux seuls carnivores, mais peuvent regrouper *sensu lato* les parasitoïdes, les parasites, les pathogènes et les prédateurs (les « PPPP » selon Polis, 1999).

Les relations trophiques s'effectuent entre deux niveaux successifs de la chaîne alimentaire, excepté pour les décomposeurs et les omnivores qui se nourrissent chacun de plusieurs niveaux trophiques différents. Le rattachement d'un organisme à un niveau trophique est délicat dans le cas des omnivores mais aussi au fur et à mesure que l'on s'élève dans la chaîne trophique (Paine, 1980), la prise alimentaire pouvant relever d'un certain opportunisme et cibler des organismes de niveaux trophiques différents.

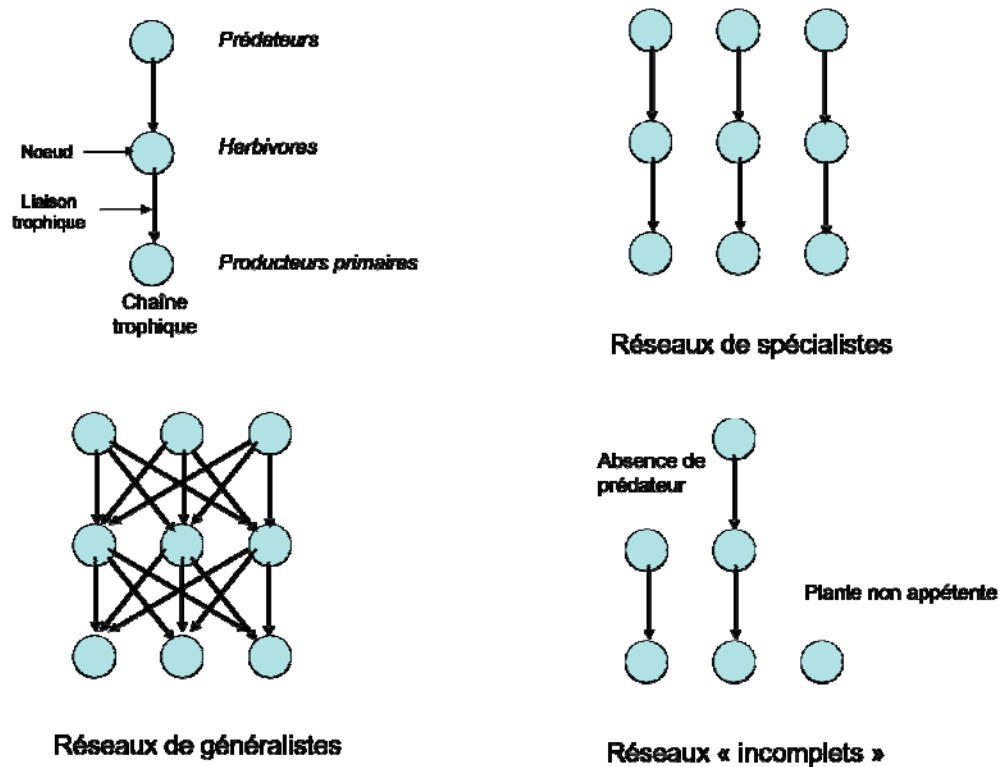


Figure 30-1. Architecture des réseaux trophiques.

30.2.2. Groupes fonctionnels de végétaux

Pour aborder le fonctionnement des écosystèmes, les organismes peuvent aussi être regroupés selon la similarité de leurs caractéristiques biologiques. Cette démarche part du principe qu'il existe une certaine redondance fonctionnelle au sein des communautés d'organismes (Gitay *et al.*, 1996), et que des organismes avec des caractéristiques biologiques similaires auront des rôles similaires dans la communauté. Une approche par groupe permet donc d'avoir une vision simplifiée et synthétique du fonctionnement d'un écosystème.

L'approche fonctionnelle a été particulièrement développée pour les végétaux : les plantes se regroupent en groupes biologiques, aux caractéristiques biologiques (ou « traits fonctionnels ») similaires, et peuvent constituer des groupes de réponses, c'est-à-dire des groupes répondant de la même manière à un processus de l'écosystème comme la perturbation par les herbivores (Lavorel *et al.*, 1997). Les groupes de réponses à l'herbivorie sont classiquement des plantes annuelles, de petite taille, avec une forte aptitude à la dispersion par graines (Lavorel *et al.*, 1997). Certains auteurs font état de caractéristiques biologiques différentes, qui convergent avec l'adaptation à la contrainte dans les écosystèmes c'est-à-dire avec des stratégies de résistance au stress, telles qu'un faible taux de croissance, un port prostré, des feuilles coriaces ou riches en composés secondaires (Oksanen et Ranta, 1992). Ces traits de réponse proviennent essentiellement de l'étude de l'herbivorie par les vertébrés et les groupes de réponse à l'herbivorie par les invertébrés ont été peu explorés.

30.2.3. Guildes d'insectes

Chez les animaux, une guildes est définie comme un groupe d'espèces qui exploitent un type de ressources similaires d'une manière similaire. Cette entité va alors regrouper plusieurs espèces sans tenir compte de leur position taxinomique mais seulement du fait que leurs niches écologiques se recouvrent de façon importante. Le concept de guildes permet alors de simplifier l'étude des communautés, tout en ayant une approche beaucoup plus fine que par simple niveau trophique. En effet, une même guildes va être représentée dans plusieurs communautés et ainsi permettre une comparaison au niveau de la diversité, de la biomasse entre plusieurs biotopes (Root, 1967).

Les guildes de phytophages sont établies notamment en fonction des types de dégâts causés sur les végétaux. La nomenclature du Programme International de Coopération sur l'évaluation et le suivi des effets de la pollution atmosphérique sur les forêts distingue toute une série de classes d'insectes phytophages (Eichhorn *et al.*, 2006). Parmi ceux-ci, les défoliateurs internes ou externes ingèrent le tissu foliaire dans sa totalité. Les squeletteuses ne consomment que le parenchyme foliaire et laissent les nervures intactes. Ces insectes appartiennent à des familles éloignées (Hyménoptères ou encore Coléoptères). Les mineuses (larves d'Hyménoptères, Diptères ou de Lépidoptères) se développent à l'intérieur des tissus foliaires et les consomment partiellement. D'autres guildes sont également définies et entraînent des déformations des feuilles sans en affecter fortement le fonctionnement : certaines espèces, au stade de nymphose ou pour se protéger des prédateurs, vont enrouler les feuilles sur elles-mêmes ou encore les déformer (ex. : cigarié de la vigne), d'autres tels que les formeurs de galles (ou galligènes) entraînent la formation d'excroissances foliaires sur les arbres au cours de leur cycle de développement (larves d'Hyménoptères, famille des Cynipidés, mais également des Lépidoptères).

La typologie des guildes de phytophages proposée par Mattson *et al.* (1988) classent les guildes selon leur impact potentiel sur la plante hôte. Les guildes ayant les impacts les plus bénins sont les galligènes (Cynipidés, Cecidomyidés, Psyllidés, Adelgidés). Parmi les défoliateurs, certains ont relativement peu d'impact (Diprionidés, Géométridés, Lasiocampidés, Lymantriidés, Tortricidés) alors que d'autres, touchant soit des feuilles de mi-saison ou à la fois des feuilles de l'année et de l'année précédente, engendrent des dégâts importants (Arctiidés, Lymantriidés, Notodontidés, Saturniidés, Diprionidés). Les suceurs de sève (Aphididés, Coccidés, Diaspididés, Cicadidés) engendrent eux aussi des dégâts potentiellement importants (Figure 30-2). Il est à préciser que la transmission d'agents phytopathogènes par certains insectes piqueurs-suceurs accroît leur impact négatif sur leur plante-hôte (voir Chapitre 31 sur la vécation). Enfin les mineurs (Buprestidés, Curculionidés, Scolitidés, Cerambycidés, Sésiidés) forment une guildes particulièrement dommageable pour les plantes lorsqu'elle touche les racines et la tige principale.



Figure 30-2. Prélèvements de sève par les larves et adultes de *Lygaeus equestris* (Hemiptera, Lygaeidae) sur *Vincetoxicum nigrum* (Asclepidaceae) (photo R. Sforza).

30.2.4. Guildes d'oiseaux

En s'intéressant à l'avifaune associée aux forêts de chêne en Californie (*Quercus douglasii* et *Q. lobata* [Fagaceae]), Root (1967) décrit un ensemble d'espèces qui forment une guildes par leur mode de nutrition. Celles-ci recherchent un même type de proies, de petits insectes qui se nourrissent sur les feuilles de chêne, mais se différencient en fonction du mode de capture de ces proies. Certaines vont plutôt être en vol stationnaire ou en vol d'approche rapide de la proie alors que d'autres espèces vont se déplacer de branches en branches à la recherche de leur nourriture.

Mac Nally (1994) complète cette description succincte des guildes d'oiseaux et décrit dix groupes fonctionnels en fonction des activités dominantes des individus recensés dans ses observations en forêt australienne. En se basant sur ces observations, les oiseaux européens sont alors distingués en guildes des granivores comme les pinsons *Fringilla coelebs* (Fringillidae) ou les Columbides, des nectarivores et des carnivores. Dans cette dernière guildes, les techniques de captures ainsi que les strates de végétation utilisées par les oiseaux vont permettre ainsi de distinguer, par exemple, les chasseurs en vol (Apodidés ou Hirundinidés), les oiseaux qui vont plonger sur leurs proies depuis un perchoir (rouge-gorge *Erithacus rubecula* [Muscicapidae]), ou encore les glaneurs qui vont rechercher leurs proies sur les feuilles, le tronc ou le sol (mésanges *Parus* sp. [Paridae]). D'autres espèces vont également sonder le sol pour y déterrer leur nourriture (Turdidés).

30.3. Cascades trophiques plantes-herbivores-prédateurs

30.3.1. Définition et propriétés des cascades trophiques

En 1960, Hairston *et al.* énoncent les bases de ce qui sera ensuite défini comme la théorie du « monde vert ». Selon cette théorie, les populations d'herbivores sont limitées par la quantité de ressources à disposition, qui correspond à l'énergie fixée par les végétaux par photosynthèse, et par l'action des prédateurs (au sens large). Les prédateurs vont donc indirectement empêcher la déplétion totale des communautés végétales par les consommateurs primaires et donc maintenir un « monde vert ». Cette théorie s'applique préférentiellement dans les aires indigènes de tous les organismes connectés.

Dans la théorie d'exploitation des écosystèmes (Oksanen *et al.*, 1981), ces relations plantes-herbivores-prédateurs sont considérées comme dynamiques, et susceptibles de changer selon l'environnement, c'est-à-dire selon la productivité du milieu. En effet, en milieu peu fertile, la végétation sera limitante et réglera les populations d'herbivores (régulation « ascendante ») alors qu'en milieu fertile, une ressource primaire importante permettra le développement de populations d'herbivores nombreuses et par conséquent d'une population de prédateurs importante. Ainsi, ce sont les prédateurs qui réguleront les populations d'herbivores (régulation « descendante »).

Polis (1999) énonce six hypothèses en accord avec ces deux précédentes théories, c'est-à-dire six facteurs susceptibles de limiter les populations d'herbivores et leur impact sur la biomasse végétale : i) la faible digestibilité et la présence de défenses secondaires des végétaux (les végétaux ne sont pas des agents passifs face à l'herbivorie) ; ii) la limitation des populations d'herbivores par la quantité de ressource végétale ; iii) les contraintes abiotiques engendrant un stress pour les organismes animaux (température, disponibilité en eau) ; iv) l'hétérogénéité spatiale et temporelle de la relation consommateur-ressource ; v) les interactions négatives entre herbivores (intra- et interspécifiques) ; vi) la pression en « PPPP », prédateurs, parasites, parasitoïdes et pathogènes.

En 1980, le concept de cascade trophique est utilisé pour la première fois par Paine bien que déjà suggéré par Hairston *et al.* en 1960. Les cascades trophiques sont schématisées par des patrons inversés d'abondance et de biomasse sur plus de deux niveaux le long de la chaîne trophique. Plus précisément, dans le cas de trois niveaux trophiques, une abondance forte de prédateurs va entraîner une abondance plus faible des consommateurs intermédiaires herbivores et une augmentation des populations de producteurs primaires ou végétaux (voir Figure I-3). Inversement, l'exclusion provoquée ou la disparition des prédateurs aboutit à une forte augmentation des populations d'herbivores et une régression de la biomasse végétale. La quantification de l'impact de la prédation par l'avifaune sur les arthropodes nécessite un mécanisme d'exclusion (cages) qui empêche les oiseaux de consommer leur proie. Certaines expérimentations ont également manipulé la densité de ce type de prédateurs en installant des nichoirs ou des perchoirs afin d'entraîner une augmentation contrôlée des populations de prédateurs.

La notion de cascade trophique est basée notamment sur les hypothèses de hiérarchie des espèces (une espèce A mange l'espèce B, mais l'espèce B ne peut pas manger l'espèce A), et de spécificité trophique (l'espèce A mange uniquement l'espèce B) (Pimm *et al.*, 1991) Les cascades trophiques excluent de fait les chaînes alimentaires contenant des omnivores et les réseaux trophiques de généralistes (Polis *et al.*, 2000).

Beaucoup d'études ont cherché à mettre en évidence cette cascade trophique, c'est-à-dire l'impact indirect des prédateurs sur les producteurs primaires, aussi bien dans les forêts tropicales ou tempérées, en milieux prairiaux ou encore en agrosystèmes.

Deux méta-analyses successives ont cherché à mettre en évidence, en s'appuyant sur des études expérimentales, la prévalence des cascades trophiques en écosystèmes terrestres (Halaj et Wise, 2001 ; Schmitz *et al.*, 2000). Leurs résultats mettent clairement en évidence un impact indirect positif des prédateurs sur la végétation par la régulation des populations d'herbivores. Plus précisément, l'exclusion des prédateurs entraîne une augmentation des populations d'herbivores puis une augmentation des dommages sur les végétaux. Cet accroissement des dégâts va se répercuter sur les performances des producteurs primaires au niveau de leur croissance et de leur reproduction.

La transitivité des cascades trophiques correspond à la transmission des interactions trophiques entre niveaux trophiques successifs. On observe parfois de forts effets des carnivores sur les herbivores, mais peu d'effet indirect sur les plantes suggérant de fortes défenses anti-herbivores pour les plantes (Schmitz *et al.*, 2000). La transmission de l'effet « prédateur » le long de la cascade trophique n'est donc pas forcément régulière, ce qui pourrait notamment expliquer la variabilité des cascades trophiques observée en milieu terrestre.

30.3.2. Complexification des systèmes à trois niveaux trophiques

L'hétérogénéité au sein d'un réseau trophique ainsi que les particularités individuelles des espèces (comportements, guildes, stratégies fonctionnelles) et des communautés (assemblages d'espèces en présence, redondances fonctionnelles, disparition/introduction d'espèces) complexifient singulièrement le fonctionnement trophique de l'écosystème. Suite à la théorie du « monde vert » (Hairston *et al.*, 1960), la notion de cascade trophique est passée d'une échelle spécifique qui correspond à une conception linéaire et simplifiée des interactions trophiques, à une échelle plus complexe incorporant cette fois-ci toute la gamme des interactions existant à l'intérieur des trois niveaux trophiques et aboutissant à la notion de « cascade à l'échelle de la communauté » (Polis *et al.*, 2000).

a) Niveau prédateur

Les prédateurs peuvent montrer deux types d'interactions négatives entre eux : la concurrence intragilde, et la prédation de l'un sur l'autre qui se traduit par un rallongement de la chaîne trophique. Ainsi, les super-prédateurs peuvent réguler les populations d'herbivores de manière indirecte en consommant les prédateurs de premier ordre. Ce processus a été démontré chez les vertébrés, avec le loup comme super-prédateur et le coyote comme prédateur de premier ordre (Berger *et al.*, 2008). Les conséquences sur la végétation ne sont encore qu'hypothétiques, et la cascade trophique complète à quatre niveaux n'est pas encore démontrée.

La diversité des guildes de prédateurs et des interactions entre guildes d'Arthropodes peut entraîner de fortes variations de cascades trophiques. Ainsi, dans les montagnes rocheuses nord-américaines, une cascade trophique a été mise en évidence, composée d'oiseaux insectivores qui consomment, sur des plants de *Pinus ponderosa* (Pinaceae), des pucerons (*Cinara schwarzii* [Sternorrhyncha, Aphididae]), des chenilles de Lépidoptères et des Orthoptères. La cascade oiseaux insectivores–pucerons–pin se complexifie par la présence d'autres guildes telles que les araignées chasseuses, prédatrices des pucerons et autres insectes phytophages, et de fourmis *Formica podzolica* (Hymenoptera, Formicidae) qui entretiennent des relations de mutualisme avec les pucerons, mais pas avec les autres insectes phytophages. L'exclusion des oiseaux insectivores entraîne des conséquences différentes sur la cascade trophique en fonction du type de relations entre les phytophages et les fourmis. Ainsi, l'absence d'oiseaux engendre une augmentation des populations d'araignées qui ne subissent plus de prédation. La prédation par ces araignées compensant celle par les oiseaux, les populations de chenilles de Lépidoptères et d'Orthoptères restent stables. En revanche, les fourmis protègent les pucerons de la prédation par les araignées chasseuses ; l'exclusion des

oiseaux permet donc une augmentation des populations de pucerons qui n'ont alors plus de prédateurs (Mooney et Linhart, 2006).

Le niveau « prédateur » peut également être complexifié par la présence sporadique d'individus nouveaux. Ainsi, l'arrivée d'oiseaux migrateurs augmente les effets de régulation descendante exercée par les prédateurs sur la chaîne trophique (Van Bael *et al.*, 2008).

b) Niveau phytophage

Une même ressource végétale peut être l'hôte d'une grande variété de guildes d'herbivores (Figure 30-4), qui peuvent avoir des influences très différentes dans la dynamique des populations de la plante-hôte. Dans le cadre de la lutte biologique contre la centaurée diffuse (*Centaurea diffusa* [Asteraceae]), une Astéracée invasive en Amérique du Nord, treize espèces d'insectes d'origine eurasiatique furent relâchées entre 1970 et 1990 (Smith, 2004). Compte tenu de la forte production de graines de cette espèce, ce sont des espèces granivores qui furent initialement introduites. Néanmoins, la centaurée a continué de s'étendre. Dans les années 1990, furent sélectionnés des coléoptères, dont les larves radicales tuaient les rosettes de centaurée, et les adultes défoliaient et donc réduisaient la croissance des plantes. Cette guildes de phytophages, et notamment *Larinus minutus* (Coleoptera, Curculionidae), eut une action spectaculaire et efficace de régulation des populations de centaurée (Seastedt *et al.*, 2003).

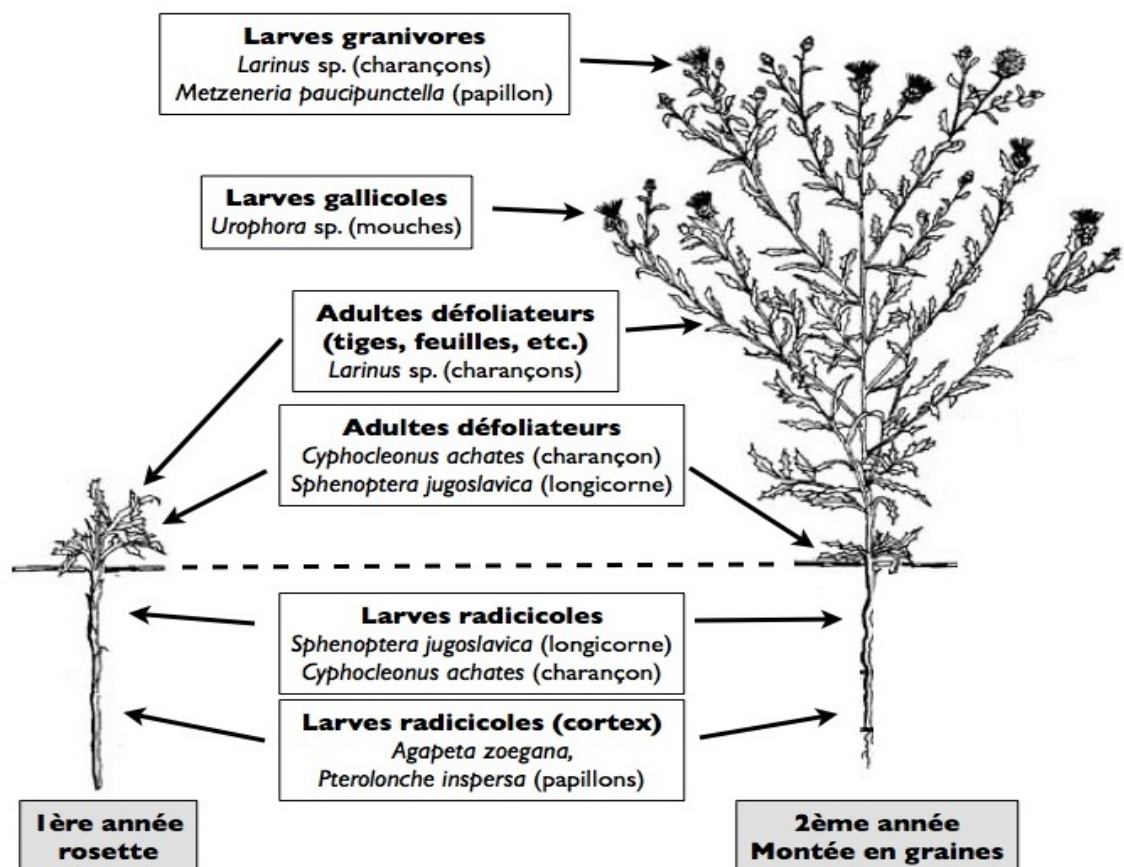


Figure 30-4. Spécialisation des insectes phytophages sur la centaurée diffuse (*Centaurea diffusa*) aux stades rosette et plante fleurie (d'après Sforza [2009]).

c) Niveau végétal

Les cascades trophiques sont également susceptibles de varier, au sein d'une même communauté, en fonction de l'espèce végétale cible. Des différences d'architecture et de structure foliaire, mais également de composition chimique ou de caractéristiques constitutives, vont influencer les phytophages mais également les comportements des prédateurs. Ces différences de caractéristiques biologiques végétales peuvent être dues à des facteurs environnementaux ou génétiques.

Sipura (1999) compare les densités d'insectes phytophages et les dommages foliaires sur des plants de deux espèces de saules lorsque les oiseaux insectivores sont exclus ou non. Bien que morphologiquement très proches, ces deux espèces diffèrent par leur composition chimique foliaire : *Salix myrsinifolia* (Salicaceae) présente en effet des concentrations en composés phénoliques 50 fois supérieures à *S. phylicifolia*.

Comme attendu, l'exclusion des oiseaux insectivores entraîne une augmentation des populations d'insectes défoliateurs chez les deux espèces : cependant, les densités d'insectes et les dégâts associés sont beaucoup plus importantes sur *S. phylicifolia*, peu défendue par des composés secondaires constitutifs. La cascade trophique, ou l'effet des prédateurs, est alors beaucoup plus intense chez cette espèce : la densité d'insectes et leur appétence induite par leur concentration en composés secondaires végétaux vont attirer préférentiellement les oiseaux insectivores. De plus, les dommages foliaires étant beaucoup plus élevés sur les feuilles de *S. phylicifolia*, les oiseaux insectivores vont repérer ces dégâts et les associer à des sites de prospection plus favorables pour leurs proies par rapport à *S. myrsinifolia*.

A l'échelle interspécifique, dans la forêt des Landes de Gascogne (Sud-Ouest de la France), une cascade trophique oiseaux insectivores – insectes phytophages - plantules forestières a été mise en évidence en première année d'expérimentation sur des plantules de bouleau. Par contre, les plants de chêne pédonculé ou de chêne vert ne montrent pas de différence significative de surface foliaire impactée en fonction de l'exclusion ou non des oiseaux insectivores (Giffard *et al.*, 2008).

d) Exemple d'un réseau plante-phytophage-parasitoïde-prédateur

Chaque phytophage présente une cohorte d'ennemis naturels (prédateurs, parasitoïdes) qui régule son activité d'herbivorie (Figure 30-5). Il s'installe alors des relations croisées au sein du réseau, soit par effet direct, soit par effet indirect. L'exemple présenté ici s'articule autour des cochenilles, comme ravageurs primaires de la vigne. Selon l'espèce de cochenille nuisible, un ou plusieurs parasitoïdes de type B peuvent coexister dans le vignoble avec des distributions spatio-temporelles variables. Ces parasitoïdes de type B selon qu'ils sont oophages ou larvaires n'entreront pas en compétition entre eux. De même les prédateurs qui sont de type généraliste, interagissent très peu entre eux, car les cochenilles sont une source de nourriture parmi d'autres disponibles chez les Hémiptères (cicadelles, aleurodes, thrips,...). Dans ce réseau, les fourmis jouent un rôle particulier bien connu, car fortement associées aux cochenilles et autres Hémiptères (Gullan, 1997 ; Sforza, 2008) qu'elles protègent de leurs ennemis naturels en échange du prélèvement de miellat. Cependant, les fourmis directement en contact avec les prédateurs et les parasitoïdes des cochenilles phytophages jouent également un rôle sur la densité de ces derniers : la présence de fourmis peut négativement impacter la densité de parasitoïdes B (impact variable selon les espèces) mais positivement accroître la densité de prédateurs car favorisant la densité de cochenilles présentes (Daane *et al.*, 2007). Il y a donc un effet non négligeable des fourmis au sein du réseau trophique général et cet effet est majoritairement bénéfique pour la plante (Styrsky et Eubanks, 2007).

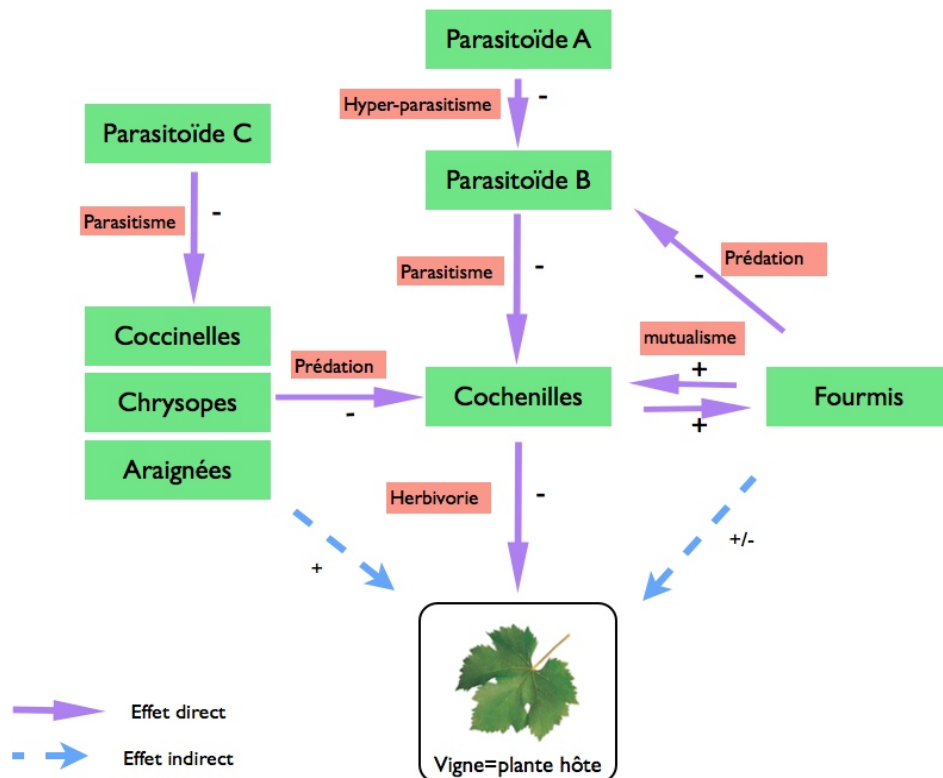


Figure 30-5. Schéma d'un réseau plante-phytophage-parasitoïde-prédateur (René Sforza).

30.3.3. Modulations de la cascade trophique

L'existence des cascades trophiques étant établie, l'enjeu est maintenant de comprendre leur dynamique spatiale et temporelle. Les facteurs intervenant dans leur régulation semblent relativement bien identifiés (Polis *et al.*, 2000) et se discriminent selon leur nature biotique ou abiotique, ou selon l'échelle d'appréhension interne ou externe à la communauté considérée (Mooney, 2007). Les facteurs biotiques, généralement internes à la communauté, sont l'autorégulation au sein des groupes d'organismes (guildes, niveaux trophiques), la régulation entre niveaux trophiques, la qualité et la quantité de ressources disponibles. Les facteurs abiotiques peuvent être internes à la communauté lorsqu'il s'agit de facteurs stationnels (liés à l'habitat) ou externes lorsqu'il s'agit de facteurs paysagers (Polis *et al.*, 2000). Cependant, la connaissance des mécanismes sous-jacents à ces facteurs écologiques est encore insuffisante et ne permet donc pas toujours de prédire la direction de la régulation de la cascade.

a) Facteurs biotiques de régulation des cascades

Les populations animales appartenant à un même niveau trophique peuvent s'autoréguler *via* leurs relations trophiques (prédation intragilde voire cannibalisme) ou leurs interactions négatives telles que l'interférence par la concurrence ou par certains comportements comme la territorialité (Polis *et al.*, 2000). Si l'autorégulation trophique est spécifique des carnivores, l'interférence touche tous les niveaux de consommateurs y compris les herbivores. L'autorégulation engendre des effets négatifs sur la cascade trophique lorsqu'elle concerne les prédateurs puisqu'elle diminue la régulation exercée sur les populations d'herbivores et augmente donc les dommages subis par les plantes.

Parmi les régulations entre niveaux trophiques, les conséquences sur la cascade sont moins nettes. Certaines régulations ont un impact négatif sur la cascade trophique, suite aux défenses induites par les herbivores d'une part, ou suites à une grande complexité du réseau trophique atténuant l'intensité des cascades d'autre part. D'autres régulations engendrent des effets positifs ou négatifs selon les études, comme l'omnivorie, les réponses éthologiques, ou la compétition apparente.

La concentration de ressources (Root, 1967) c'est-à-dire la quantité relative de plante-hôte par rapport à la quantité totale de végétation, est un paramètre important pour les herbivores spécialistes. Ainsi, plus cette concentration est importante, plus ils auront de facilité à trouver leur ressource trophique et à y rester. Au niveau des communautés végétales, l'hypothèse de concentration des ressources stipule que les systèmes « simplifiés », à bas niveau de diversité végétale ou d'équitabilité, sont plus soumis aux pressions d'herbivores spécialistes.

b) Facteurs abiotiques

Les facteurs abiotiques sont également susceptibles d'influencer fortement les cascades trophiques (Polis *et al.*, 2000).

La température et les nutriments jouent un rôle important dans de nombreuses relations plantes-herbivores, notamment avec des plantes aquatiques comme la fougère *Salvinia molesta* (Salviniaceae) (Briese, 2004) ou la jacinthe d'eau, *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) (Heard et Winterton, 2000). Ces derniers ont montré que les performances en termes de développement larvaire et donc de consommation de la plante-hôte, étaient plus élevées chez les charançons *Neochetina* sp. (Coleoptera, Curculionidae) (particulièrement *N. bruchi*) quand la plante croissait dans un milieu très riche en composés azotés et phosphatés. Ce qui fit prédire aux auteurs une meilleure performance de *N. bruchi* comme agent de lutte biologique en milieu eutrophisé.

En écosystème terrestre, Willis, Ash et Groves (1995) et Dhileepan, Setter et McFadyen (2000) ont montré que le stress hydrique est un facteur important des interactions plantes-herbivores.

En ce qui concerne les nutriments, les relations entre plantes et insectes ont été bien étudiées le long de gradients de fertilité mais les études qui ont cherché à mettre en évidence l'influence de la fertilité sur l'ensemble de la cascade trophique sont rares et présentent des résultats contradictoires. Sur des plants de *Populus deltoides* (Salicaceae), Hartvigsen, Wait et Coleman (1995) ont étudié l'influence respective de la fertilisation et de la présence de prédateurs sur les performances des plants et des insectes herbivores introduits (un acarien *Tetranychus urticae* [Tetranychidae]). Les performances en croissance des plants montrent un effet de régulation par la ressource : l'augmentation de la quantité de nutriments va induire une croissance plus forte des plants mais également un effet de l'introduction de prédateurs de *T. urticae* (régulation « descendante »). La surface totale foliaire des plants est en effet plus faible lorsque les prédateurs ne sont pas ajoutés en plus des populations d'herbivores. Des plants de chêne *Quercus rubra* et *Q. prinus* (Fagaceae) soumis à des modalités similaires d'exclusion des oiseaux insectivores et de fertilisation apportent des résultats relativement différents (Forkner et Hunter, 2000). La croissance des plants semble soumise avant tout à la quantité de nutriments apportée par fertilisation. L'exclusion des oiseaux insectivores entraîne une augmentation significative de la densité d'arthropodes herbivores mais cette augmentation est liée à la fertilisation (interaction significative) : les plants fertilisés présentent des feuilles plus appétentes du fait d'une augmentation de la quantité d'azote foliaire ainsi qu'une baisse des quantités de composés secondaires (proanthocyanidines).

D'autres facteurs, plus complexes, sont également susceptibles d'affecter les cascades trophiques. La lumière et plus particulièrement le rayonnement direct influence en effet la température et l'humidité de l'air mais également le développement des végétaux. Les plants

de myrtille (*Vaccinium myrtillus*, Ericaceae) présentent des différences morphologiques et constitutives selon qu'ils se développent sous une canopée ou en milieu ouvert directement exposé aux rayons lumineux (Atlegrim, 1989). Les densités de chenilles de Lépidoptères sont plus élevées en milieu ouvert alors que les dégâts mesurés y sont plus faibles qu'en condition ombragée où les densités de phytophages relevées sont plus faibles. Les feuilles sont en effet plus petites et plus riches en eau et azote sous la canopée alors que le rayonnement direct entraîne un développement de feuilles plus grandes et plus riches en carbone. Du fait de l'appétence et de la petite taille des feuilles, les dégâts et l'impact indirect des prédateurs sont beaucoup plus intenses sous la canopée qu'en milieu ouvert.

A une échelle plus large, le paysage affecte la diversité en organismes, qu'elle soit taxinomique ou fonctionnelle (Barbaro et van Halder, 2008) de par les variations purement spatiales, la disponibilité en habitats et les covariations abiotiques (microclimat, fertilité). Les cascades trophiques sont donc susceptibles de varier substantiellement en fonction du paysage, bien que les études soient encore rares à ce sujet.

La fragmentation des habitats naturels peut également être un facteur à l'origine de variations au sein des cascades trophiques. Une étude menée au Chili montre une augmentation très importante des populations d'oiseaux insectivores et de l'intensité de recherche de proies dans les îlots de feuilles fragmentés par rapport à des parcelles de forêt continues (González-Gómez *et al.*, 2006). L'insectivorie (mesurée sur des chenilles factices) est également plus intense dans les parcelles de *Pinus radiata* (Pinaceae), parcelles de plantation non indigènes. Parallèlement, Vásquez *et al.* (2007) ont mis en évidence que les plants d'*Aristotelia chilensis* (Elaeocarpaceae) présentaient des dommages foliaires moins importants dans ces parcelles de forêt native fragmentées en comparaison aux parcelles de forêt continue. On peut ainsi supposer des variations importantes de la cascade trophique entre les différents types de peuplements forestiers et leur répercussion sur les performances des végétaux.

30.4. Interactions non-trophiques dans les réseaux trophiques

L'interdépendance des organismes dans les biocénoses repose certes sur des relations trophiques, mais aussi sur des relations non-trophiques de type négatif (concurrence), neutre (mutualisme) et même positif (coopération) au sein du même niveau trophique. Les interactions non-trophiques dans les réseaux trophiques se traduisent également pour les plantes par une interdépendance entre interactions végétales et des interactions plantes-phytophages. Les interactions végétales sont qualifiées de directes lorsqu'elles mettent en jeu une ressource partagée où lorsque les plantes entrent en interférence l'une avec l'autre, et indirecte lorsque un troisième organisme, plante ou animal, sert d'intermédiaire entre deux organismes végétaux. Bien que sous-étudiées, en écologie végétale notamment, ces interactions indirectes semblent jouer un rôle de première importance dans les biocénoses (Callaway, 2007).

30.4.1. Coopération végétale contre l'herbivorie

Une plante appétente peut-être protégée d'un herbivore par d'autres plantes, ce qui correspond à une coopération indirecte entre plantes. Deux types de processus sont classiquement avancés pour expliquer cette coopération végétale indirecte : le « partage des défenses » et la « défense par association » (Callaway, 2007).

Le « partage des défenses » correspond en fait à des processus de défense contre l'herbivore mis en jeu lorsqu'une plante appétente pousse dans le voisinage d'espèces qui possèdent des dispositifs de défense contre les herbivores. La plante appétente bénéficie ainsi des défenses naturelles des plantes peu appétentes, telles que des défenses physiques (épines)

ou chimiques (composés toxiques), qui sont spécifiquement mises en jeu pour lutter contre la prédation par les herbivores (Callaway, 2007).

Un cas particulier concerne le partage de dispositifs de défense qui stimulent une régulation descendante de l'herbivore en attirant prédateurs, parasitoïdes ou parasites de l'insecte phytophage (Callaway, 2007). Il s'agit dans ce cas là d'une coopération végétale par « stimulation de régulation descendante des herbivores » par émission de composés chimiques volatiles par la plante voisine par exemple.

La défense par association permet à une plante appétente d'échapper à l'herbivorie en étant cachée par des plantes voisines, quelque soit le degré d'appétence de celles-ci (Callaway, 2007). Elles échappent donc ainsi à la prospection par les herbivores par effet de densité ou de dilution, c'est-à-dire par des mécanismes qui sont non spécifiques aux caractéristiques biologiques des espèces, et notamment à la présence de défenses anti-herbivores. La plante cible devient plus difficile à localiser au niveau olfactif ou visuel par l'herbivore, ce qui permet au végétal d'être moins consommé, ou alors la plante voisine crée par sa présence un environnement défavorable à l'herbivore de la plante hôte, comme l'ombrage par exemple. Il s'agit là d'un « évitement de l'herbivore ».

Ainsi, trois dispositifs de coopération végétal contre l'herbivore peuvent être mis en évidence : le « partage de défenses contre l'herbivore », la « stimulation de régulation descendante », et l' « évitement de l'herbivore ».

30.4.2. Susceptibilité à l'herbivorie due au voisinage végétal

Le voisinage végétal peut également s'avérer négatif pour une plante vis-à-vis de l'herbivore, et causer des dégâts suite à l'association d'une plante donnée avec ses plantes voisines. Ainsi, une espèce végétale peut être surpâturée lorsqu'elle est en présence d'espèces plus appétentes qu'elle ou d'espèces attirant les herbivores par des émissions de composés secondaires, par leur ombrage ou autre (Callaway, 2007).

En fonction de la guildes d'herbivore considérée, l'association avec une plante voisine peut à la fois montrer des effets négatifs ou positifs. C'est le cas pour les pins des Causses du Larzac (sud du Massif Central, France) dont les graines sont consommées préférentiellement par les rongeurs (*Apodemus sylvaticus* [Muridae]) à proximité des arbustes de buis (*Buxus sempervirens* [Buxaceae]) alors que la survie des plants de pin noir (*Pinus nigra* [Pinaceae]) et sylvestre (*Pinus sylvestris* [Pinaceae]) est nettement facilitée par le buis (Boulant *et al.*, 2008).

30.4.3. Concurrence végétale et herbivorie

L'herbivorie par les insectes et la concurrence végétale sont des processus intimement liés, comme l'illustre une étude menée dans les pelouses calcicoles (Corcket *et al.*, 2003). La vulnérabilité à l'herbivorie est la plus forte pour les plantes ayant l'aptitude compétitrice la plus élevée et arrivant plus tardivement dans la succession végétale. L'intensité de concurrence végétale survenant dans les biocénoses est liée à l'aptitude compétitrice des plantes, mais aussi à la densité du tapis végétal. C'est pourquoi de très nombreuses études de concurrence végétale manipulent expérimentalement la densité de végétation autour de plantes cibles en pratiquant des éclaircies. Dans les pelouses calcicoles, les éclaircies exercées autour des Poacées dominantes créent des plages de sol à nu et se traduisent par une augmentation significative de la pression d'herbivorie par les Orthoptères sur l'espèce appétente, *Brachypodium pinnatum* (Poaceae). L'herbivorie est donc maximale à faible niveau de concurrence végétale pour le brachypode, dont les Orthoptères annulent la réponse compétitive. Ceci peut-être expliqué par la nature de la guildes d'herbivores impliquée, favorisée par des microclimats plus chauds et secs et orientant leur consommation selon la facilité de localisation de la ressource primaire (Corcket *et al.*, 2003). Les interactions trophiques sont également susceptibles d'influencer les interactions entre végétaux *via* leurs

interactions racinaires. L'introduction d'agent de biocontrôle, *Agapeta zoegana* (Lepidoptera, Cochylidae) et *Cyphocleonus achates* (Coleoptera, Curculionidae) sur *Centaurea maculosa* (Asteraceae) aurait plus un effet négatif que positif sur la régulation de la population de centaurée. En effet, la présence d'une larve radicicole dans la centaurée induirait la production de composés chimiques de défense, dits substances allélopathiques, des catéchines, réprimant la croissance des plantes indigènes dans son proche environnement et diminuant par là-même leur aptitude compétitrice (Callaway *et al.*, 1999).

L'intensité des interactions végétales interspécifiques s'exerçant dans les biocénoses peut directement être reliée aux types de défenses à l'herbivorie développées par les plantes et à la sensibilité des espèces végétales à l'herbivorie (Mattson *et al.*, 1988). Ainsi, dans des végétations très pauvres en espèces donc marquées par une forte compétition intraspécifique, les processus de différenciation de défenses anti-herbivores ne sont pas obligatoires pour la survie des espèces, et une simple tolérance à l'herbivorie peut suffire. En effet, les plantes conspécifiques ont une probabilité similaire d'être consommées et les phytophages mêmes spécialistes n'engendreront donc pas de diminution d'aptitude compétitrice des individus consommés par rapport à leurs voisins. En revanche, dans les biocénoses riches en espèces, les phytophages consomment de manière plus ou moins sélective certaines espèces en fonction de leur appétence et des types de défenses qu'elles ont développées. Le déficit de croissance des espèces consommées peut alors profiter aux espèces voisines qui sont indirectement favorisées suite à l'action du phytophage. Ce type de coopération indirecte entre le phytophage et les espèces végétales voisines des plantes consommées n'est possible que si les phytocénoses sont structurées par des interactions de concurrence.

30.4.4. Concurrence chez les herbivores

Les interactions entre phytophages peuvent être intenses, et concernent surtout les herbivores généralistes du fait de la concurrence qui s'installe entre eux pour l'exploitation des ressources primaires. Cette concurrence intra-gilde s'oppose au principe de complémentarité d'utilisation de ressources, et est donc susceptible d'engendrer une réduction de la biomasse d'herbivores dans les écosystèmes (Thébault et Loreau, 2003). La concurrence intra-gilde, bien que moins répandue, existe également chez les insectes spécialistes. Ainsi, deux insectes spécialistes exotiques, *Urophora affinis* et *U. quadrifasciata* (Diptera, Tephritidae), furent relâchés en Amérique du Nord pour lutter contre la centaurée maculée. Insectes gallicoles, les deux espèces concourent pour la même ressource en s'attaquant aux capitules. A l'issue de 14 années de suivi, il a été montré la dominance d'*U. quadrifasciata* (87%) sur *U. affinis*, alors que cette dernière était installée depuis 9 ans quand *U. quadrifasciata* a colonisé le même écosystème (Mays et Kok, 2003). De fortes interactions ont donc eu lieu au sein de ce complexe d'espèces, aboutissant malgré tout à une coexistence des deux espèces, puisque 11,7% des capitules peuvent être doublement colonisés. Le choix de phytophages spécialistes dans le cadre de la lutte biologique contre les plantes invasives n'est pas anodin car il vise à minimiser les effets non-cibles. Au niveau inter-guildes, les phytophages spécialistes peuvent présenter des interactions non trophiques d'intensité variable qui peuvent influencer des paramètres aussi importants que leur fécondité. Ainsi, l'interaction entre des Coléoptères Curculionides (*Larinus minutus* et *Bangasternus fausti* [Coleoptera, Curculionidae]), plus récemment introduits pour lutter contre la centaurée, et la mouche gallicole *U. affinis*, est variable. Alors que la reproduction des charançons n'est pas affectée par la présence de la mouche, celle de la mouche est réduite de près de 80% par la présence de *L. minutus*, et par contre ne diffère pas en présence de *B. fausti* (Smith et Mayer, 2005).

30.5. Intérêts appliqués à la cascade trophique

30.5.1 Impact de l'avifaune sur les arthropodes

Whelan *et al.* (2008) recensent 48 études mettant en évidence un effet descendant des oiseaux insectivores sur les populations d'arthropodes herbivores. Les résultats sont beaucoup plus contrastés lorsque l'on s'intéresse à la cascade trophique et donc à l'effet de la prédation sur les performances du premier niveau trophique des végétaux : seules 16 études expérimentales (sur 32) mettent en évidence une influence des oiseaux sur le contrôle des Arthropodes et indirectement sur les performances des végétaux cibles. Dans la perspective de lutte biologique plusieurs de ces études mettent en évidence le rôle des oiseaux insectivores dans un but d'augmentation de production, notamment dans les agrosystèmes.

Dans les cultures de pommier en Hollande, les mésanges charbonnières diminuent significativement les dommages causés par des chenilles de Lépidoptères. L'étude met également en évidence une relation entre la prédation des chenilles par les mésanges et le rendement des pommiers au niveau de la production de fruits (Mols et Visser, 2002).

En outre, l'exclusion des oiseaux insectivores dans un système cultural de palmier à huile accroît la pression des insectes phytophages sur les cultures. Ces derniers ne subissent plus la pression de prédation du niveau trophique supérieur et ne sont donc plus soumis à un contrôle biologique automatique (Koh, 2008).

30.5.1 Contrôle biologique et chaînes trophiques

a) Contrôle biologique par conservation

Cette démonstration expérimentale montre l'importance du maintien et de la préservation des habitats naturels dans la périphérie des milieux fortement anthropisés que sont les agrosystèmes. C'est d'ailleurs la vocation du contrôle biologique par conservation qui vise à préserver et restaurer des zones refuges pour la faune auxiliaire (plantation d'essences arbustives diversifiées, bandes enherbées intra-parcellaires). La part apportée à la gestion des peuplements végétaux, comme source de régulation des bioagresseurs *via* les cascades trophiques est un gain écologique et économique sur le long terme. Il en va de même de l'enrichissement des bordures de certaines cultures soit par une flore attirant des insectes auxiliaires (Syrphidés, Ichneumonidés, Braconidés), soit par l'installation de bandes enherbées au profil granulométrique défini favorisant l'accroissement des densités d'adultes carabiques prédateurs (Sotherton, 1985).

b) Introduction d'auxiliaires exotiques

Cette voie du contrôle biologique, communément appelée classique, implique d'introduire un ou plusieurs agents de contrôle spécialistes pour réguler la dissémination d'une espèce végétale invasive. La pullulation observée par les plantes invasives dans les aires introduites concerne des surfaces envahies sans commune mesure avec ce qui est observé dans leur aire native (milliers d'hectares *vs* dizaines hectares). Ces invasions mènent à un appauvrissement de la diversité végétale par compétition spatiale et temporelle. En l'absence de pression d'herbivores, les plantes invasives ne présentent plus de frein à leur expansion. Ainsi, des herbivores sélectionnés en amont pour leur haut degré de spécificité vis-à-vis de la plante-hôte cible pourront avoir, après une phase d'acclimatation nécessaire et obligatoire, un impact significatif dans le contrôle de l'invasion. Pour valider le choix d'un herbivore à être relâché, des tests sont conduits sur un ensemble d'espèces végétales. Les critères d'ordre phylogénétique, génétique, physiologique, comportemental et écologique déterminent le nombre d'espèces végétales qu'il sera nécessaire de tester pour un organisme phytophage donné. Ainsi, pour évaluer un insecte consommateur de graines, on va tester son impact sur des espèces proches de l'espèce végétale cible, pour cela on établit une liste d'espèces

végétales (20 à 50 espèces en général) selon une approche dite de sélection centrifuge. Pour cela on procède à des tests de choix (plusieurs espèces végétales au contact de l'herbivore à évaluer) et de non-choix (avec une seule espèce végétale). Les paramètres étudiés, sont la prise de nourriture et le lieu de ponte des femelles. Ces tests sont menés à la fois en conditions naturelles, dans la localité d'origine de l'herbivore « auxiliaire » étudié, et en conditions contrôlées dans une serre traditionnelle ou de quarantaine. Ces tests peuvent être répétés plusieurs années de suite. Si l'auxiliaire étudié remplit les conditions requises (spécificité, impact important sur la plante cible, élevage simple, plurivoltinisme,...), on peut alors envisager son introduction dans l'aire d'infestation de la plante cible.

L'introduction d'herbivores spécialistes a pour objectif de rompre le processus invasif et donc la ressource trophique à court, moyen ou long terme selon le succès de la phase d'acclimatation. Cette introduction est d'autant plus efficace, que les plantes invasives n'arborent aucun, ou très peu, d'herbivores spécialistes venant de leur aire d'origine. Dans l'aire d'origine (Eurasie) du genêt à balai (*Cytisus scoparius* [Fabaceae]), on dénombre en moyenne cinq à six herbivores spécialistes, alors que dans les pays où il est introduit (Australie, Nouvelle Zélande), aucune voire une espèce d'herbivore spécialiste seulement régule *C. scoparius* (Memmott *et al.*, 2000). Ceci est vérifié sur une majorité d'organismes invasifs, où la proportion d'ennemis naturels est en moyenne double dans l'aire d'origine de ces organismes (Torchin *et al.*, 2003).

Encart 30-1. Les méthodes d'étude. Les méthodes d'étude consistent en l'analyse des comportements en conditions contrôlées de laboratoire, permettant l'observation des actes, ou en conditions semi-naturelles (serres, parcelles expérimentales), où les comportements sont déduits par données de piégeage d'insectes marqués, ou de taux de prédation ou parasitisme réalisé. Au laboratoire, les déplacements peuvent être étudiés en réponse à des signaux chimiques (extraits, composés purs, matériel biologique) ou visuels de la plante et de l'insecte phytophage, en enceintes à flux d'air pour la marche (olfactomètre) ou le vol (tunnel de vol). Les comportements d'examen et de piqûre ou consommation de la proie sont souvent étudiés sur image grossie en raison de la petite taille des guêpes parasites, et peuvent être analysés au moyen de leurres permettant le dépôt d'extraits chimiques, ou l'utilisation d'une couleur précise. L'identification des composés actifs au sein d'un mélange est possible par couplage de la chromatographie avec des enregistrements de réponses électrophysiologiques antennaires.

Références bibliographiques

- Atlegrim O. - 1989, Exclusion of birds from bilberry stands: impact on insect larval density and damage to the bilberry. *Oecologia*, 79, 136-139.
- Barbaro L. et van Halder I. - 2008, Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography*, 31, 1-13.
- Berger K.M., Gese E.M. et Berger J. - 2008, Indirect effects and traditional trophic cascades: a test involving wolves, coyotes, and pronghorn. *Ecology*, 89, 818-828.
- Boulant N., Navas M.-L., Corcket E. et Lepart J. - 2008, Habitat amelioration and associational defence as main facilitative mechanisms in Mediterranean grasslands grazed by domestic livestock. *Ecoscience*, 15, 407-415.
- Briese D.T. - 2004, Weed biological control: applying science to solve seemingly intractable problems. *Australian Journal of Entomology*, 43, 304-317.
- Callaway R.M. - 2007, *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer, New York.
- Callaway R.M., Deluca T.H. et Belliveau W.M. - 1999, Biological-control herbivores may increase competitive ability of the noxious weed *Centaurea maculosa*. *Ecology*, 80, 1196-1201.
- Corcket E., Callaway R.M. et Michalet R. - 2003, Insect herbivory and grass competition in a calcareous grassland: results from a plant removal experiment. *Acta Oecologica*, 24, 139-146.

- Daane K.M., Sime K.R., Fallon J. et Cooper M.L. - 2007, Impacts of Argentine ants on mealybugs and their natural enemies in California's coastal vineyards. *Ecological Entomology*, 32, 583-596.
- Dhileepan K., Setter S.D. et McFadyen R.E. - 2000, Response of the weed *Parthenium hysterphorus* (Asteraceae) to defoliation by the introduced biocontrol agent *Zygogramma bicolorata* (Coleoptera : Chrysomelidae). *Biological Control*, 19, 9-16.
- Eichhorn J., Szepesi A., Ferreti M., Durrant D. et Roskams P. - 2006, Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Part II Visual assessment of crown condition. Cooperative Programme on assessment and monitoring of air pollution effects on forests.
- Forkner R.E. et Hunter M.D. - 2000, What goes up must come down? Nutrient addition and predation pressure on oak herbivores. *Ecology*, 81, 1588-1600.
- Giffard B., Corcket E., Barbaro L. et Jactel H. - 2008, 'Variations dans les interactions tritrophiques lors de la régénération d'essences feuillues. Actualités de la recherche en écologie des communautés végétales' dans Actes du colloque ECOVEG 4. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- Gitay H., Wilson J.B. et Lee W.G. - 1996, Species redundancy: a redundant concept? *Journal of Ecology*, 84, 121-124.
- González-Gómez P.L., Estades C.F. et Simonetti J.A. - 2006, Strengthened insectivory in a temperate fragmented forest. *Oecologia*, 148, 137-143.
- Gullan P. - 1997, Adaptations in scale insects. *Annual Review of Entomology*, 42, 23-50.
- Hairston N.G., Smith F.E. et Slobodkin L.B. - 1960, Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, 94, 421-425.
- Halaj J. et Wise D.H. - 2001, Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle? *The American Naturalist*, 157, 262-281.
- Hartvigsen G., Wait D.A. et Coleman J.S. - 1995, Tri-trophic interactions influenced by resource availability: predator effects on plant performance depend on plant resources. *Oikos*, 74, 463-468.
- Heard T.A. et Winterton S.L. - 2000, Interactions between nutrient status and weevil herbivory in the biological control of water hyacinth. *Journal of Applied Ecology*, 37, 117-127.
- Koh L.P. - 2008, Birds defend oil palm from herbivorous insects. *Ecological Applications*, 18, 821-825.
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J. et Forbes T.D.A. - 1997, Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 474-478.
- Mac Nally R. - 1994, Habitat-specific guild structure of forest birds in South-Eastern Australia: a regional scale perspective. *The Journal of Animal Ecology*, 63, 988-1001.
- Mattson W.J., Lawrance R.K., Haack R.A., Herms D.A. et Charles P.J. - 1988, 'Defensive strategies of woody plants against different insect-feeding guilds in relation to plant ecological strategies and intimacy of association with insects' dans Mattson, W.J., Levieux, J. et Bernard-Dagan, C., *Mechanisms of woody plant defenses against insects. Search for patterns*, Springer-Verlag, New York.
- Mays W.T. et Kok L.T. - 2003, Population dynamics and dispersal of two exotic biological control agents of spotted knapweed, *Urophora affinis* and *U. quadrifasciata* (Diptera: Tephritidae), in southwestern Virginia from 1986 to 2000. *Biological Control*, 27, 43-52.
- Memmott J., Fowler S.V., Paynter Q., Sheppard A.W. et Syrett P. - 2000, The invertebrate fauna on broom, *Cytisus scoparius*, in two native and two exotic habitats. *Acta Oecologica*, 21, 213-222.

- Mols C.M.M. et Visser M.E. - 2002, Great tits can reduce caterpillar damage in apple orchards *Journal of Applied Ecology*, 39, 888-899.
- Mooney K.A. - 2007, Tritrophic effects of birds and ants on a canopy food web, tree growth, and phytochemistry. *Ecology*, 88, 2005-2014.
- Mooney K.A. et Linhart Y.B. - 2006, Contrasting cascades: insectivorous birds increase pine but not parasitic mistletoe growth. *Journal of Animal Ecology*, 75, 350-357.
- Oksanen L., Fretwell S.D., Arruda J. et Niemela P. - 1981, Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist*, 118, 240-261.
- Oksanen L. et Ranta E. - 1992, Plant strategies along mountain vegetation gradients: a test of two theories. *Journal of Vegetation Science*, 3, 175-186.
- Paine R.T. - 1980, Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49, 667-685.
- Pimm S.L., Lawton J.H. et Cohen J.E. - 1991, Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350, 669-674.
- Polis G.A. - 1999, Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos*, 86, 3-15.
- Polis G.A., Sears A.L.W., Huxel G.R., Strong D.R. et Maron J. - 2000, When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 473-475.
- Prado P.I. et Lewinsohn T.M. - 2004, Compartments in insect-plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology*, 73, 1168-1178.
- Root R.B. - 1967, The niche exploitation pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37, 317-350.
- Schmitz O.J., Hambäck P.A. et Beckerman A.P. - 2000, Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist*, 155, 141-153.
- Seastedt T.R., Gregory N. et Buckner D. - 2003, Effect of biocontrol insects on diffuse knapweed (*Centaurea diffusa*) in a Colorado grassland. *Weed Science*, 51, 237-245.
- Sforza R. - 2008, 'Les cicadelles à risque non introduites en France', *Les ravageurs de la vigne*, Feret Editions, Bordeaux.
- Sforza R. - 2009, 'Utilisation d'organismes phytophages en lutte biologique' dans *La lutte biologique: application aux arthropodes ravageurs et aux adventices*, Editions Ellipses, Collection Technosup, Paris, p. 125-145.
- Sipura M. - 1999, Tritrophic interactions: willows, herbivorous insects and insectivorous birds. *Oecologia*, 121, 537-545.
- Smith L. - 2004, 'Impact of biological control agents on diffuse knapweed in central montana' dans *Proceedings of the XI Symposium on Biological Control of Weeds*, Canberra, Australia.
- Smith L. et Mayer M. - 2005, Field cage assessment of interference among insects attacking seed heads of spotted and diffuse knapweed. *Biocontrol Science and Technology*, 15, 427-442.
- Sotherton N.W. - 1985, The distribution and abundance of predatory Coleoptera overwintering in field boundaries. *Annals of Applied Biology*, 106, 17-21.
- Styrsky J.D. et Eubanks M.D. - 2007, Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London Series A*, 274, 151-164.
- Thébault E. et Loreau M. - 2003, Food-web constraints on biodiversity–ecosystem functioning relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 14949–14954.
- Torchin M.E., Lafferty K.D., Dobson A.P., McKenzie V.J. et Kuris A.M. - 2003, Introduced species and their missing parasites. *Nature*, 421, 628-630.

- Van Bael S.A., Philpott S.M., Greenberg R., Bichier P., Barber N.A., Mooney K.A. et Gruner D.S. - 2008, Birds as predators in tropical agroforestry systems. *Ecology*, 89, 928-934.
- Vásquez P.A., Grez A.A., Bustamante R.O. et Simonetti J.A. - 2007, Herbivory, foliar survival and shoot growth in fragmented populations of *Aritotelia chilensis*. *Acta Oecologica*, 31, 48-53.
- Whelan C.J., Wenny D.G. et Marquis R.J. - 2008, Ecosystems services provided by birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134, 25-60.
- Willis A.J., Ash J.E. et Groves R.H. - 1995, The effects of herbivory by a mite, *Aculus hyperici*, nutrient deficiency on growth in *Hypericum* species. *Australian Journal of Botany*, 43, 305-316.

Variations dans les interactions tritrophiques lors de la régénération d'essences
feuillues

Brice Giffard ^{1,2}, Emmanuel Corcket ², Luc Barbaro ¹ et Hervé Jactel ¹

UMR 1202 BioGeCo Biodiversité, Gènes et Communautés

¹ : INRA Équipe Entomologie Forestière et Biodiversité
69, route d'Arcachon - 33612 CESTAS Cedex – France
Tel : 05 57 12 28 55 - Fax : 05 57 12 28 81

² : Université Bordeaux I - Équipe Écologie des Communautés
Bâtiment B8 RdC - Avenue des Facultés - 33405 Talence – France
Tél : 05 40 00 38 45 - Fax : 05 40 00 36 57

E-mail : brice.giffard@pierroton.inra.fr
e.corcket@ecologie.u-bordeaux1.fr
luc.barbaro@pierroton.inra.fr
jactel@pierroton.inra.fr

Abstract

Predators can improve vegetation growth through the reduction of damage caused by herbivores, involving a trophic cascade. We conducted in the forest of “Landes de Gascogne” in southwestern France a field experiment manipulating predators and herbivores densities, and measuring the impacts of insect herbivory on the leaves of three tree species seedlings. The trophic levels were: control condition, exclusion of insectivorous birds but not insects, and exclusion of both insects and birds. The results showed different responses according to the tree species, *Quercus ilex* being significantly less impacted than the deciduous tree species (*Betula pendula* and *Quercus robur*). For *B. pendula* seedlings planted in exotic oaks forests, insect herbivory increased significantly with bird enclosure whereas it had no impact for the two *Quercus* species seedlings. These differences in herbivory may be due to differences in palatability of the species and to the type of insect guilds involved.

1. Introduction

Les interactions trophiques sont susceptibles d'affecter la végétation de manière directe *via* l'action de niveaux immédiatement supérieurs, tels que les organismes phytophages qui sont eux-mêmes régulés par le niveau trophique supérieur des prédateurs. Les parasitoïdes, parasites et pathogènes sont également susceptibles d'affecter négativement les populations d'herbivores (Polis, 1999). De manière indirecte, les prédateurs sont donc susceptibles d'influencer positivement la végétation en la libérant partiellement de la pression d'herbivorie exercée par les phytophages. Cet effet indirect des prédateurs carnivores sur la végétation *via* la régulation des populations de phytophages correspond à une cascade trophique (Polis, 1999).

Les cascades trophiques ont surtout été mises en évidence dans les écosystèmes aquatiques : les poissons zooplanctivores consomment le zooplancton et favorisent indirectement la production primaire des populations de phytoplancton (Brett et Goldman, 1996). Néanmoins, deux méta-analyses ont montré plus récemment l'existence de cascades trophiques en milieux terrestres, mais avec des impacts de prédateurs très contrastés en fonction des études considérées. Ainsi, les prédateurs, vertébrés ou invertébrés, régulent les populations d'Arthropodes herbivores, et réduisent indirectement les dommages sur les végétaux, ce qui engendre une augmentation de production de biomasse végétale. Cependant, les intensités de ces cascades trophiques semblent être hautement dépendantes du type de milieu (monocultures, écosystèmes herbacés ou forestiers) et des organismes impliqués à chaque niveau trophique : prédateurs et herbivores (Schmitz *et al.*, 2000 ; Halaj et Wise, 2001).

L'objectif de cette étude est donc d'estimer l'impact d'oiseaux insectivores sur des insectes herbivores et sur des plantules d'essences forestières feuillues, c'est-à-dire de tester l'existence et l'intensité de la cascade trophique en forêt tempérée ouest-européenne. L'identité de l'essence forestière cible et du couvert forestier (pins maritimes, feuillus natifs, feuillus exotiques) sont-ils susceptibles d'affecter les interactions trophiques (herbivorie, prédation) ? Ce travail s'inscrit dans le contexte régional de la forêt landaise (Aquitaine, France), dominée par des monocultures de pin maritime (*Pinus pinaster*) et dont le niveau de biodiversité dépend fortement de la régénération de ces essences feuillues.

2. Matériel et méthodes

La Forêt des Landes de Gascogne et plus particulièrement celle du plateau landais est caractérisée par des conditions écologiques homogènes sur un substrat sableux (Saint-Didier, 1976). Fortement dominée par des cultures intensives de pin maritime (*Pinus pinaster*), la forêt landaise comporte également des îlots de feuillus natifs dont la régénération est primordiale dans la perspective de maintien de la biodiversité associée, notamment les Arthropodes ou encore l'avifaune (Barbaro *et al.*, 2007).

En mars 2007, 360 plantules de chêne pédonculé, de chêne vert et de bouleau verruqueux âgées de deux ans ont été transplantées. Les essences forestières choisies appartiennent aux trois espèces de feuillus natifs majoritairement représentés dans le massif landais. Elles diffèrent cependant par leurs exigences écologiques et leurs caractéristiques biologiques : le chêne vert, sempervirent, est observé en condition plutôt xérique (notamment sur le cordon littoral) alors que le chêne pédonculé et le bouleau verruqueux sont des essences décidues et inféodées à des stations plus humides. Le site d'étude est le domaine expérimental de l'INRA de Cestas-Pierroton (Gironde-France). Les plantules de feuillus ont été transplantées dans trois types de peuplements forestiers : des parcelles de pin maritime (*Pinus pinaster*), de chêne exotique (*Quercus rubra*), ou encore par des parcelles de feuillus natifs (*Quercus robur*, *Betula pendula*). Le chêne pédonculé et le bouleau sont susceptibles de régénérer naturellement dans l'ensemble de ces parcelles alors que le chêne vert a été transplanté en bordure de son aire de répartition naturelle (régénération naturelle ponctuelle).

Les 360 plants ont été aléatoirement répartis au sein de 20 unités expérimentales. Chaque unité est composée de trois modalités d'exclusion d'organismes des niveaux trophiques supérieurs, dans lesquelles ont été transplantées deux plants de chacune des trois espèces. La modalité « Témoin » représente les conditions naturelles d'accès des oiseaux insectivores et des insectes herbivores aux plants. Pour les traitements d'exclusion, les plants ont été placés sous deux types de cages : une à maille grossière (13×13mm) empêchant l'accès des oiseaux aux plants (modalité "exclusion des oiseaux insectivores"), l'autre à mailles fines (2×2mm) permettant l'exclusion des oiseaux et d'une grande partie des insectes herbivores (modalité "exclusion totale"). Cette dernière modalité permet d'estimer la croissance des plants avec un minimum de pression des niveaux trophiques supérieurs. Dans les cages d'exclusion totale, trois applications d'un insecticide de type pyréthrianoïde (Juin – Juillet – Août) non soufré et non azoté, sans effet sur la croissance des plants (Marquis et Whelan, 1994), ont été effectuées contre d'éventuels insectes piégés lors de l'installation des cages.

Pour chaque plant transplanté, deux séries de mesures d'herbivorie ont été réalisées en Mai et Juillet 2007. Le pourcentage de feuilles impactées à l'échelle du plant a été déterminé par comptage, et le pourcentage de surface foliaire impactée pour chaque feuille a été calculé en utilisant des grilles plastiques adaptées aux différentes tailles de feuilles. Un impact correspond à un dégât causé par un Arthropode herbivore dans une case de la grille, ce qui permet d'estimer la surface foliaire consommée.

Les intensités d'herbivorie relevées sur les deux réplicats par essence et par Unité Expérimentale ont été moyennées. Les deux séries de mesure ont été analysées en Analyses de Variances à facteur simple afin de tester l'effet modalité (cages d'exclusion) sur les intensités d'herbivorie. Chaque analyse de variance est effectuée séparément pour chaque espèce. Nous avons également effectué des Analyses de Variances à facteur simple pour détecter un effet de la date de mesure ainsi qu'un effet de l'espèce cible dans la modalité témoin. Des tests post-hoc de Kramer-Tukey ont été effectués lorsque les facteurs testés étaient significatifs. Si

nécessaire, les données ont été transformées (transformation angulaire) pour répondre aux conditions d'application des Analyses de Variances.

2. Résultats

2.1. Les espèces décidues sont plus impactées que l'espèce sempervirente

Pour les deux séries de mesures, les intensités d'herbivorie sont significativement plus faibles sur les plants de chêne vert que pour les deux autres espèces décidues ($p < 0,001$; mêmes résultats en pourcentage de feuilles impactées ou en pourcentage de surface foliaire impactée).

Les deux espèces décidues tendent seulement à être discriminées en juillet ($p = 0,114$) : le pourcentage de surface foliaire impactée est plus fort pour les plants de bouleau (23,8%) que pour les plants de chêne pédonculé (17,1%). Le chêne vert est toujours significativement moins impacté avec 6,1% de surface foliaire moyenne impactée.

2.2. Un effet contrasté de l'exclusion des oiseaux insectivores

2.2.1. Bouleau verruqueux

Aucun effet des modalités d'exclusion n'est mis en évidence pour les mesures de Mai ($p > 0,730$). En Juillet, le pourcentage de feuilles impactées est significativement plus élevé dans les modalités exclusion des oiseaux et témoin que dans la modalité d'exclusion totale ($p < 0,001$). Cependant l'exclusion des oiseaux n'entraîne pas d'augmentation significative des dégâts par rapport au témoin ($p = 0,292$). L'exclusion totale présente des dommages en surface foliaire significativement plus faibles que les deux autres modalités ($p < 0,001$, Figure 1). L'exclusion des oiseaux insectivores entraîne une augmentation des dégâts, significative à un seuil $\alpha = 0,1$ ($p = 0,096$).

2.2.2. Chêne pédonculé

Les modalités d'exclusion n'entraînent pas de différences significatives pour les données d'herbivorie de Mai quelle que soit la mesure utilisée ($p > 0,350$).

Les mesures effectuées en juillet montrent des tendances similaires à la mesure de Mai : les intensités les plus fortes sont relevées dans la modalité témoin par rapport aux deux autres modalités (Figure 1 ; effet significatif pour le % de feuilles impactées entre exclusion totale et témoin : $p = 0,030$).

2.2.3. Chêne vert

Les intensités d'herbivorie sur les plants de chêne vert sont très faibles et ponctuelles : les tests effectués donnent un effet significatif des modalités avec une intensité maximale dans la modalité témoin (non significative pour les données de pourcentage de feuilles impactées et pour les données de surface foliaire, respectivement $p = 0,151$ et $0,071$). En Juillet, pour les deux types de mesures d'herbivorie, les plants en modalités témoin et exclusion des oiseaux sont significativement plus impactés que ceux en modalité d'exclusion totale ($p < 0,001$ pour les deux mesures). L'exclusion des oiseaux insectivores n'entraîne pas d'augmentation significative des dégâts (cf. Figure 1).

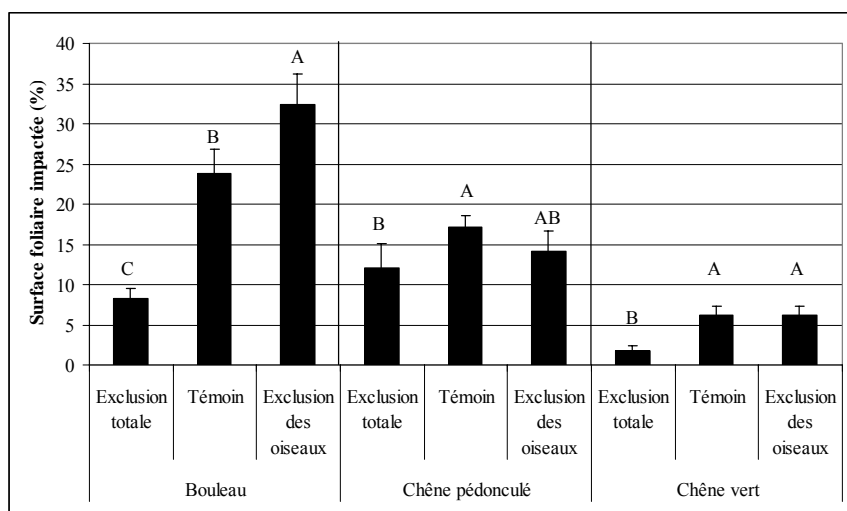


Figure 1 : Intensité d’herbivorie sur les plants des 3 espèces pour les mesures de Juillet en pourcentage de surface foliaire impactée
Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil $\alpha=0,1$.

2.3. Période des mesures

Pour les trois espèces, les mesures d’herbivorie en modalité témoin, c’est-à-dire pour les conditions naturelles de pression d’herbivorie, sont significativement plus élevées en juillet par rapport aux données de mai ($p < 0,1$ pour tous les tests).

2.4. Type de peuplement forestier

Dans le tableau 1 sont représentés les résultats des Analyses de Variance réalisés par espèce et par type de couvert forestier : les 9 analyses comparent les intensités d’herbivorie (% de surface foliaire impactée) entre modalités témoin et « exclusion des oiseaux insectivores ». Le signe « + » indique que l’exclusion des oiseaux entraîne une augmentation des dégâts. Inversement, le signe « - » indique un effet inverse des cages d’exclusion des oiseaux : les dégâts foliaires y sont moins élevés qu’en modalité témoin.

3. Discussion

La première année de mesures effectuée sur ce dispositif nous permet de répondre à une des principales questions concernant l’existence de la cascade trophique dans notre système d’étude. Les données d’herbivorie sur les plants de bouleau en juillet montrent un effet significatif de l’exclusion des oiseaux insectivores. Les dommages foliaires sont plus faibles lorsque les Arthropodes herbivores sont soumis à la prédation par les oiseaux insectivores à court terme. Pour les deux autres espèces cibles, ce résultat n’est pas mis en évidence : l’exclusion des oiseaux insectivores n’entraîne pas d’augmentation des dégâts foliaires. L’identité de l’essence forestière cible affecte donc l’existence de la

	Feuillus natifs	Chêne exotique	Pin maritime
n	7	8	5
plants de bouleau <i>Betula pendula</i>	"_" NS (0,713)	"+" ***	"+" NS (0,464)
plants de chêne pédonculé <i>Quercus robur</i>	"+" NS (0,629)	"_" *	"_" NS (0,316)
plants de chêne vert <i>Quercus ilex</i>	"+" NS (0,347)	"_" NS (0,457)	"_" NS (0,550)

Tableau 1 : effet de l'exclusion des oiseaux sur les intensités d'herbivorie
 "+" : l'exclusion des oiseaux insectivores entraîne une augmentation des dégâts
 "-" : l'exclusion des oiseaux insectivores entraîne une diminution des dégâts
 NS : non significatif ; * : $p < 0,5$; ** : $p < 0,1$; *** : $p < 0,01$

cascade trophique pour une saison de végétation de mesure après transplantation. Cette constatation rejoint celle mise en évidence par Sipura (1999) où une seule des deux espèces de saules utilisées présente une augmentation des dommages et une diminution de la croissance lorsque les oiseaux insectivores sont exclus pendant une saison de végétation. Ces deux espèces diffèrent également par leur composition chimique foliaire, ce qui va influencer sur les communautés d'insectes herbivores et de prédateurs associés. Dans notre dispositif, le chêne vert présente une pression d'herbivorie très faible comparée aux deux autres espèces décidues. L'intensité des dommages peut être reliée à sa composition chimique foliaire : ses feuilles sempervirentes, à forte teneur en lignine, sont peu impactées et l'effet des oiseaux insectivores n'est pas mis en évidence.

Le type de couvert arboré semble également jouer un rôle dans l'existence et l'intensité de la cascade trophique. Un effet très significatif des oiseaux insectivores est en effet mis en évidence sur les plants de bouleau dans les peuplements dominés par des chênes exotiques (cf. Tableau 1). Les autres résultats obtenus sont très variables et reflètent un effet possible de l'espèce dominante de la strate arborée

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cette variation importante de la cascade trophique selon l'essence forestière cible et le type de couvert arboré. La première hypothèse envisageable est l'existence d'un seuil d'intensité d'herbivorie en dessous duquel la cascade trophique n'est pas mise en évidence : en effet, les intensités d'herbivorie sur nos plantules sont assez faibles et majoritairement inférieures à 20% de surface foliaire impactée par les insectes phytophages. Cette constatation rejoint les résultats obtenus dans de précédentes études où un niveau faible d'herbivorie relié à une faible abondance d'Arthropodes herbivores ne permet pas de mettre en évidence l'existence d'une forte cascade trophique (Sipura, 1999 ; Low et Connor, 2003). Une autre hypothèse possible est une différence de la composition des guildes d'Arthropodes herbivores en fonction

de l'identité du végétal cible. Par rapport à nos résultats, nous pouvons supposer que les plants de bouleau sont affectés par des guildes d'herbivores dites « exposées » à la prédation comme des chenilles de Lépidoptères ou des larves d'Hyménoptères. Au contraire, les deux autres essences cibles sont susceptibles d'être plus impactées par des guildes « cachées » : ces guildes ne sont pas directement soumises à la prédation par les oiseaux de par leur mode de vie endophytes (comme les mineuses ou les galles qui se développent à l'intérieur des tissus végétaux). L'impact des oiseaux insectivores et les différences de guildes d'insectes herbivores pourraient également être conditionnés par l'architecture des plants (Sipura, 1999) ou encore par des différences d'appétence entre les essences utilisées. Ces différences de guildes et de niveaux d'herbivorie faibles peuvent également être dues à l'influence des différents types de couvert arboré utilisés dans ce dispositif.

Le suivi de cette expérimentation ainsi que la caractérisation des guildes d'Arthropodes herbivores et celle des couverts forestiers nous permettra d'affiner ces différentes hypothèses ainsi que d'apporter de nouveaux éléments de réponse sur les conditions dans lesquelles les oiseaux insectivores, et plus généralement les prédateurs, vont indirectement faciliter les performances des végétaux.

Remerciements

Les auteurs remercient Fabrice Vétillard et Pierre Menassieu pour leur aide technique sans laquelle ce travail n'aurait pas pu être réalisé.

Bibliographie

- Barbaro L, Rossi JP, Vétillard F, Nezan J, Jactel H (2007). The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *J Biogeogr*, **34**: 652-664.
- Brett MT, Goldman CR (1996). A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *PNAS*, **93**: 7723-7726.
- Halaj J, Wise DH (2001). Terrestrial Trophic Cascades: How Much Do They Trickle? *Am Nat*, **157**: 262-281.
- Low C, Connor EF (2003). Birds have no impact on folivorous insect guilds on a montane willow. *Oikos*, **103**: 579-589.
- Marquis RJ, Whelan CJ (1994). Insectivorous Birds Increase Growth of White Oak through Consumption of Leaf-chewing Insects. *Ecology*, **75**: 2007-2014.
- Polis GA (1999). Why Are Parts of the World Green? Multiple Factors Control Productivity and the Distribution of Biomass. *Oikos*, **86**:3-15.
- Saint-Didier J (1976). *Nature et évolution de la végétation de la Grande Lande à Pissos*. Mémoire de fin d'études ENITA, Dijon.
- Schmitz OJ, Hambäck PA, Beckerman AP (2000). Trophic Cascades in Terrestrial Systems: A Review of the Effects of Carnivore Removals on Plants. *Am Nat*, **155**: 141-153.
- Sipura M (1999). Tritrophic interactions: willows, herbivorous insects and insectivorous birds. *Oecologia*, **121**: 537-545.

Remerciements

Aux membres du jury...

Tout d'abord je tiens à remercier les membres qui composent ce jury de thèse et tout particulièrement Josiane Le Corff et Marc Deconchat qui ont accepté d'être rapporteurs de manuscrit. Merci également à Frédéric Archaux et Alexandre Buttler d'avoir accepté d'en être examinateurs.

A mes encadrants...

Je remercie Manu et Luc pour m'avoir fait confiance pour le stage de Master et les trois années de thèse. Merci à eux d'avoir "accouché" de ce sujet assez particulier à l'interface de leurs domaines de recherche respectifs. Merci également pour toutes les discussions scientifiques sur ce sujet passionnant et celles non-scientifiques sur tous les autres sujets.

Merci à Hervé de t'être associé à ce sujet comme directeur de thèse. Ton éclairage sur les résultats a ouvert une nouvelle façon de voir sur ce sujet (qui était déjà bien riche !). Merci à toi de t'être investi dans cette thèse aussi souvent que ton agenda le permettait !

Merci à vous trois pour m'avoir transmis votre passion et vos connaissances sur vos domaines de recherche respectifs. Après réflexion, ce sujet tritrophique n'est pas du tout apparu par hasard... chacun s'est bien gardé de continuer à travailler sur son niveau trophique préféré : les plantes pour Manu, les insectes pour Hervé et les oiseaux pour Luc ! Merci à vous trois pour les idées que vous avez su mettre en commun, les discussions que nous avons pu avoir ensemble ainsi que pour tout ce que vous m'avez apporté durant ces 4 années à chaque stade d'avancement de ma thèse, des expérimentations à la soumission des papiers et à la rédaction de ce manuscrit. D'avance merci pour les futurs projets, déjà en cours de réflexion, que nous monterons ensemble.

Aux collègues...

Initialement ce sujet était le fruit d'une collaboration entre deux équipes de l'UMR, ce qui m'a permis de multiplier les rencontres et lieux de travail (et les déménagements : 6 à mon actif !) Merci tout d'abord à "l'ancienne" équipe d'entomologie forestière de Pierroton pour les nombreuses discussions sur nos sujets de thèse et de recherche respectifs ou sur tout le reste. Dans le désordre, Bastien le studieux, JS le hippie, Guigui eul'... normand !, Jean-Charles le "sage", Pongo l'intépide, Inge la lépidoptériste, Maïmiti la parlote, et ceux que j'ai moins connu, Dominique, Julien, Christelle, Indy, ...

Un "technical" merci à Fabrice et Pierre pour leurs idées et coups de main "macgyveriens" pour la construction des cages durant les hivers 2007 & 2008 ! Vos idées m'ont permis de gagner (parfois...) un temps considérable.

Un grand merci à mes stagiaires corvéables et soumis à souhait (dans mes rêves...). Entre le plantage de piquets ou la battue au chevreuil en rut pour "petit Paul", ou le tir au fusil et l'effeuillage de branches pour "roots Rozenn", sans oublier les analyses chimiques, j'espère ne pas vous avoir trop dégouté de la recherche et de ses petits bonheurs (ha bah si en fait...!)

Merci à tous les collègues de l'université pour m'avoir accueilli l'hiver sur le campus, ou plus récemment pour tenter d'analyser la multitude de données acquises pendant les étés. Parmi eux, merci aux statisticiens plus ou moins en herbe (Annabel, J-P, JB) et aux collègues de bureau ou de couloir ou les deux (Morgane, Elena, Hassan, Yann). Merci aux "anciens" du labo pour les discussions de comptoir, les conseils plus ou moins avisés ou les avis partagés sur de multiples sujets... Merci à Régis "moins ancien" mais qui nous a bien aidés pour le domptage des machines !

Merci aussi à ceux qui ont passé un peu de temps dehors pour "discuter" (au risque de se prendre des bouts de bâtiment sur la tête)... je pense particulièrement à Virgil et Caro mais d'autres ont fait régulièrement partie de ces "petites" pauses...!

Un merci un peu plus particulier à "ma petite copine" Yoann, à Piment et son accent chatoyant, Lilian, J-Bouss, J-Pouce, Cassandre ou encore l'homme venu du grand Nord Aliaksandr "Sacha" Kolbas pour la rigolade, les soirées vodkaïennes et/ou festives (" les

vaches rousses, blanches et noires..."), les pronos rugby ou l'analyse des résultats du weekend (Union-Clermont : 23-3, pareil pour Bayonne !), les critiques de films, la (re)découverte des grands classiques de la chanson française (avec un libanais !?!)... Plus simplement merci pour m'avoir accompagné pendant les longues heures inefficaces mais nécessaires aux quelques minutes de travail intensif par jour !!!

Aux vieux copains...

Un grand merci aux "normands restés normands", pour être passés régulièrement prendre le soleil et manger du magret dans les parages, et m'avoir accueilli plus ou moins régulièrement mais toujours chaleureusement dans ma contrée natale !

Un autre merci aux "moins vieux" copains, rencontrés dans le sud et que j'espère revoir un peu partout sur le globe, pour tous les bons moments passés ensemble autour de barbecues et de bières : Cécile, Olivier, Jérôme, Céline, Jeff & Marie (bon courage avec votre crevette !!), Clémence, Flo, Coline, Cyrille Ardouin (correctement orthographié !! il m'a également aidé à porter des cages !), Lorain, Mathiou, Peyo, l'étalon italien Luca, Natalia, ...

A ma famille...

Un énorme merci à mes parents pour m'avoir laissé le choix de mes études et de m'avoir aidé à les poursuivre (peut-être auriez-vous dû insister pour la classe prépa à Corneille...!). Merci également pour être venus le plus possible aux alentours de Bordeaux pour découvrir ensemble quelques jolis coins du Sud-Ouest. Merci à ma p'tite sœur de n'avoir pas suivi la même voie que moi (pourtant tu aimais également observer les marmottes...!) et pour les rapides croisements en Normandie (bonne chance pour la suite de tes projets). Merci également à ma belle-famille d'adoption, aux quelques week-ends passés ensemble avec "Tonton Bis" !

A mes colocs...

Un rapide merci aux compagnons de route "à poil" pour le grignotage de fils ou de papiers importants, le pourrissage de nuits de repos pourtant bien méritées, mais aussi pour n'avoir absolument pas pris part à cette thèse en continuant à ne rien faire !!

Enfin, un "gigantesque" merci à ma relectrice officielle et surtout confidente des moments de joie et de doute (une thèse est une oscillation perpétuelle entre le côté obscur et l'euphorie...!). Merci pour m'avoir accompagné à l'autre bout du monde et, j'espère, m'y accompagner encore dans les prochaines années. Plus simplement merci pour partager ensemble la vie de tous les jours et pour l'aide considérable que tu m'as apporté pendant cette thèse (environ 32 % de ce manuscrit te revient [estimation quasi-poissonnienne]).

Un merci très général à/au/aux...

QOTSA, Dennis Lehane, Hugh Mundell, Acid Bath, circaètes Jean-le-blanc, Horace Andy, Monstrosity, Bobby Lapointe, Sepultura, Ken Boothe, bons whiskys et bons vins, PupaJim, Les 3 points de suspension, Raymond Queneau, Snot, Suicidal Tendencies, agriculteurs du marché (on se voit toutes les semaines mais je ne connais pas vos prénoms), Uptown Madness by Steppin' Forward HI FI (que d'heures devant mon ordi à me trémousser sur mon siège en écoutant vos sélections...!), RATM, The Velvet Undergroud, Ravel, Jean Ferrat, Vivaldi, Mozart, Kickback, Ronan Tablantec, 25 ta life, Fred Vargas, Stanley Kubrick, Marcel Dadi, Metallica, The Bloodhound Gang, Quentin Tarantino, The Abyssinians, Pantera, The Congos, Zig-Zag café, l'Union Bordeaux-Bègles, Nirvana, The Gladiators, bières belges (et surtout la Brugse), happy-hours de la place de la Victoire, The Black Keys, Black Sabbath, Cat Stevens, CCR, Cypress Hill, Down, Downset, The Ethiopians, Kyuss, Georges Brassens et Moustaki, Souricette, café, Maxime Chattam, Srilankais, VandB, pittu, Douglas Bates et al., Rick (cf. Walking Dead), Serge Reggiani, Jah Melodie, Groupe des utilisateurs du logiciel R, l'Oiseau Bleu, The Doors, et tout le reste !

& Un non-merci à...

Klaus, nom plutôt charmant par rapport aux ravages que cette tempête a pu causer sur mes expérimentations, ainsi que ses conséquences en travaux forestiers : les machines ont en effet fini d'aplatir cages et plantules qui avaient survécu à la chute des pins !!

Structures d'accueil

U.M.R. 1202 I.N.R.A. – Université Bordeaux 1
Biodiversité, Gènes et Communautés (BIOGECO)

Institut National de la Recherche Agronomique (I.N.R.A.)
Equipe Entomologie Forestière & Biodiversité
Site de Recherches Forêt–Bois de Pierroton
69, route d'Arcachon
33612 CESTAS CEDEX

Université Bordeaux I
Equipe Ecologie des Communautés
Campus Université Bordeaux I
Bâtiment B2, Avenue des Facultés
33405 Talence

Financement et aides techniques

Ce travail a pu être mené à bien grâce à une bourse du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, ainsi qu'un contrat de moniteur de l'Université Bordeaux I.

Une partie importante de ces travaux a bénéficié de financements propres des différentes équipes de recherche, ainsi que de l'aide du personnel administratif de l'INRA et de l'Université (particulièrement Sylvia Branchu, Chantal Bouquet, Véronique Lozano & Florence Le Pierres), et technique de l'Unité Expérimentale de l'Hermitage-Pierroton.