

N° d'ordre : 4728

THÈSE

Présentée à



L'UNIVERSITÉ BORDEAUX-1

ÉCOLE DOCTORALE : SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

Par **Jean-Sébastien JACQUET**

Pour obtenir le grade de Docteur

SPÉCIALITÉ :

ÉCOLOGIE ÉVOLUTIVE, FONCTIONNELLE ET DES COMMUNAUTÉS

**Impacts des défoliations de la processionnaire du pin
(*Thaumetopoea pityocampa*) sur la croissance du pin maritime
(*Pinus pinaster*)**

Directeurs de thèse : Hervé JACTEL
 Alexandre BOSC

Soutenue le : 17 décembre 2012

Devant la commission d'examen composée de :

Mme BREDÀ, Nathalie	Directeur de Recherche, INRA, Nancy	Rapporteur
M. BATTISTI, Andrea	Professeur, Université de Padoue, Italie	Rapporteur
M. ROQUES, Alain	Directeur de Recherche, INRA Orléans	Examineur
Mme MEREDIEU, Céline	Chargée de Recherche, INRA Bordeaux	Examineur
M. BOSC, Alexandre	Ingénieur de Recherche, INRA, Bordeaux	Directeur de thèse
M. JACTEL, Hervé	Directeur de Recherche, INRA, Bordeaux	Directeur de thèse



Laboratoire d'accueil

INRA - Institut National de la Recherche Agronomique

UMR 1202 – Biodiversité, Gènes et Ecosystèmes

Equipe Entomologie Forestière et Biodiversité

Site de Recherches Forêt Bois de Pierroton

69, route d'Arcachon

33612 CESTAS Cedex – France

Remerciements

Merci aux membres du jury pour leur présence et l'intérêt qu'ils ont porté à ce travail. La soutenance a donné lieu à une discussion riche et intéressante.

Merci à mes directeurs de thèse sans qui ce travail n'aurait pas été possible :

Merci Hervé de m'avoir confié ce travail et de m'avoir fait confiance. Merci pour ton expérience, ta réactivité, ton optimisme et tes qualités humaines. Merci de m'avoir soutenu dans toutes mes démarches et mes initiatives.

Alex, merci pour ton investissement important dans ce travail. Echanger avec toi à tous les niveaux a été riche et passionnant. Merci pour ces longues discussions qui m'ont donné goût à l'écophysiologie.

Un grand merci à tous ceux qui m'ont directement ou indirectement aidé à mener à bien ce travail de thèse (et la liste est longue...)

Un immense merci donc aux collègues, aux amis et à la famille...

Résumé

Parmi les perturbations attendues des écosystèmes forestiers dans le cadre du changement climatique, les dégâts causés par les insectes ravageurs devraient augmenter en raison notamment de la hausse des températures. Ces dommages devraient réduire la capacité des forêts à stocker du carbone, et donc à atténuer les causes du changement climatique. Plus spécifiquement, il est prédit que l'augmentation des pullulations d'insectes défoliateurs conduise à une diminution importante de la productivité des forêts mais leur impact réel est difficile à quantifier et à comprendre. L'objectif général de ce travail a donc été d'améliorer nos connaissances sur l'impact d'une défoliation sur la croissance d'arbres d'âges contrastés et soumis à différentes contraintes environnementales.

Dans un premier temps, ce travail a permis de quantifier la relation entre l'intensité de défoliation de la processionnaire du pin et la perte de production du pin maritime. Une méta-analyse nous a permis de synthétiser les résultats de l'ensemble des 45 études publiées à ce jour sur le sujet. Par la suite, profitant d'une pullulation exceptionnelle de processionnaire du pin pendant l'hiver 2009-2010, nous avons expérimentalement testé l'effet de défoliations variant de 25 à 100% en interaction avec l'âge des peuplements de pin maritime. Nous concluons que les pertes de production sont proportionnelles à l'intensité de défoliation et augmentent avec l'âge de l'arbre.

L'évolution du climat étant susceptible de favoriser la combinaison de différents stress, nous nous sommes également intéressés aux effets cumulés de la défoliation et du stress hydrique sur la croissance de l'arbre. Notre étude révèle que la défoliation et le stress hydrique ont des effets additifs sur la croissance du pin maritime.

Nos résultats confirment la complexité de la réponse éco-physiologique de l'arbre à la défoliation. L'étude des réserves carbonées et azotées nous a permis d'explorer les possibles mécanismes sous-jacents à l'effet d'une défoliation. Plus qu'une simple diminution de la fixation carbonée par altération de l'appareil photosynthétique, nous proposons que la défoliation affecte la croissance via des processus de limitation en ressources carbonées et azotées. Les réserves carbonées n'étant affectées qu'en début de saison, nous émettons l'hypothèse d'une limitation azotée de l'arbre après défoliation. Ainsi, la défoliation et le stress hydrique pourraient diminuer conjointement la disponibilité en eau et en ressources minérales, ce qui expliquerait leurs effets additifs sur la croissance de l'arbre.

Mots clefs : défoliation, croissance, *Thaumetopoea pityocampa*, ressource, carbone, azote, stress hydrique

Abstract

In the context of climate change, forest pest outbreaks, among other biotic disturbances, are expected to be more frequent in response to increasing temperatures. The resulting damage is likely to adversely affect forests net primary production and their contribution to climate mitigation via carbon sequestration. More specifically, insect defoliators are to predicted to be more prevalent in the future but their real impact on forest productivity is difficult to evaluate and interpret. Our main objective was then to improve our understanding of insect defoliation impact on tree growth at different tree ages and under various climatic conditions.

First, we assessed the relationship between the intensity of pine processionary moth defoliation and maritime pine growth loss. We carried out a meta-analysis to summarize the outcomes of the 45 published studies that addressed this issue. Then, we took advantage of a severe pine processionary moth outbreak to set up a large field experiment where we controlled for both the age (from 3 to 40 years old) and the defoliation rate (from 25 to 100%) of *Pinus pinaster* trees. We showed that radial growth losses were proportional to defoliation intensity and more important in older trees.

As the combination of several disturbances is likely to be more frequent under climate change, we developed a manipulative experiment to quantify the cumulative impact of water stress and defoliation on maritime pine tree growth. We found additive detrimental effects of water stress and defoliation on maritime pine tree growth.

Our results confirm that tree response to defoliation, including various eco-physiological processes, is complex. To decipher the underlying mechanisms we analyzed the dynamics of nutrient and carbohydrates pools in defoliated trees during the growing season. Our findings suggest that defoliation affect tree growth through resource limitation rather than via a reduction of carbon fixation due to altered photosynthesis. Since carbohydrates pools were only affected early in the season, our results support the hypothesis of a nitrogen limitation in trees following defoliation. Additive effects of defoliation and water stress may then be explained by similar adverse consequences on water flow and nitrogen uptake.

Keywords: defoliation, growth, *Thaumetopoea pityocampa*, resource, carbone, nutrient, water stress

SOMMAIRE

Remerciements	iv
Résumé	v
Abstract	vi
SOMMAIRE	1
Chapitre 1 : Introduction générale	7
1 De l'importance de la santé des forêts dans la régulation du climat.....	7
2 Conséquences du changement climatique sur la performance des insectes forestiers.....	11
2.1 L'effet de la température sur la performance des insectes	12
2.1.1 Effets directs de la température sur les insectes:	12
2.1.2 Effets indirects de la température sur les insectes:	14
2.2 L'effet de la sécheresse sur la performance des insectes	16
2.2.1 Effets directs de la sécheresse	16
2.2.2 Effets indirects de la sécheresse	17
2.3 En résumé : l'effet du climat sur les insectes défoliateurs	18
3 De la réponse de l'arbre à la défoliation	20
3.1 Caractéristique d'une défoliation et réponse de l'arbre hôte.....	20
3.1.1 L'intensité de la défoliation.....	20
3.1.2 La période et la récurrence des défoliations	21
3.1.3 Le patron de défoliation.....	22
3.2 Caractéristiques et vulnérabilité de l'arbre hôte.....	22
3.2.1 L'essence de l'arbre hôte.....	22
3.2.2 L'ontogénie de l'arbre hôte	23
3.2.3 Une vulnérabilité accrue à la défoliation en cas de stress abiotique	24
4 Structure du manuscrit de thèse :.....	25
4.1 Choix des modèles biologiques :.....	26
4.1.1 Le pin maritime dans le massif des landes de Gascogne:.....	26
4.1.2 La processionnaire du pin :.....	26
4.2 Objectifs et structure de la thèse	29
5 Références.....	32
Chapitre 2 : Defoliation by processionary moth significantly reduces tree growth : a quantitative review.....	51
1 Introduction.....	51
2 Materials and methods	52
2.1 Data collection	52

2.2	Calculating effects sizes and defining explanatory variables.....	54
3	Results.....	55
3.1	Effects of percent defoliation.....	55
3.2	Effect of tree age.....	56
4	Discussion.....	56
5	References.....	58

Chapitre 3 : Pine growth response to processionary moth defoliation across a stand chronosequence..... 63

1	Introduction.....	64
2	Materials and methods.....	66
2.1	Study area	66
2.2	Experimental design (natural defoliation).....	66
2.3	Artificial defoliation experiment.....	67
2.4	Stem growth variables.....	68
2.5	Leaf traits related to photosynthesis capacity	69
2.6	Stem carbohydrates and mineral contents.....	70
2.7	Statistical analyses	70
3	Results.....	71
3.1	Impacts of Pine Processionary defoliation on tree growth the following year.....	71
3.2	Artificial defoliation.....	74
3.3	Second year impact of PPM defoliation on tree growth	75
3.4	Impacts of Pine Processionary defoliation on tree traits	76
3.4.1	Impact of defoliation and tree age on leaf traits	76
3.4.2	Impact of defoliation and tree age on sapwood mineral contents.....	77
3.4.3	Carbohydrates responses to defoliation and tree age.....	77
3.5	Tree mortality.....	80
4	Discussion.....	80
4.1	PPM and artificial defoliation significantly reduces stem growth	80
4.2	PPM defoliation may affect tree growth through photosynthesis disruption and then carbon resource limitation	80
4.3	Defoliation may also affect tree growth through nitrogen resource depletion.....	82
5	Conclusion.....	83
6	Acknowledgments.....	83
7	Appendix.....	84
7.1	Illustration and quality of the intra annual tree growth fitting	84
7.2	Estimation of residual leaf area the second year after defoliation.....	85
8	References.....	86

Chapitre 4 : Combined effects of defoliation and water stress on pine growth 97

1	Introduction.....	98
2	Materials & Methods.....	100

2.1	Site	100
2.2	Treatments and experimental design.....	101
2.3	Radial growth measures	103
2.4	Carbohydrates concentrations	103
2.5	Statistical analyses	106
3	Results.....	106
3.1	Annual Growth affected by both defoliation and water availability	106
3.2	Growth intra-annual dynamics:.....	108
3.3	Carbohydrates pools at the end of the season were affected by defoliation in all organs:	108
	Discussion:	113
3.4	Additive effects of defoliation and water stress on Pinus pinaster annual stem growth	113
3.5	Trees may rely on carbon and nitrogen reserves to mitigate the effects of defoliation.....	115
3.6	Water stress effects	116
4	Conclusions	117
5	Acknowledgments.....	117
6	References:	118
 Chapitre 5 : Discussion générale :		125
1	Quantifier les pertes de croissance radiale en fonction de l'intensité de défoliation par la processionnaire du pin.....	125
1.1	Des pertes de croissance significatives dès les plus faibles niveaux de défoliation	125
1.2	Des dégâts bien plus importants pour de fortes défoliations.....	126
1.3	La relation perte de croissance – intensité de défoliation : le cas de <i>Thaumetopoea pityocampa</i> sur <i>Pinus pinaster</i>	126
1.4	Effets des défoliations sur plusieurs années.....	128
2	Comprendre la réponse physiologique du pin maritime à une défoliation	129
2.1	La réponse écophysiologique de l'arbre hôte.....	129
2.2	Variabilité ontogénique de la réponse à la défoliation	131
3	L'effet combiné du stress hydrique et de la défoliation sur la croissance du pin maritime	134
3.1	Des effets additifs de la défoliation et du stress hydrique sur la croissance radiale du pin maritime	134
3.2	Les effets combinés de la défoliation et du stress hydrique via une limitation en ressource	134
4	Prédire l'impact des défoliations sur la productivité des forêts :.....	136
4.1	Changement d'échelle spatiale :.....	136
4.1.1	... à l'échelle de la parcelle:	136
4.1.2	... à l'échelle du massif	137
4.1.3	... à l'échelle de la France et de l'Europe :.....	138
4.2	Changement d'échelle temporelle :.....	138
4.2.1	Le caractère cyclique des niveaux de population de l'insecte et l'effet du changement climatique sur l'amplitude, la fréquence et l'intensité des pullulations de l'insecte.....	138
4.2.2	La susceptibilité et vulnérabilité de l'arbre hôte à des défoliations répétées et les caractéristiques de la résilience post défoliation de l'arbre à plus long terme.	139
4.2.3	La résilience de l'arbre face au cumul de stress biotiques et abiotiques.....	139
5	Références :	140

Chapitre 1

Introduction générale.

Introduction générale

1 De l'importance de la santé des forêts dans la régulation du climat

Devant la forte hausse des émissions de gaz à effet de serre d'origine anthropique (Boden et Blasing, 2011), tout porte à croire que le changement climatique va encore s'accroître dans les prochaines années. Les conséquences prédites, incluant de nombreuses perturbations des systèmes naturels et socio-économiques (IPCC 2007) font de l'atténuation des changements climatiques un enjeu majeur du XXI^{ème} siècle. Dans ce contexte, les forêts sont et seront à la fois acteurs et récepteurs des changements climatiques en cours. Afin de préserver l'ensemble des services écosystémiques et des fonctions environnementales des forêts, il est donc crucial de comprendre l'impact des changements climatiques sur la production primaire des forêts. En effet, dans un paysage où la population mondiale et donc la consommation énergétique globale vont croissantes, les experts du GIEC (IPCC 2011) préconisent une intensification de la politique de remplacement des énergies fossiles en développant le portefeuille des énergies renouvelables et parmi elles le bois énergie. De plus, les forêts jouent un rôle prépondérant dans le système climatique, notamment par leur contribution à la séquestration du dioxyde de carbone (CO₂), un des principaux gaz à effet de serre.

Les forêts mondiales renferment 861.1 milliards de tonnes de carbone (GtC) dont 362.6 dans la biomasse vivante, 72.6 dans le bois mort et 425.6 dans le sol et la litière (0-1m). Ce stock était en augmentation nette de 1.2±0.8 GtC par an sur la période 2000-2007 (in Loustau et Bosc, 2012), une augmentation qui résulte d'un accroissement moyen de la production de biomasse des forêts en place de 2.5 GtC par an (soit 26.4% des émissions d'origine humaine entre 2000 et 2007), contrebalancée par une perte nette par déforestation de 1.2 GtC par an (Pan et al., 2011). Les travaux récents montrent aussi que les forêts tempérées d'Europe représentent un puits de carbone important (Nabuurs et al. 2003, Loustau 2010) et que leur production primaire nette (NPP) a augmenté de 67% au cours des 50 dernières années (Ciais et al. 2008b). Les raisons évoquées relèvent de plusieurs facteurs. Certains sont imputables aux changements globaux tels que les effets fertilisants du CO₂ atmosphérique et des dépôts azotés, alors que d'autres sont à relier aux changements des pratiques culturales telles que la sélection variétale ou la restructuration des couverts (rajeunissement, ...). A court terme (1^{er} tiers du 21^{ème} s.), les modèles suggèrent que ces mêmes facteurs auront un effet

positif sur la production forestière à venir (Loustau et al. 2005, Ciais et al. 2008b, Dezi et al. 2010). Cependant, sur une plus longue durée, les effets du changement climatique pourraient inverser la tendance (Ciais et al. 2008b, Dezi et al. 2010), avec des effets négatifs sur le fonctionnement primaire des forêts en raison des contraintes micrométéorologiques et des changements dans les régimes de perturbations tels que les sécheresses, les feux, les tempêtes et les agents biotiques (Granier et al. 2007, Sohngen 2008, Nabuurs et al. 2008, Logan et al. 2003, Netherer and Scholf 2010). Parmi les perturbations biotiques, les dégâts causés par les insectes ravageurs devraient augmenter en raison notamment de la hausse des températures (Robinet and Roques 2010), réduisant la capacité des forêts à stocker du carbone, et donc à atténuer les causes du changement climatique. Ainsi les prémices du réchauffement global ont récemment déclenché une pullulation gigantesque de scolytes en Colombie britannique (Bentz et al. 2010), causant la mort de millions d'arbres et convertissant cette forêt en source de carbone atmosphérique (Kurz et al. 2008). Un cercle vicieux est donc en marche (Figure 1).

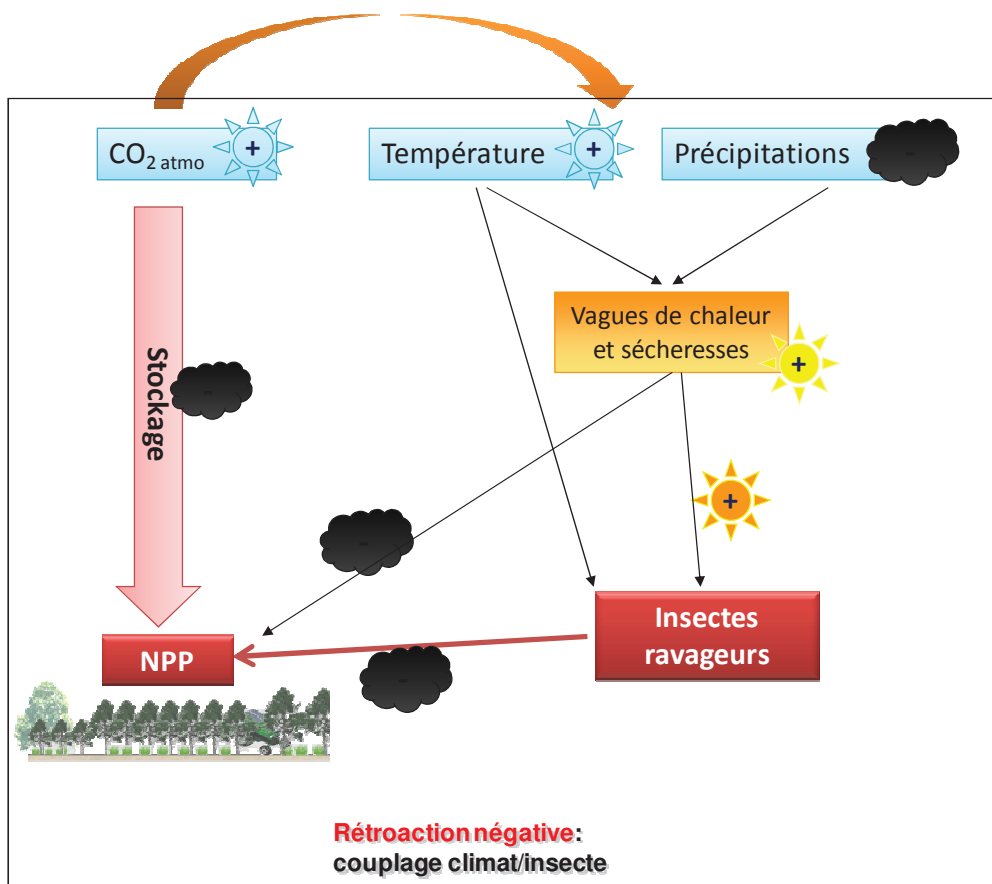


Figure 1 : Les effets favorables du changement climatique sur les ravageurs forestiers pourraient affecter le rôle de stockage de carbone des forêts et ainsi aggraver l'augmentation des taux de gaz à effet serre et leurs effets sur le climat (Rétroaction négative). (NPP = Net Primary Production)

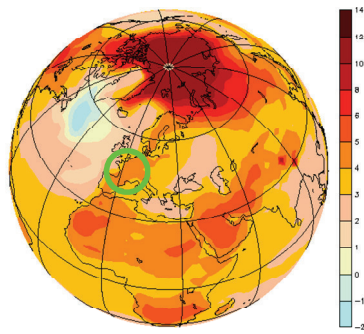
Plus spécifiquement, les insectes défoliateurs, qu'ils soient permanents ou cycliques, peuvent impacter de manière significative la productivité des forêts. Contrairement à certains ravageurs causant la mort systématique de l'arbre hôte, les dégâts des insectes défoliateurs sont plus difficiles à prédire et à intégrer dans les modèles (Pinkard et al. 2011). D'une part l'effet des défoliations sur la croissance et la productivité des arbres reste mal compris, intégrant de nombreux processus écophysologiques au-delà d'une simple réduction de la photosynthèse. D'autre part la réponse des défoliateurs aux changements climatiques est elle-même difficile à évaluer car il y a trop peu d'études sur l'effet des hausses de température ou de la sécheresse sur ces ravageurs (Jactel et al. 2011).

La température et les précipitations représentent les vecteurs déterminants des bilans énergétiques et hydriques des écosystèmes en général et sont donc des variables ayant une influence directe sur la productivité des écosystèmes forestiers. Par ailleurs, les études françaises sur l'évolution future du climat (Dufresnes et al. 2006, Braconnot et Terray 2007, Braconnot et al. 2009) ont permis de prédire l'évolution de ces paramètres clés via l'utilisation de modèles climatiques développés au sein de l'Institut Pierre Simon Laplace (IPSL) et du Centre National de la Recherche en Météorologie (CNRM). La Figure 2 montre l'anomalie de températures et de précipitations (2090-2100 versus 2000-2009), centrée sur l'Europe, suivant un scénario de type A2 (+3.4°C fourchette [2- 5.4°C] à l'horizon 2100 par rapport à la période 1980-1999).

Malgré des différences d'intensité dans les anomalies prédites, les deux modèles français convergent vers une augmentation des températures moyennes annuelles et un déficit pluviométrique annuel accentué sur la France à la fin de ce siècle. A plus fine échelle, et toujours selon les scénarios climatiques régionalisés disponibles, la région Sud-Ouest est exposée à une augmentation de la durée et de l'intensité des sécheresses estivales au cours des prochaines décennies (Loustau et al. 2005, Déqué et Cloppet 2010). Ces observations et projections nous amènent à proposer un schéma global intégrant les interactions entre contraintes abiotiques (température, précipitations) et biotiques (dégâts d'insectes ravageurs) pesant sur la productivité des écosystèmes forestiers (Figure 1).

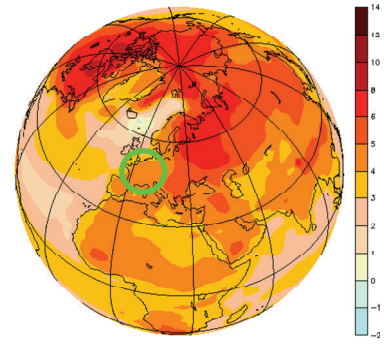
Anomalie de la température moyenne annuelle

Modèle du CNRM



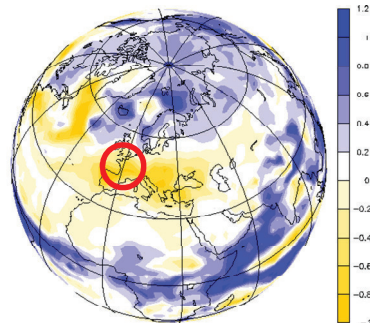
IPCC / CNRM - SRESA2 scenario - Anomalies de la temperature (deg C)
(2090-2099) comparee a (2000-2009)

Modèle de l'IPSL

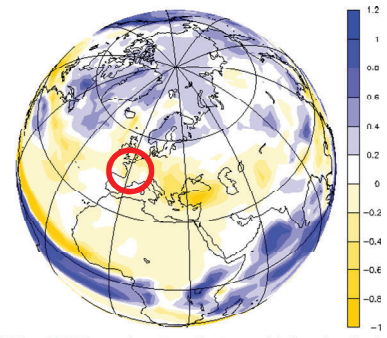


IPCC / IPSL - SRESA2 scenario - Anomalies de temperature (deg C)
(2090-2099) comparee a (2000-2009)

Anomalie des précipitations



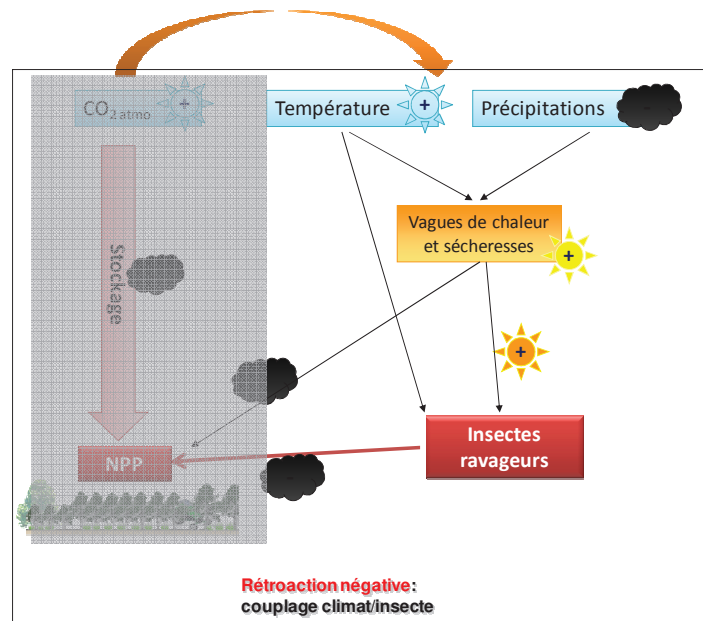
IPCC / CNRM - SRESA2 scenario - Anomalies des precipitations (mm/jour)
(2090-2099) comparee a (2000-2009)



IPCC / IPSL - SRESA2 scenario - Anomalies des precipitations (mm/jour)
(2090-2099) comparee a (2000-2009)

Figure 2 : Résultat des modèles français sur l'évolution des variables essentielles: température et précipitations; comparaison de la période 2090-2100 versus 2000-2009. (Schéma adapté de Braconnot et al. 2009)

2 Conséquences du changement climatique sur la performance des insectes forestiers



Les effets du climat sur les insectes dépendent de la variable climatique considérée, mais les mécanismes qui les produisent peuvent être classés en deux catégories importantes.

Les mécanismes directs agissent sur la physiologie de l'organisme, les performances alimentaires ou de dispersion ainsi que sur le cycle de vie de l'insecte concerné. Ces mécanismes directs, et en particulier ceux liés à la température, sont relativement bien compris et leurs effets ont pu être testés expérimentalement (Bergot et al. 2004, Battisti et al. 2005). Cependant, il est souvent difficile d'étendre ces connaissances aux réponses à l'échelle des populations et aux dommages associés.

Les mécanismes indirects affectent les performances de l'insecte via la modification par le climat de la résistance de l'arbre hôte ou de l'action des ennemis naturels, compétiteurs ou mutualistes. La plupart des travaux de recherche se sont focalisés sur ces mécanismes indirects tels que les modifications de la vigueur et de la résistance/susceptibilité de l'arbre hôte attribuables à la sécheresse ou au feu (Rouault et al. 2006), et les changements de composition chimique et/ou physique des tissus de l'arbre influençant leur qualité nutritionnelle pour les insectes herbivores (Larsson 2002).

2.1 L'effet de la température sur la performance des insectes

L'effet de la température peut se traduire par un changement des températures moyennes ou par un changement de fréquence et d'amplitude des températures extrêmes. Les modèles climatiques prédisent une augmentation graduelle à la fois des températures moyennes annuelles, avec en particulier de plus fortes températures hivernales moyennes, et une augmentation des incertitudes et des anomalies météorologiques (Solomon et al. 2007). La majorité des insectes répondent de manière positive à l'augmentation des températures car ce sont des organismes poïkilothermes. Ces réponses sont intimement liées à leur physiologie, leur taux de développement ou de survie, et peuvent en partie déterminer la distribution géographique de ces espèces. Parce que beaucoup d'espèces d'insectes sont limitées par des températures trop basses, des conditions plus chaudes favorisent leur survie notamment pendant les périodes critiques hivernales (Leather et al. 1993). En conséquence, la distribution géographique de nombreuses espèces peut rapidement évoluer ou a déjà évolué vers de plus hautes latitudes et altitudes avec les changements du climat (Bale et al. 2002). Le gel, en particulier, est un facteur déterminant pour la survie de nombreux insectes et peut causer de fortes mortalités pour les espèces à développement précoce dans la saison (Leather et al. 1993). Les pullulations d'insectes pourraient donc devenir plus fréquentes car l'augmentation des températures améliore leur survie et accélère leur développement, augmentant ainsi leur abondance (Battisti 2006, Cannon 1998). Les réponses des espèces aux anomalies de températures sont elles plus difficiles à prévoir et pourraient dépendre des capacités d'adaptation de l'espèce. Les changements des régimes de température pourrait aussi influencer la croissance, le niveau de stress et les défenses de l'arbre hôte ou encore la régulation par les ennemis naturels. Cependant, il est important de signaler que les effets de la température sont quelquefois difficiles à séparer des effets d'autres variables climatiques liées telles que la sécheresse.

2.1.1 Effets directs de la température sur les insectes:

Les températures hivernales définissent les capacités de survie, les niveaux de population et la distribution géographique de beaucoup d'espèces d'insecte. La distribution de *Rhyacionia buoliana* est limitée au nord par des températures inférieures à -28°C et celle de *Lymantria dispar* par l'isotherme de -32°C . Pour *Elatobium abietinum*, la température qui permet un taux de survie de 50% se situe entre -6.5°C et 14.5°C . La mortalité des œufs d'*Operophtera brumata* et *Epirrita autumnata* augmente considérablement en dessous de -33°C (Dajoz, 2000). La distribution nordique de nombreuses espèces est donc

majoritairement limitée par les températures hivernales et non par la distribution de leur hôte. Leur répartition géographique peut donc évoluer rapidement avec l'augmentation des températures moyennes hivernales. Un bon exemple est celui de la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*) qui a progressé de 90 km au nord de la Loire en France pendant les trente dernières années. Une augmentation des températures hivernales serait à l'origine de la survie des larves et de la progression du front de migration (Battisti et al. 2005). Des températures basses peuvent aussi limiter les populations d'autres ravageurs du pin et du chêne (Szujecki 1998). Les jeunes larves de *Panolis flammea* (Den et Schiff.) et *Diprion pini* L. sont très sensibles aux faibles températures. Un gel tardif peut se traduire par une mortalité importante des jeunes larves de *Tortrix viridana* L. alors qu'un gel précoce peut tuer les œufs de *Lymantria dispar* L. Les larves d'*Euproctis chrysorrhoea* L. supportent mal les températures basses au printemps. Un autre exemple illustrant l'effet direct de l'augmentation des températures hivernales est *Elatobium abietum*, le principal défoliateur de l'épicéa au Royaume Uni, dont la population, l'intensité et la fréquence des défoliations causent de plus en plus de mortalité (Evans et al. 2002).

La mortalité pendant la phase de dormance est également un facteur déterminant car il contrôle l'abondance de certaines espèces d'insecte (Pitts and Wall 2005). Des températures hivernales plus douces peuvent se traduire par une mortalité plus importante des adultes, des larves et des pupes (Irwin et Lee 2000). Les larves et pupes en hibernation auraient un métabolisme plus coûteux et épuiseraient plus vite leurs réserves, diminuant leur chance de réussir leur développement (Pitts et Wall 2005). En effet, une étude sur le long terme des insectes ravageurs des arbres et arbustes aux Pays-Bas a montré que depuis 1985, les insectes hivernant au stade œuf (e.g. *Operophtera brumata*, *Erannis defoliara* et *Thaumetopoea processionea*) sont devenus plus abondants que les insectes hivernant aux stades larvaire, nymphal ou adulte (Moraal et al. 2004, Moraal et Jagers op Akkerhuis, 2008). Cette période a vu des hivers chauds et humides plus fréquents malgré le fait que d'autres facteurs doivent être pris en compte (changement de la composition ou de la gestion des forêts) (Moraal et Jagers op Akkerhuis 2008).

2.1.2 Effets indirects de la température sur les insectes:

2.1.2.1 Via l'arbre hôte...

La température peut affecter la réponse des insectes via (i) un effet sur la physiologie ou le statut de défense de l'arbre hôte ou (ii) via la synchronisation entre l'arbre hôte et son insecte associé.

Le gel peut être un facteur déterminant modifiant l'aptitude des arbres à résister ou à compenser une attaque d'insecte. Bernadski (1983) a montré en Pologne que les arbres fragilisés des suites de deux hivers très rigoureux (1928/29 et 1962/63) ont été plus vulnérables aux dégâts de défoliateurs et de xylophages. Dans le cas des xylophages, les dommages mécaniques provoqués par le gel offrent aux insectes des points d'entrée dans l'écorce et le bois (Hartmann et Blank 1992, Oszako 2007).

La synchronisation arbre-insecte est un facteur important pour beaucoup de guildes d'insectes s'alimentant de manière précoce dans la saison comme *Operophtera brumata*, car la ponte des œufs doit être synchronisée avec le débourrement et l'apparition des feuilles (Evans et al. 2002). Les années où un décalage physiologique est observé entre l'insecte et son hôte, les densités de population des Lépidoptères herbivores et les dommages associés sont réduits (Visser et Holleman 2001, Jepsen et al. 2009). Avec le changement climatique, le débourrement va très probablement être avancé par l'augmentation des températures pendant les mois d'hiver et de printemps ; au Pays-Bas, le débourrement du chêne a déjà été avancé de plus de 20 jours au 20^{ème} siècle (Moraal et al. 2004). Certaines espèces évoluent rapidement et s'adaptent à ces changements de phénologie du débourrement, assurant ainsi le maintien de la synchronie arbre-insecte. Par exemple, la sélection semble avoir favorisé le génotype *Operophtera brumata* caractérisé par un développement lent des œufs, car la température augmente plus rapidement la croissance des larves de l'insecte que celle de son arbre hôte *Quercus robur* (van Asch et al. 2007).

2.1.2.2 ...ou Via les ennemis naturels

Peu d'études se sont intéressées aux effets de l'augmentation de la température sur les ravageurs via l'effet sur leurs ennemis naturels (parasitoïdes, prédateurs ou pathogènes). C'est pourquoi des exemples dans d'autres écosystèmes doivent être utilisés pour illustrer les mécanismes potentiels (Stacey 2003, Hance et al. 2007, Thomson et al. 2010). Les études mesurant les effets de la température sur les ennemis naturels, et plus spécifiquement les parasitoïdes, de manière expérimentale (Bezemer et al. 1998) ou en utilisant des gradients

d'altitude imitant l'augmentation des températures (Hodkinson 2005), suggèrent souvent une augmentation du parasitisme avec la température. Cependant, les mécanismes sous-jacents sont très largement méconnus. Des températures plus chaudes pourraient affecter directement la physiologie et la biologie des ennemis naturels de l'insecte ou indirectement les relations parasitoïde/ pathogène et proies/ prédateurs à travers des mécanismes variés.

A l'aide d'un travail de terrain concernant *E. autumnata*, Virtanen et Neuvonen (1999) ont montré que les taux de parasitismes étaient positivement corrélés avec la température pendant la période larvaire. De fort taux de parasitisme réduiraient donc les dégâts sur les feuilles. D'autant plus que les larves parasitées mangent moins (Ammunét et al. 2009) que celles ayant échappé aux parasites. Virtanen et Neuvonen (1999) ont suggéré que dans un climat futur fait d'étés plus chauds, les pullulations de *E. autumnata* pourraient donc s'avérer moins intenses. De même, des hivers plus chauds sont favorables aux nématodes entomopathogènes et aux spores de champignons susceptibles de contaminer les larves et les pupes d'insectes. Les adultes, larves ou pupes hivernant dans le sol sont plus vulnérables au nématode que les œufs passant l'hiver dans le houpier.

L'effet direct de très hautes températures sur les parasitoïdes a été récemment synthétisé par Hance et al. (2007). Ces températures élevées peuvent diminuer la fécondité, la mobilité et la capacité d'orientation et leurs capacités d'apprentissage. Des effets similaires sont attendus sur les pathogènes et prédateurs. Cependant, alors que des températures extrêmes sont attendues comme défavorables aux ennemis naturels, elles pourraient largement être contrebalancées par les effets favorables de l'augmentation des températures moyennes hivernales (Stacey 2003).

L'augmentation des températures affecte également les relations ravageur-ennemis naturels et plus particulièrement leur synchronisation temporelle (Thomson et al. 2010). La phénologie des herbivores et des ennemis naturels réagit souvent à différents seuils et répond à différents stimulus environnementaux et l'augmentation de la température peut donc affecter la synchronie de leurs cycles de vie (Dunn 1952, Van Nouhuys and Lei 2004, Thomson et al. 2010). Des températures plus chaudes pourraient également permettre la migration des insectes qui échapperaient ainsi au moins partiellement à leurs ennemis naturels dans des régions nouvellement colonisées (Menendez et al. 2008).

2.2 L'effet de la sécheresse sur la performance des insectes

La sécheresse est un phénomène climatique complexe influencé simultanément par la température et par le manque de précipitation. Ce phénomène a une importance particulière dans les régions méditerranéennes et il est connu pour affecter la croissance de l'arbre, augmenter son niveau de stress et réduire sa résistance aux bioagresseurs avec des effets à long terme sur la composition des forêts, leurs structure et fonctionnement (Moore et Allard 2008). La vague de chaleur et la sécheresse associée qui a frappé l'Europe de l'Ouest en 2003 a eu des conséquences sérieuses sur la santé et la productivité des forêts (Annals of Forest Sciences, special issues 63 (6) 2006).

Même si l'évolution des régimes de précipitations est plus difficile à anticiper que celle des températures, les modèles prédisent dans la plupart des cas une diminution des précipitations estivales en Europe (Blenkinsop et Fowler 2007). En particulier, une diminution des chutes de pluies annuelles est attendue sur le bassin méditerranéen où la saison sèche pourrait être rallongée d'un mois (Giannakopoulos et al. 2009).

Plusieurs articles de synthèses ont listé des exemples de pullulations d'insectes en Europe en réponse à la sécheresse. Une récente méta-analyse a étudié l'effet de la sécheresse sur les dégâts d'insectes forestiers (Jactel et al. 2012). En moyenne, les ravageurs primaires vivant dans le bois causent moins de dommage sur des arbres stressés hydriquement. Les ravageurs primaires vivant dans le feuillage (défoliateurs) causent plus de dégâts sur des arbres stressés hydriquement. Les dégâts d'insectes secondaires augmentent avec la sévérité du stress hydrique.

2.2.1 Effets directs de la sécheresse

L'effet de la baisse des précipitations sur la physiologie des insectes herbivores et sur leur développement est méconnu. On suppose qu'une faible humidité de l'air pourrait augmenter la mortalité de l'insecte via une déshydratation (Rouault et al. 2006). Au contraire, de fortes pluies pourraient balayer de petits insectes vivants à la surface de l'écorce, comme les pucerons et les cochenilles ; ces derniers pourraient donc bénéficier de périodes de sécheresse prolongées (Speight et Wainhouse 1989). La survie de plusieurs insectes défoliateurs tels que la processionnaire du pin (Dulaurent et al. 2012), *Opherata brumata* ou les tenthrèdes comme *Pristiphora abietina* (Speight et Wainhouse 1989), qui se métamorphosent dans la partie superficielle du sol, pourraient être favorisée par une diminution de l'humidité du sol. Dans les régions montagneuses, de plus courtes périodes de

couverture neigeuse seraient défavorables pour les insectes bénéficiant de l'isolation thermique de la neige contre le gel comme certains scolytes (Speight et Wainhouse 1989, Ayres et Lombardero 2000, Netherer et Schopf 2010).

2.2.2 Effets indirects de la sécheresse

2.2.2.1 via l'attractivité de l'hôte...

Après un stress hydrique sévère, les vibrations émanant de la cavitation des tissus de xylème pourraient attirer les insectes tels que les xylophages ou les scolytes (Raffa 2001, in Rouault et al. 2006). L'écorce et le bois des arbres stressés peuvent libérer des composés chimiques (terpènes et alcools) attractifs pour les agents secondaires tels que les xylophages et scolytes (Kelsey et Joseph 2001, in Rouault et al. 2006). Le stress hydrique pourrait aussi favoriser la production de phéromones d'agrégation par les scolytes qui sont dérivés des composés monoterpéniques de l'arbre hôte (Byers 2004 et Rouault et al. 2006).

2.2.2.2 ...via la qualité nutritionnelle de l'hôte...

La sécheresse peut affecter la qualité nutritionnelle de l'arbre hôte pour les insectes herbivores via une altération du contenu en eau, en carbone et en azote.

Pour les arbres sévèrement stressés, des teneurs en eau réduites rendent le feuillage plus coriace, diminuant l'impact des insectes herbivores tels que certains lépidoptères ou hyménoptères (Rouault et al. 2006, Netherer et Schopf 2010). Le contenu en eau de la plante hôte est ainsi corrélé positivement à la croissance des larves d'*Epirrita autumnata* (Henriksson et al. 2003, in Rouault et al. 2006), d'*Operophtera brumata* (Tikkanen and Lyytikäinen-Saarenmaa 2002, in Rouault et al. 2006), de *Thaumetopoea pityocampa* (Hodar et al. 2002, dans Rouault et al. 2006) et de *Diprion pini* (Pasquier-Barre et al. 2001). Le contenu en eau est aussi critique pour le métabolisme primaire des plantes influençant ainsi la synthèse du carbone et donc les provisions de sucres pour les insectes herbivores. Cette réduction des sucres dans l'écorce des conifères pourrait également ralentir le développement des scolytes et des champignons qu'ils transportent (Speight et Wainhouse 1989).

La sécheresse peut dans certains cas favoriser l'alimentation des insectes ravageurs (Mattson et Haak 1987). Le stress hydrique peut mener à l'augmentation du taux d'acides aminés suite à l'hydrolyse de protéines entraînant une augmentation du contenu en azote (White 1984 dans Huberty et Denno 2004). Les insectes défoliateurs par exemple, peuvent

avoir de meilleures performances sur des arbres soumis à un stress hydrique modéré car les concentrations en azote foliaire sont plus fortes (Larsson et Björkman 1993).

2.2.2.3 ... via les métabolites secondaires impliqués dans la résistance de l'arbre

Les métabolites secondaires (terpènes, tannins, alcaloïdes), impliqués dans la résistance de l'arbre, sont souvent en plus forte concentration dans le feuillage des arbres stressés, ce qui peut affecter la performance des larves de lépidoptères comme *O. brumata* sur *Quercus robur* (Buse et Good 1996, in Rouault et al. 2006).

La sécheresse diminue la synthèse d'oléorésine normalement utilisée pour éjecter les scolytes de leurs galeries sous l'écorce (Lieutier 2004). La résistance de l'arbre stressé est dans ce cas réduite par le stress.

Cependant, si la résistance de l'arbre hôte aux attaques de scolytes diminue avec le stress, un stress hydrique modéré mènerait à une meilleure résistance via une modification de l'allocation des réserves vers la production de défenses chimiques (Herms et Mattson 1992). Les réserves carbonées seraient utilisées pour la synthèse de molécules de défense (phénols et terpénoïdes) se traduisant par une meilleure résistance de l'arbre hôte aux attaques d'insectes (Speight and Wainhouse 1989, Herms et Mattson 1992, Lieutier 2004). Dans leurs méta-analyses, Koricheva et al. (1998) montrent une augmentation des sucres et des aminoacides libres avec le stress hydrique et Jactel et al. (2012) un niveau de dégâts de xylophages secondaires plus faible sur les arbres ayant subi un stress hydrique limité.

2.3 En résumé : l'effet du climat sur les insectes défoliateurs

La performance des insectes défoliateurs nous semble plus spécifiquement intéressante à analyser. En effet, l'impact des défoliateurs, cycliques ou permanents, sur la productivité à court et long terme des forêts est difficile à appréhender et dépend dans un premier temps des performances du défoliateur. Le climat affectant la performance des insectes défoliateurs, il rajoute un niveau de complexité à l'étude de leur impact. Voici donc en résumé les effets attendus du changement climatique sur les dommages d'insectes défoliateurs:

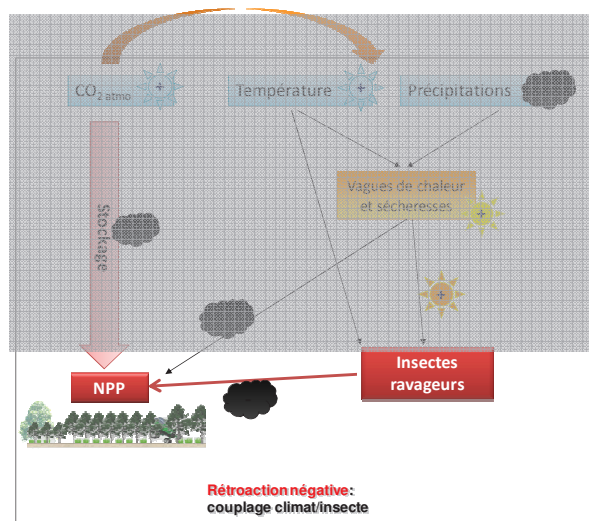


L'augmentation des températures est susceptible d'avancer la date du débourrement, affectant la synchronisation entre le défoliateur et son hôte et diminuant ainsi les densités et dommages de défoliateurs. *Cependant, certains défoliateurs mettent en place une réponse adaptative rapide au changement de phénologie de leur hôte, ou ne sont pas affectés par la phénologie de débourrement foliaire (défoliateurs de conifères).*

- 😞 Le contenu réduit en eau rend le feuillage plus coriace pour les herbivores.
- 😞 La sécheresse peut augmenter la mortalité des défoliateurs par déshydratation
- 😞 Une sécheresse modérée favorise la synthèse de composés de défenses affectant la performance du défoliateur.
- 😞 Effet indirect **défavorable** de l'augmentation des températures sur les dégâts de défoliateurs via l'augmentation du parasitisme.
- 😊 Effet direct **positif** de l'augmentation des températures sur la fréquence, l'intensité et la distribution géographique des défoliations.
- 😊 La survie des défoliateurs pendant la métamorphose (dans le sol) peut être **favorisée** par une plus faible humidité du sol.
- 😊 La sécheresse **favorise** l'alimentation des ravageurs via l'augmentation de l'azote foliaire.
- 😊 Effet indirect **favorable** de l'occurrence d'évènements extrêmes tel que le gel (les hivers rigoureux) qui rend l'arbre hôte plus vulnérable aux dégâts de défoliateur.
- 😊 Effet indirect **favorable** de températures extrêmes (chaudes) pour les défoliateurs car elles sont défavorables aux ennemis naturels (parasites, pathogènes et prédateurs).
- 😊 Effet indirect **favorable** de l'augmentation des températures qui peut **favoriser** les pullulations de défoliateurs en affectant la synchronisation temporelle et spatiale du couple ravageur-ennemis naturels

Les changements climatiques vont donc très probablement modifier le comportement des insectes ravageurs affectant ainsi l'intensité et la fréquence de leurs pullulations. Les insectes défoliateurs en particulier, à l'image de la processionnaire du pin, semblent majoritairement favorisés par les changements climatiques et devraient donc affecter la croissance et la survie des arbres de manière significative, en consommant une part plus importante de leur feuillage et donc en réduisant leur activité photosynthétique. Il convient donc de mieux estimer cet impact.

3 De la réponse de l'arbre à la défoliation



La réponse de l'arbre à la défoliation a fait l'objet de nombreuses études. Néanmoins, notre compréhension mécanistique de la réponse de l'arbre à la défoliation reste fragile (Agrawal 2005). En plus de son effet souvent négatif sur la biomasse totale et la productivité de l'arbre (Chen et al. 2002), la défoliation est aussi la cause de réponses physiologiques variées affectant différents métabolismes. Ces réponses sont loin d'être faciles à cerner car de très nombreux facteurs interviennent. Il apparaît cependant que la réponse de l'arbre à la défoliation dépend surtout :

- des caractéristiques de la défoliation et donc de l'agent défoliateur
- des caractéristiques de l'arbre hôte, du peuplement et des facteurs environnementaux

3.1 Caractéristique d'une défoliation et réponse de l'arbre hôte

3.1.1 L'intensité de la défoliation

La réponse de l'arbre hôte dépend d'abord de l'**intensité** de la défoliation (Kolb et al. 1999, Piene et Little 1990). La défoliation affectant l'arbre dans un premier temps par une dégradation de l'appareil photosynthétique, il est donc logique de considérer que la réponse de l'arbre est proportionnelle à l'intensité de la défoliation (Kulman 1971).

Cependant la défoliation affecte également les réserves carbonées et leur allocation dans les différents organes de la plante (Mc Naughton and Chapin 1985, Eyles et al. 2009). Les sucres non-structuraux, généralement considérés comme une réserve d'énergie pour la biosynthèse, pourraient jouer un rôle de tampon permettant un maintien de la croissance malgré l'altération de la photosynthèse engendrée par la défoliation (Eyles et al. 2009, Pinkard et al. 2011). De même d'autres études ont montré que les plantes pouvaient compenser l'effet d'une défoliation (Trumble et al. 1993, Harris and Turner 1994, Heichel and Turner 1983), en augmentant l'efficacité des processus de photosynthèse (augmentation de l'assimilation de CO₂) sur le feuillage résiduel ou en produisant des repousses (Heichel and Turner 1983, Reich et al. 1993, Quentin et al. 2010). La réponse de la croissance des arbres à la défoliation pourrait donc ne pas être linéaire, intervenant seulement au-delà d'un certain seuil minimum de perte foliaire. En effet, de faibles défoliations pourraient ne pas affecter (Reich et al. 1993, Vanderklein et Reich 1999) ou même augmenter la croissance en biomasse (Harris 1974, McNaughton 1983). En tous cas, la biomasse des plantes ne semble pas être toujours réduite en proportion de la réduction de la surface foliaire (Harris 1974, Bassman et al. 1982, Reich et al. 1993).

3.1.2 La période et la récurrence des défoliations

La réponse de l'arbre hôte dépend aussi du timing de la défoliation (Honkanen et al. 1994, Wainhouse 2005). Par exemple, une défoliation tardive provoque de plus importantes pertes de croissance pour l'*Eucalyptus* (*Eucalyptus globulus*) qu'une défoliation de début de saison (Pinkard et al. 2007). L'effet du timing de la défoliation pourrait notamment dépendre des dynamiques journalière et saisonnière des réserves carbonées de l'arbre hôte (Loescher et al. 1990, Webb et Kilpatrick 1993).

La répétition des épisodes de défoliation (Vanderklein and Reich 1999) peut également influencer la réponse de l'arbre hôte. Des défoliations répétées peuvent provoquer des dégâts plus importants et de plus longue durée. Par exemple, Mayfield (2005) constate une perte de croissance significative du pin blanc (*Pinus strobus*) suite à deux années consécutives de défoliation par le pamphile à tête rouge (*Acantholyda erythrocephala* (L.)) et cette perte de croissance s'aggrave avec les années pour atteindre un maximum de 97% de pertes après cinq ans de défoliations cumulés. Inversement, Ives et Nairn (1966) observent une diminution de la croissance radiale du Mélèze (*Larix laricina*) rapidement après une défoliation partielle de l'arbre; les années suivantes de défoliation ne provoquent aucune perte de croissance supplémentaire.

3.1.3 Le patron de défoliation

L'effet de l'herbivorie sur l'arbre varie avec l'organe consommé (Haukioja et al. 1990). Ainsi la consommation d'un bourgeon peut avoir un effet positif sur la croissance en modifiant le pattern de dominance apicale de l'arbre hôte (Honkanen et al. 1994). De même la réponse de l'arbre hôte à la perte foliaire semble dépendre de l'âge et de la position du feuillage endommagé (Haukioja et al. 1990, Honkanen et al. 1994, Pinkard et al. 2006). Par exemple, pour l'Eucalyptus, une défoliation de la partie haute du houppier a un impact plus important sur la croissance que la partie basse du houppier (Pinkard et al. 2006). Honkanen (1994) a montré par ailleurs que la position de la pousse défeuillée modulait la réponse en croissance des pousses situées au dessus et en dessous de cette pousse. Mayfield et al. (2005) proposent également que la cohorte d'aiguille défoliée, liée au choix du défoliateur, explique l'absence ou la présence d'un délai entre les réponses en croissance du haut et du bas du tronc pour l'épicéa, le pin et le sapin.

3.2 Caractéristiques et vulnérabilité de l'arbre hôte

3.2.1 L'essence de l'arbre hôte

Le degré de vulnérabilité aux défoliations par les insectes varie en fonction de l'essence de l'arbre (Vanderklein and Reich 1999) et/ou de son génotype (Sanchez-Martinez and Wagner 1994). Par exemple les chênes (*Quercus spp.*) survivent fréquemment à des épisodes répétés de défoliation par le Bombyx disparate alors que les pruches du Canada (*Tsuga canadensis* L. Carr) peuvent mourir des suites d'un seul épisode de défoliation (Campbell et Sloan 1977, Twery 1990).

Des regroupements d'espèces de plante en fonction de leur réponse à la défoliation (groupes fonctionnels) ont été tentés (Feeny 1976, Mooney and Gulmon 1982, Coley 1988). Bryant et al. (1983) par exemple ont proposé que cette réponse dépende de la longévité des feuilles. L'hypothèse d'une sensibilité plus importante des arbres à feuilles persistantes à une défoliation a ainsi été avancée compte tenu du coût initial en carbone plus élevé de remise en place de leur feuillage par rapport aux arbres à feuilles caduques.

Cependant, cette hypothèse ne considérait pas les mécanismes de compensation (principalement photosynthétique) à la perte de feuillage engendrée par la défoliation (Harris 1974, Heichel et Turner 1983, Trumble et al. 1993). Le niveau de défoliation au-delà duquel la compensation est insuffisante pour éviter une perte de production varie lui aussi très

largement en fonction des espèces (Pinkard et Beadle 2000). Par exemple, cette limite est assez haute pour l'Eucalyptus, connu pour son taux de croissance très élevé, qui peut complètement et rapidement compenser une défoliation de 50% (Pinkard et Beadle 1998). Cette limite est souvent bien en deçà pour les autres espèces (Hoogesteger et Karlsson 1992, Reich et al. 1993, Layne and Flore 1995, Lavigne et al. 2001) ce qui suggère un lien avec le taux de croissance intrinsèque de l'espèce. Le pin rouge (*Pinus resinosa*) par exemple ne peut compenser l'effet d'une défoliation au-delà de 25% de dégâts (Reich et al. 1993).

De plus, une partie significative des réserves carbonées (Li et al. 2002) et d'azote (Millard et al. 2001) semble présente dans le feuillage chez les conifères. Pour ces derniers, la défoliation peut donc potentiellement provoquer une exportation significative de ressources carbonées et azotées augmentant la vulnérabilité des conifères à une défoliation. Toujours chez les conifères (*Pinus cembra*), une restauration rapide des réserves carbonées après défoliation a été observée (Li et al. 2002; Roitto et al. 2003). Ce résultat suggère que la vulnérabilité des conifères ne pourrait s'expliquer par la seule limitation carbonée puisque celle-ci se révèle transitoire (Palacio et al. 2011, 2012).

3.2.2 L'ontogénie de l'arbre hôte

Seules quelques études fondées sur des observations nous donnent des indications au sujet de l'évolution de la susceptibilité et de la vulnérabilité de l'arbre hôte à une défoliation en fonction de son âge. Les études expérimentales s'intéressant à l'effet de l'âge sur la réponse de l'arbre hôte à une défoliation sont elles très rares (Quentin et al. 2011).

L'âge pourrait d'abord modifier la probabilité de l'arbre à être attaqué. Par exemple, Taylor et Mac Lean (2009) ont observé que l'intensité de la pullulation de la tordeuse des bourgeons de l'épinette augmente avec l'âge du peuplement. De même, seuls les pins maritimes de plus de 5 à 7 ans sont infestés par la processionnaire du pin (obs. pers.).

Ensuite la vulnérabilité de l'arbre à une défoliation pourrait également augmenter avec l'âge. Des études ont rapporté de plus fort taux de mortalité liés à la tordeuse de l'épinette pour des arbres plus âgés (Baskerville 1975). Mac Lean (1980) a ainsi constaté 42% de mortalité dans des jeunes peuplements immatures et 85% de mortalité dans des peuplements matures de sapin baumier (*Abies balsamea*). Une explication possible serait le ralentissement naturel de la croissance du sapin baumier à partir de 70-90 ans (Bakuzis et Hansen 1965, Porter et al. 2001, Taylor et Mac Lean 2005).

La majorité des études expérimentales sur l'effet des défoliations pour la croissance des arbres se s'est concentrée sur des jeunes arbres (<3 ans) (Quentin et al. 2011). Les jeunes arbres sont en effet souvent très réactifs à la défoliation (Boege, 2005) et plus faciles à étudier d'un point de vue logistique que les plus vieux arbres. Malheureusement, une telle approche empêche de connaître et de comprendre l'importance de l'ontogénie et donc de la taille de l'arbre hôte dans sa réponse à une telle perturbation. Le ratio carbone/nutriments, les capacités de réserve carbonée et le rapport biomasse des pousses / des racines augmentent avec l'âge et la taille de l'arbre alors que le taux de croissance et l'activité métabolique eux diminuent (Medhurst et al. 1999) ce qui suggère une réponse différenciée à la défoliation en fonction de l'âge. Mais l'effet de la défoliation sur l'architecture du houppier des vieux arbres (Buck-Sorlin and Bell 2000, Ericsson et al. 1980, Krause and Raffa 1996 and Puntieri et al. 2006) et leur capacité à réallouer de la biomasse (Krause and Raffa 1996) et des ressources (Boege 2005 and Ericsson et al. 1980) sont méconnues.

Parmi le peu d'études expérimentales disponibles sur des arbres relativement grands, les pins rouges (*Pinus resinosa* Hook.) âgés de 10 ans voient leur croissance radiale immédiatement réduite des suites de la défoliation (Krause et Raffa 1996). Les Eucalyptus après fermeture du couvert (4 ans !) répondent, quant à eux, de manière identique aux jeunes peuplements (1-2 ans) et sont capables de compenser, en terme de croissance, pour une défoliation de 45% du houppier (Quentin et al. 2011).

Il semble cependant que la tolérance des arbres à de nombreux stress environnementaux augmente avec l'âge de l'arbre, principalement en raison de l'accumulation des carbones non structuraux (Niinemets 2010). En effet, la fraction de biomasse du tronc et des racines augmente avec la taille de l'arbre (Messier et Nikinmaa 2000, Claveau et al. 2005). De plus, la concentration en sucre non structuraux augmente aussi avec la taille de l'arbre. Les réserves en carbones non structuraux (amidon et sucres solubles) dans le tronc et les racines augmentent donc avec l'âge de l'arbre et sont potentiellement mobilisables en cas de stress car la croissance serait plus inhibée par les stress que la photosynthèse chez les arbres plus âgés (Körner 2003, Sala et Hoch 2009). Il conviendrait donc de vérifier cet effet pour la défoliation, notamment en développant des études expérimentales appropriées.

3.2.3 Une vulnérabilité accrue à la défoliation en cas de stress abiotique

Les facteurs environnementaux peuvent affecter la réponse de l'arbre à la défoliation (Prins et Verkaar 1992, Hinkanen et al. 1999, Eyles et al. 2009). Les stress abiotiques tels que

la sécheresse, les feux ou le gel semblent ainsi augmenter la vulnérabilité de l'arbre hôte à une défoliation (Davidson et al. 2001). Inversement, la richesse minérale ou la disponibilité en eau peuvent augmenter les taux de photosynthèse et donc le taux de compensation après défoliation (Prins et Verkaar 1992, Otronen et Rosenlund 2001, Suzuki et Takano 2004). La disponibilité en eau et en nutriments pour la plante hôte peut aussi avoir l'effet inverse car elle peut favoriser la performance et la ponte des ravageurs, augmentant ainsi la sévérité de leurs dommages (Forkner et Hunter 2000, Lower et Orians 2003, Rekhi et al 2004, Prudic et al. 2005). Cependant, compte de tenu de la pauvreté de la littérature sur ce sujet, la réponse de l'arbre aux effets combinés d'une défoliation et d'un stress abiotique (tel que le stress hydrique) est encore méconnue (Quentin et al. 2011).

4 Structure du manuscrit de thèse :

L'impact des défoliateurs sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers, contrairement à celui d'autres ravageurs comme les scolytes, est difficile à prédire. En effet, ne tuant pas immédiatement son hôte, l'effet des défoliations sur la productivité de l'arbre est le résultat de nombreux mécanismes qu'il faut de surcroit intégrer à différentes échelles spatiales et temporelles. Les enjeux portés par l'étude de la défoliation sont d'autant plus importants que les pullulations d'insectes défoliateurs semblent actuellement favorisées par l'évolution du climat.

L'objectif de ce travail est de mieux estimer et comprendre l'effet des défoliations de la processionnaire du pin sur le pin maritime. Les pullulations de la processionnaire du pin sont cycliques et sont favorisées par l'évolution du climat prédite comme particulièrement intense dans le Sud-Ouest de la France. Il est donc d'importance majeure d'évaluer et de comprendre l'impact de ce défoliateur sur la productivité de l'essence majoritaire dans le massif des Landes de Gascogne, première région forestière de France pour la production de biomasse ligneuse. Le pin maritime et la processionnaire du pin sont des organismes bien connus et ce modèle d'étude semble particulièrement pertinent pour répondre à quelques unes des nombreuses problématiques concernant l'impact des défoliations sur la production primaire des forêts.

4.1 Choix des modèles biologiques :

4.1.1 *Le pin maritime dans le massif des landes de Gascogne:*

Le modèle principal de notre étude est la forêt de plantation de pin maritime du Sud-Ouest de la France (massif des Landes de Gascogne). Cette forêt mono-spécifique présente une grande homogénéité de composition avec près d'un million d'hectares de peuplements purs (soit la plus grande forêt de plantation d'Europe), avec donc un risque important que les dommages forestiers s'étendent sur de vastes surfaces. En effet, une plus grande sensibilité des forêts pures aux dégâts d'insectes a été démontrée (Jactel et al. 2007). Les peuplements étant conduits en futaie régulière, le massif présente également une homogénéité de structure malgré un morcellement avéré. Ce massif a également été choisi pour sa représentativité des forêts de plantations du Sud-Ouest de l'Europe, région européenne proportionnellement la plus affectée par les insectes et maladies (10 % de la surface forestière), les tempêtes (6,1 %) et les feux de forêts (1,3 %) contre 2,7 %, 2,1 % et 0,1 % respectivement pour la moyenne des 27 pays de l'Union en 2005 (MCPFE, 2007). De plus, selon le même rapport, ces forêts de plantations voient leurs surfaces augmenter constamment en Europe (de 10,9 à 13,3 millions d'hectares entre 1995 et 2010). A l'échelle mondiale, elles devraient contribuer à près de 50 % de la production de bois d'ici 2015 (FAO - FRA 2005). Du fait de leur forte productivité, ces plantations forestières alimentent d'importantes filières « bois-papier » et s'orientent désormais vers la production de « bois énergie ». La problématique développée dans ce travail de thèse pourrait donc trouver un écho particulier auprès des gestionnaires et décideurs en charge de la productivité et de la santé de ces forêts.

Enfin, l'homogénéité des conditions pédo-climatiques de ce type d'écosystème forestier, comparativement aux forêts naturelles, rend plus facile le contrôle expérimental ou la prise en compte des contraintes environnementales qui peuvent interférer avec l'effet des défoliations. Le massif landais est soumis à un climat océanique atlantique caractérisé par une sécheresse estivale récurrente. Ces conditions permettent donc de bien tester l'effet des interactions entre défoliations et stress hydrique sur la croissance du pin maritime.

4.1.2 *La processionnaire du pin :*

La processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*, Dennis & Schiffer-Müller) (Lepidoptera, Notodontidae) est le principal insecte défoliateur du pin et du cèdre du Sud de l'Europe (Devkota et Schmidt 1990, Masutti and Battisti, 1990) et du Nord de l'Afrique (FAO 2010). Pendant les 10 dernières années, son aire géographique s'est étendue en latitude et

altitude probablement en réponse à l'augmentation des températures hivernales (Battisti et al. 2005, Robinet et al. 2007). Les niveaux d'infestation de la processionnaire connaissent des phases de pullulation cycliques tous les 6 à 8 ans (Robinet 2006).

Le cycle de vie de la processionnaire est généralement annuel mais peut s'étendre sur plusieurs années en fonction de la durée de la diapause nymphale et selon les conditions du milieu, montrant une forte plasticité phénologique de l'espèce en fonction de la latitude et de l'altitude (Démolin 1974). La phase adulte du cycle de vie de la processionnaire a été précisément décrite par Démolin (1969). Dans le Sud-Ouest de la France, l'émergence des adultes a lieu au cours de l'été, entre la fin du mois de juin et la fin du mois d'août. Le papillon gagne rapidement un emplacement surélevé proche (tige, herbe, branche) pour s'envoler. A la tombée de la nuit, les femelles émettent une phéromone sexuelle pour attirer les mâles. Après accouplement, la femelle recherche un arbre hôte pour pondre. Elle le choisit en fonction de sa silhouette (Démolin 1969) ou peut-être de composés volatiles d'origine terpénique (Zhang et al. 2003, Paiva et al. 2010). La ponte, en forme de manchon autour de deux aiguilles de l'année, contient en moyenne 100 à 200 œufs.

Les œufs éclosent en été, entre 30 et 45 jours après l'accouplement. La vie larvaire comporte 5 stades, de L1 à L5, au cours desquels les chenilles d'une même ponte resteront groupées pour s'alimenter. Du fait d'un développement hivernal, ce gréganisme est essentiel à leur survie. Au stade L1, les chenilles tissent un réseau de soies très léger autour de la ponte (appelé pré-nid). Dès l'arrivée des premiers froids, la colonie entreprend le tissage d'un nid d'hiver qui capte les rayons du soleil et lui permet de résister aux températures basses (Démolin 1965). La nuit, lorsque la température dépasse 0°C, les chenilles quittent le nid pour s'alimenter (Hoch et al. 2009). Les chenilles commencent par se nourrir des vieilles aiguilles mais peuvent également se nourrir des aiguilles de l'année si nécessaire, jusqu'à défolier l'arbre hôte entièrement.

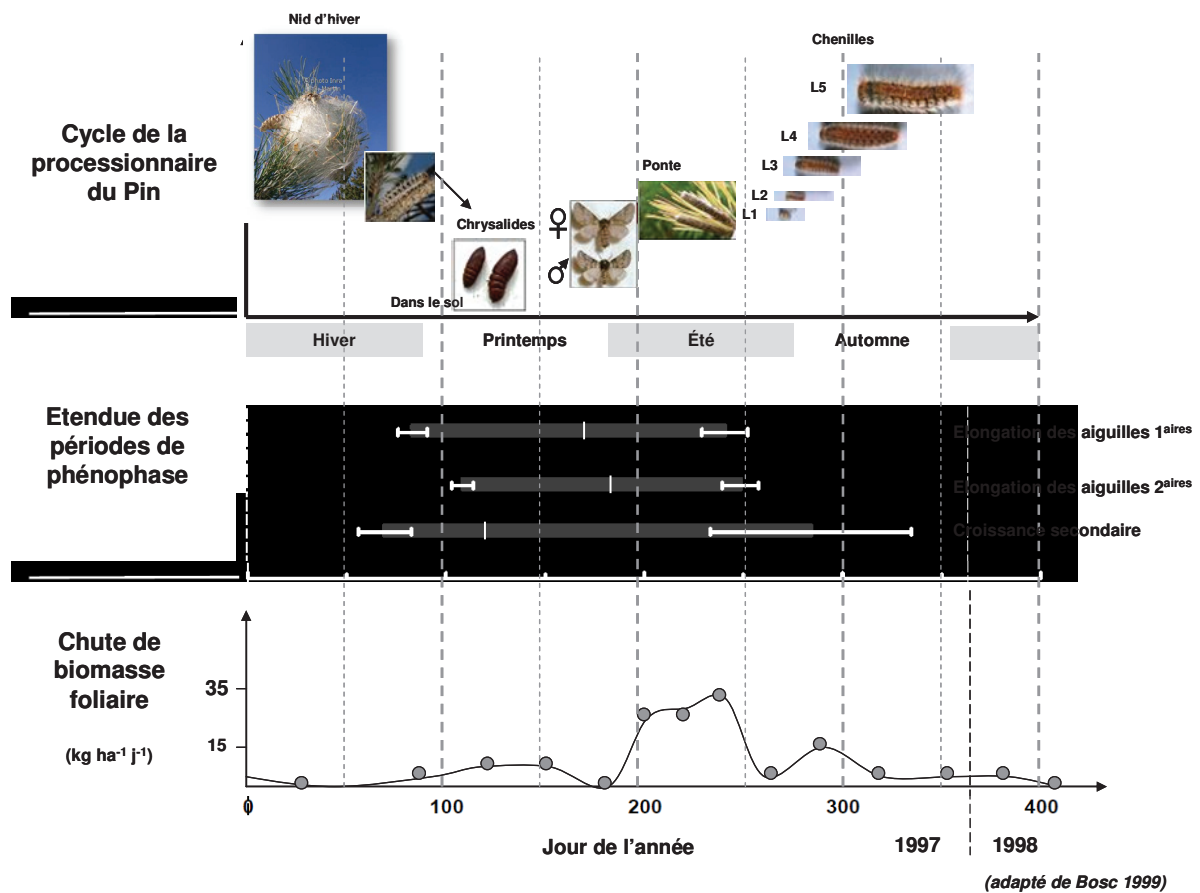


Figure 3 : Comparaison du cycle biologique de la processionnaire du pin et de la phénologie foliaire du pin maritime.

La procession de nymphose, qui donne son nom vernaculaire à l'espèce, a lieu en général à la fin de l'hiver entre décembre et mars. Les chenilles parvenues à maturité descendent le long du tronc de l'arbre hôte pour trouver une zone de sol éclairée et meuble en bordure de parcelle et s'y enfouir (Démolin 1971). Les chrysalides de processionnaire du pin survivent mieux dans le sol des milieux ouverts que sous couvert forestier (de pin ou de feuillus), du fait d'une température et d'une humidité plus élevées (Dulaurent et al. 2012). Après l'enfouissement, la chenille se transforme en chrysalide et entre en diapause pour une durée d'environ 4 mois, mais qui peut se prolonger jusqu'à deux ou trois ans dans le cas de conditions défavorables (Démolin 1974).

4.2 Objectifs et structure de la thèse

Objectif n°1 : Quantifier la relation entre intensité de la défoliation et perte de croissance

Un bon nombre d'études a évalué les pertes de croissance engendrées par les défoliations des processionnaires du pin et du cèdre. Cependant, comme pour beaucoup d'insectes défoliateurs (Wainhouse 2005), des méthodes variées ont été utilisées pour quantifier ces pertes de croissance : mesure de l'accroissement de cernes (dendrochronologie), comparaison des circonférences, hauteurs ou volume entre arbres défoliés et non défoliés ou comparaison avant et après défoliation de la croissance d'un même arbre. La diversité de ces approches méthodologiques rend difficile l'évaluation quantitative de la relation entre perte de croissance et intensité des défoliations de processionnaires. Notre 1^{er} objectif se résume à :

- (i) Déterminer si les défoliations de processionnaires affectent significativement la croissance des pins et des cèdres. L'enjeu est de synthétiser de manière quantitative les résultats de toutes les études publiées sur le sujet jusqu'en 2011, à l'échelle de l'aire de distribution des processionnaires (du Sud de l'Europe au Nord de l'Afrique). La méta-analyse permet, en s'appuyant sur un ensemble d'outils statistiques, de combiner les résultats d'études indépendantes afin d'évaluer l'effet global d'un facteur particulier et d'étudier l'effet de covariables (comme l'âge des arbres).
- (ii) Profiter de la pullulation exceptionnelle de processionnaire du pin durant l'hiver 2009-2010 pour caractériser de manière expérimentale la relation liant perte de croissance chez le pin maritime et intensité de la défoliation par *T. pityocampa*. La notation de l'intensité de défoliation (de 0 à 100%) et les mesures de croissance sont homogènes sur tout le dispositif.

Objectif n°2 : Mieux comprendre la réponse de l'arbre hôte aux défoliations

- **Quels sont les mécanismes physiologiques sous-jacents à l'effet de la défoliation sur l'arbre hôte ?**

La littérature rapporte des réponses variées de l'arbre hôte à la défoliation et les réponses aux contraintes carbonées et azotées imposées par la défoliation sont encore méconnues

(Eyles et al 2009, Pinkard et al. 2010). Elles pourraient pourtant permettre de mieux comprendre les réponses en croissance à la défoliation.

L'objectif est donc de comprendre en quoi les ressources carbonées et azotées guident les réponses en croissance du pin maritime à la défoliation par la processionnaire du pin.

- **Ontogénie et réponse de l'arbre à la défoliation**

L'étude de l'effet défoliation sur des arbres d'âges contrastés est très peu documentée. Beaucoup d'études se sont concentrées sur des arbres jeunes pour des raisons logistiques. Quantifier et tenter de comprendre les réponses à une défoliation pour des arbres d'âges variés est digne d'intérêt à la fois pour :

- ✓ Les gestionnaires et propriétaires forestiers qui sont concernés par l'effet de la défoliation sur des peuplements de tous âges.
- ✓ La communauté scientifique pour qui l'étude d'arbres à différents stades de développement pourrait éclaircir les mécanismes écophysologiques sous-jacents à l'effet de la défoliation.

Objectif n°3 : Analyser l'effet combiné d'un stress hydrique et de défoliations par la processionnaire du pin pour mieux anticiper les conséquences du changement climatique

Alors que la très grande majorité des études ne s'intéressent, dans le cadre du changement climatique, qu'à l'effet d'un seul type de stress, nous pensons que le risque principal à court terme pouvant fragiliser les écosystèmes forestiers est la multiplication des stress pouvant être de nature différente et subits concomitamment ou successivement.

Dans le cadre du massif Landais, les défoliations de processionnaire sont souvent couplées à des épisodes de sécheresse estivale. Or les effets cumulés d'une défoliation et d'un stress hydrique sur la croissance des arbres et les mécanismes sous-jacents n'ont fait l'objet que de très rares études expérimentales à travers le monde...

Nous avons donc développé une étude expérimentale sur le terrain où défoliation artificielle et stress hydrique ont été appliqués conjointement sur des pins maritimes de 10 ans. L'objectif était de quantifier et de comprendre la réponse de l'arbre en croissance à la combinaison de ces deux stress biotique et abiotique.

Objectifs transverses	Article 1 :	Article 2	Article 3
	Méta-analyse	Etude expérimentale	Etude expérimentale
Quantifier la relation entre l'intensité de défoliation et la perte de production	Revue bibliographique des pertes de croissance dues aux espèces du genre <i>Thaumetopoea</i> chez le pin et le cèdre	Effet d'un épisode de défoliation naturelle exceptionnel sur la croissance radiale du pin maritime	Effet d'une défoliation artificielle
Mieux comprendre la réponse de l'arbre hôte à la défoliation	Effet de l'âge	Effet de l'âge et réponse écophysologique de l'arbre hôte	Réponse écophysologique de l'arbre hôte
Observer et comprendre la combinaison d'aléas biotiques et abiotiques			Effets combinés de la défoliation et du stress hydrique

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

- (i) Revue quantitative de l'effet des défoliations des processionnaires sur différentes espèces de pins et de cèdres.
- (ii) Etude de l'effet d'un gradient d'intensité de défoliation naturelle de la processionnaire du pin sur une chrono-séquence de pin maritime.
- (iii) Effet combinés du stress hydrique et de la défoliation.

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

5 Références

- Agrawal A.A. 2005. Future directions in the study of induced plant responses to herbivory. *Entomol. Exp. Appl.*, 115: 97–105
- Ayres, M. P., Lombardero, M. J. (2000) Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *The Science of the Total Environment*, 262, 263-286.
- Bakuzis E.V. and Hansen H.L. 1965. Balsam Fir, *Abies Balsamea* (Linnaeus) Miller: A Monographic Review. The University of Minnesota Press, Minneapolis, MN. 445p.
- Bale J.S., Masters G.J., Hodkinson I.D., Awmack C., Bezemer T.M., Brown V.K., Butterfield J., Buse A., Coulson J.C., Farrar J., Good J.E. G., Harrington R., Hartley S., Hefin Jones T., Lindroth R.L., Press M.C., Symrnioudis I., Watt A.D. and Whittaker J.B. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8, 1-16.
- Baskerville, G. 1975. Spruce budworm - super silviculturist. *For. Chron.* 51: 4–6.
- Bassman J.H., Dickmann D.I. 1982. Effects of defoliation in the developing leaf zone on young *Populus x euramericana* plants. I. Photosynthetic physiology, growth, and dry weight partitioning. *Forest Sci.*, 28: 599–612.
- Battisti A., Stastny M., Netherer S., Robinet C., Schopf A., Roques A., and Larsson S. 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological applications* 15 : 2084-2096.
- Battisti A. Stastny M., Buffo E. and Larsson S. 2006. A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology*, 12, 662–671.
- Bentz B., Regniere J. and Fettig, C.J. 2010. Climate change and bark beetles of the Western United States and Canada: direct and indirect effects. *Bioscience*, 60: 602-613.
- Bergot M., Cloppet E., Perarnaud V., Deque M., Marcais B. and Desprez-Loustau M.L. 2004. Simulation of potential range expansion of oak disease caused by *Phytophthora cinnamomi* under climate change. *Global Change Biology*. 10: 1539–1552.

- Bernadzki E., 1983. Zamieranie jodły w granicach naturalnego zasięgu (in Polish). [in]: Białobok S. (ed.), Jodła pospolita – *Abies alba* Mill. Nasze Drzewa Leśne. Warszawa, PAN – Instytut Dendrologii: 483–501.
- Bezemer TM, Jones TH, Knight KJ (1998) Long-term effects of elevated CO₂ and temperature on populations of the peach potato aphid *Myzus persicae* and its parasitoid *Aphidius matricariae*. *Oecologia* 116:128–135
- Blenkinsop S., Fowler H.J. 2007. Changes in European drought characteristics projected by the PRUDENCE regional climate models. *Int. J. Climatol.* 27: 1595–1610
- Boden T., et Blasing T. 2011. Recording high 2010 Global carbon dioxide emission from fossil-fuel combustion and cement manufacture: carbon dioxide information analysis centre (CDIAC).
- Boege K. 2005. Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *Am. J. Bot.* 92: 1632-1640.
- Braconnot P., Terray L. 2007. Etude des simulations climatiques réalisées par l'IPSL et Météo-France. Livre Blanc Escrime, 1ère édition. 70p.
- Braconnot P., Dufresne J.L, Salas y Méliá D. et Terray L. 2009. Analyse et modélisation du changement climatique. Livre Blanc Escrime, 2ème édition. 81p.
- Bryant JP, Tuomi J, Niemala P. 1988. Environmental constraint of constitutive and long-term inducible defenses in woody plants. In: Spencer KC, ed. Chemical mediation of coevolution. New York, USA: American Institute of Biological Sciences, 367-389.
- Buck-sorlin, GH., Bell, AD. 2000. Crown architecture in *Quercus petraea* and *Q-robur*: the fate of buds and shoots in relation to age, position and environmental perturbation, *Forestry*, Oxford Univ Press, 73: 331-349.
- Buse A. and Good J. 1996. Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and budburst in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change. *Ecol. Entomol.* 21: 335–343.
- Byers J.A. 2004. Chemical ecology of bark beetles in a complex olfactory landscape In: Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis, F. Lieutier, K.R. Day, A.

- Battisti, J.C. Grégoire and H.F. Evans (Eds.), 89-134, Kluwer Academic Press, ISBN 1-4020-2240-9, Dordrech, The Netherlands.
- Campbell R.W. and Sloan A.J. 1977. Forest stand responses to defoliation by the gypsy moth. For. Sci. Monogr. 19. 34pp.
- Cannon RJC. 1998. The implications of predicted climate change for insect pests in the UK, with emphasis on non-indigenous species. *Global Change Biology*, 4, 785–796.
- Chen Z., Kolb T.E., Clancy K.M. 2002. Effects of artificial and western spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) defoliation on growth and biomass allocation of Douglas-fir seedlings. *J. Econ. Entomol.* 95: 587–594
- Ciais P., Schelhaas M.J., Zaehle S., Piao S.L., Cescatti A., Liski J., Luysaert S., Le-Maire G., Schulze E.-D., Bouriaud O., Freibauer A., Valentini R. and Nabuurs G. J. 2008b. Carbon accumulation in European forests. *Nature Geoscience*, 1:425-429.
- Claveau Y., Messier C., Comeau P.G., 2005. Interacting influence of light and size on aboveground biomass distribution in sub-boreal conifer saplings with contrasting shade tolerance. *Tree Physiology*, 25: 373-384.
- Coley PD. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia*. 74: 531-536.
- Dajoz R. 2000. Insects and forests. The role of diversity and insects in the forest environment. Paris, Intercept Ltd/Editions Technique et Documentation/Lavoisier Publishing. 668p.
- Davidson C. B., Johnson E., Gottschalk K. W. and Amateis R. 2001. Prediction of stand susceptibility and gypsy moth defoliation in coastal-plain mixed pine-hardwoods. *Canadian Journal of Forest Research*, 31: 1914-1921.
- Démolin G., 1965. Grégarisme et subsocialité chez *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Nids d'hiver activité de tissage. Actes du 5ème Congrès U.I.E.I.S., 69-77.
- Démolin G., Delmas, J., 1967. Les éphippigères (Orthoptères Tettigonidae) prédateurs occasionnels, mais importants de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Entomophaga* 12, 399-401.

- Démolin G., 1969. Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance écologique. *Annales des Sciences Forestières* 26, 81-102.
- Démolin G., 1971. Incidences de quelques facteurs agissant sur le comportement social des chenilles de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lepidoptera) pendant la période des processions de nymphose. Répercussion sur l'efficacité des parasites. *Annales de Zoologie, Ecologie Animale La lutte biologique en forêt, Pont-à-Mousson, 12-14 novembre 1969*, 1-56.
- Démolin G., 1974. Réflexions générales sur la diapause et les diapauses renforcées chez la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Denis et Schiff. LepidopteraThaumetopoeidae. *Compte-rendu de la Direction Générale de la Recherche Scientifique et Technique*.
- Déqué M, Cloppet E. 2010. Possible future climates over France. In « Forest, carbon cycle and climate change», D. Loustau coord., EdsQuae, Versailles 311p.
- Dezi, S., B.E. Medlyn, G. Tonon and F. Magnani. 2010. The effect of nitrogen deposition on forest carbon sequestration: a model-based analysis. *Global Change Biol.* 16: 1470-1486.
- Dufresne JL, Salas y Mélia D., Denvil S., Tyteca S., Arzel O., Bony S., Braconnot P., P. Brockmann P., Cadule P., Caubel A., Chauvin F., Déqué M., Douville H., Fairhead L., Fichet T., Foujols MA, Friedlingstein P., Grandpeix J.Y., Gueremy J.F., Hourdin F., Idelkadi A., Krinner G., Levy C., Madec G., Marquet P., Marti O., Musat I., Planton S., Royer J.F., Swingedow D., Voldoire A. 2006. Simulation de l'évolution récente et future du climat par les modèles du CNRM et de l'IPSL. *La Météorologie*, 55 : 45-59.
- Dulaurent A.M., Porte A.J., van Halder I., Vetillard F., Menassieu P., Jactel H. 2012. Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agricultural and Forest Entomology* 14: 19-27.
- Dunn, J.A. 1952. The Effect of Temperature on the Aphid-Ladybird Relationship. 2nd Report of the National Vegetation Research Station, Wellesbourne, pp. 21–23.
- Ericsson A., Larsson S., and Tenow O. 1980. Effects of early and late season defoliation on growth and carbohydrate dynamics in Scots pine. *J. Appl. Ecol.* 17: 747–769.

- Evans H., N. Straw & A. Watt. 2002. Climate Change: Impacts on UK Forests. Chapter 8: Climate change implications for insect pests. Forestry Commission, Bulletin 125.
- Eyles A., Pinkard E.A., Mohammed C. 2009. Dynamics of biomass and resource allocation patterns following defoliation in *Eucalyptus globulus* grown under varying abiotic conditions. *Tree Physiol.* 29: 753–764
- Feeny P. 1976. Plant apparency and chemical defense. In: Wallace JW, Mansell RL, eds. Biochemical interactions between plants and insects. New York, USA: Plenum, 1-40.
- Forkner R. E., and Hunter M. D. 2000. What goes up must come down? Nutrient addition and predation pressure on oak herbivores. *Ecology* 81:1588–1600.
- Giannakopoulos C., Le Sager P., Bindi M., Moriondo M., Kostopoulou E., Goodess CM.. 2009. Climatic changes and associated impacts in the Mediterranean resulting from a 2°C global warming. *Global and Planetary Change* 68:209-224.
- Granier A., M. Reichstein N. Pregitzer, I.A. Janssens, E. Falge, P. Ciais, T. Grünwald, M. Aubinet, P. Berbigier, C. Bernhofer, N. Buchmann, O. Facini, G. Grassi, H. Ilvesniemi, P. Keronen, A. Knohl, B. Köstner, F. Lagergren, A. Lindroth, B. Longdoz, D. Loustau, J. Mateus, L. Montagnani, C. Nys, E. Moors, D. Papale, M. Peiffer, K. Pilegaard, G. Pita, J. Pumpanen, S. Rambal, C. Rebmann, A. Rodrigues, G. Seufert, J. Tenhunen, T. Vesala and Q. Wang. 2007. Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agric. For. Meteorol.* 143:123-145.
- Kolb T.E., Dodds K.A., Clancy K.M.. 1999. Effect of western spruce budworm defoliation on the physiology and growth of potted Douglas-fir seedlings. *Forest Sci.* 45: 280–291.
- Hance T., Baaren J. van, Vernon P., Boivin G. 2007. Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annual Review of Entomology*, 52: 107–126.
- Harris, J. A. 1974. The gum leaf skeletonizer *Uraba lugens* in Victoria. *For. Comm. Vict. For. Tech. Pap.* 2 1: 12-18
- Hartmann G., Blank R., 1992. Winterfrost, Kahlfrass und Prachtkäferbefall als Faktoren im Ursachenkomplex des Eichensterbens in Norddeutschland. *Forst u. Holz*, 47 (15): 443-452.

- Haukioja E., Ruohomaki K., Senn J., Suomela J., Walls M. 1990. Consequences of herbivory in the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*): importance of the functional organization of the tree. *Oecologia*. 82:2-37.
- Heichel G.H. and Turner N.C. 1983. CO₂ assimilation of primary and regrowth foliage of red maple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): response to defoliation. *Oecologia* 57: 14–19.
- Henriksson J., Haukioja E., Ossipov V., Ossipova S., Sillanpää S., Kapari L., Pihlaja K. 2003. Effects of host shading on consumption and growth of the geometrid *Epirrita autumnata*: interactive roles of water, primary and secondary compounds, *Oikos* 103: 3–16.
- Hermes D. A., Mattson W. J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67: 283-335.
- Hodar J., Zamora R., Castro J., 2002. Host utilisation by moth and larval survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in relation to food quality in three *Pinus* species, *Ecol. Entomol.* 27 : 292–301.
- Hodkinson, I.D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, 80, 489–513.
- Honkanen T., Haukioja E. and Suomela J. 1994. Effects of simulated defoliation and debudding on needle and shoot growth in Scots pine *Pinus sylvestris* – implications of plant source-sink relationships for plant-herbivore studies. *Funct. Ecol.* 8: 631–639.
- Honkanen, T., Haukioja E., and Kitunen V.. 1999. Responses of *Pinus sylvestris* branches to simulated herbivory are modified by tree sink/source dynamics and by external resources. *Funct. Ecol.* 13: 126-140.
- Hoogesteger J. and Karlsson P. S. 1992. Effects of defoliation on radial stem growth and photosynthesis in the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*). *Funct. Ecol.* 6: 317–323.
- Huberty A. F., Denno R. F. 2004. "Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis". *Ecology*. 85: 1383–1398.
- IPCC. 2007. Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the

- Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 18 p.
- IPCC. 2011. Summary for Policymakers. In: IPCC Special Report on Renewable Energy Sources and Climate Change Mitigation [O. Edenhofer, R. Pichs-Madruga, Y. Sokona, K. Seyboth, P. Matschoss, S. Kadner, T. Zwickel, P. Eickemeier, G. Hansen, S. Schlömer, C. von Stechow (eds)], Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Irwin, J. T. and Lee, R. E. 2000. Mild winter temperatures reduce survival and potential fecundity of the goldenrod gall fly, *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae). – *J. Insect Physiol.* 46: 655–661.
- Ives W. G. H. and Nairn L. D. 1966. Effects of Water Levels on the Overwintering Survival and Emergence of the Larch Sawfly in a Bog Habitat. *The Canadian Entomologist*, 98: 768-777.
- Jactel H. and Brockerhoff E.G. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology letters* 10: 835-848.
- Jactel H., Petit J., Desprez-Loustau ML., Delzon S., Piou D., Battisti A., Koricheva J. 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology*. 18: 267-276.
- Jepsen J.U., Hagen S.B., Karlsen S-R. and Ims R.A. 2009. Phase-dependent outbreak dynamics of geometrid moth linked to host plant phenology. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 276:4119–4128.
- Kelsey R. and Joseph G. 2001. Attraction of *Scolytus unispinosus* bark beetle to ethanol in water-stressed Douglas-fir branches, *For. Ecol. Manage.* 144: 229–238.
- Koricheva J., Larsson S., Haukioja E. 1998. Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. *Annual Review of Entomology*. 43: 195-216.
- Korner C. 2003. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 91: 4–17.
- Krause, S. C., and K. F. Raffa. 1996. Differential growth and recovery rates following defoliation in related deciduous and evergreen trees. *Trees Struct. Funct.* 10: 308-316.

- Kurz W. A., Dymond C. C., Stinson G., Rampley G. J., Neilson E. T., Carroll A. L., Ebata T., Safranyik L. 2008. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*. 452 : 987-990.
- Kulman H.M. 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. *Ann. Rev. Ent.* 16: 289-324.
- Larsson S., Björkman C. 1993. Performance of chewing and phloem feeding insects on stressed trees. *Scandinavian Journal of Forest Research* 8: 550-559.
- Larsson, S. 2002. Resistance in trees to insects – an overview of mechanisms and interactions. In: *Mechanisms and Deployment of Resistance in Trees to Insects* (Eds M.R. Wagner, K.M. Clancy, F. Lieutier & T.D. Paine). Kluwer pp. 1-29
- Lavigne M.B., Little C.H.A. and Major J.E. 2001. Increasing the sink:source balance enhances photosynthetic rate of 1-year-old balsam fir foliage by increasing allocation of mineral nutrients. *Tree Physiol.* 21:417–426.
- Layne D.R. and Flore J.A. 1995. End-product inhibition of photosynthesis in *Prunus cerasus* L. in response to whole-plant source-sink manipulation. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 120:583-599.
- Leather S.R., Bale J.S., and Walters K.F.A. 1993. *The Ecology of Insect Overwintering*. Cambridge University Press, Cambridge. 255 pp.
- Li M.H., Hoch G., Körner Ch. 2002. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees* 16: 331-337.
- Lieutier F. 2004. *Host resistance to bark beetles and its variations*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Loescher W.H., McCamant T. and Keller J.D.. 1990. Carbohydrate reserves, translocation and storage in woody plant roots. *HortScience* 25:274–281.
- Logan J.A. Regniere J., Powell JA. 2003. Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in ecology and the environment*. 1: 130-137.
- Loustau, D., A. Bosc, A. Colin, J. Ogée, H. Davi, C. Francois, E. Dufrene, M. Deque, E. Cloppet, D. Arrouays, C. Le Bas, N. Saby, G. Pignard, N. Hamza, A. Granier, N. Breda, P.

- Ciais, N. Viovy and F. Delage. 2005. Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. *Tree Physiol.* 25: 813-823.
- Loustau D. 2010. *Forests, carbon cycle and climate change*, QUAE, Versailles, 350 pp.
- Loustau D. et A. Bosc. 2012. Contraintes climatiques sur les forêts. *Innovations Agronomiques* 18. 71-86.
- Lower S.S. and Orians C.M. 2003. Soil nutrients and water availability interact to influence willow growth and chemistry but not leaf beetle performance. *Entomol. Exp. Appl.*, 107: 69-79.
- Mayfield AE, Douglas CA, Briggs RD. 2005. Radial growth impact of pine false webworm defoliation on eastern white pine. *Can J For Res* 35:1071–1086.
- McGuire S., Piao L., Rautiainen A., Sitch S. and Hayes D. 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 333: 988-993.
- McNaughton S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. – *Oikos* 40: 329–336.
- McNaughton S. J., Chapin F. S. 1985. Effects of Phosphorus Nutrition and Defoliation on C4 Graminoids from the Serengeti Plains. *Ecology*, 66: 1617–1629.
- Masutti L., et A. Battisti. 1990. *Thaumetopoea Pityocampa* (Den. & Schiff.) in Italy Bionomics and Perspectives of Integrated Control. *Journal of Applied Entomology* 110: 229-234.
- Mattson W., Haack R. 1987. *The role of drought stress in provoking outbreaks of phytophagous insects*, Academic Press, London.
- Medhurst J.L., Battaglia M., Cherry M.L., Hunt M.A., White D.A., Beadle C.L. 1999. Allometric relationships for *Eucalyptus nitens* (Deane and Maiden) Maiden plantations. *Trees*, 14: 91–101
- Menendez R., Gonzalez-Megias A., Lewis O.T., Shaw M.R., Thomas C.D. 2008. Escape from natural enemies during climate-driven range expansion: a case study. *Ecological Entomology*. 33: 413–421.

- Messier, C. and Nikinmaa E. 2000. Effects of light availability and sapling size on the growth, biomass allocation and crown morphology of understory sugar maple, yellowbirch and beech. *Ecoscience*, 7:345–356.
- Millard P., Hester A., Wendler R. and Baillie G. 2001. Interspecific defoliation responses of trees depend on sites of winter nitrogen storage. *Funct. Ecol.* 15:535–543.
- Mooney HA, Gulmon SL. 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *BioScience* 32: 198-205.
- Moore B.A., Allard G.B., 2008. Climate change impacts on forest health. Forest Health & Biosecurity Working Paper FBS/34E, Rome, FAO.
- Moraal L.G., Jagers op Akkerhuis G.A.J.M., Siepel H., Schelhaas M.J. and Martakis G.F.P. 2004. Shifts of insect pests on trees since 1946 in relation with climate change with remarks on the effects of nitrogen deposition, drought, forest composition and forest management. (in Dutch). Wageningen, Alterra-report 856. 68 pp.
- Moraal, L.G. and Jagers op Akkerhuis, G.A.J.M.. 2008. Impact of climate change on insect pests of trees. *Gewasbescherming* 39 : 239 - 240.
- Nabuurs, G.-J., M.J. Schelhaas, G.M.J. Mohren and C.B. Field. 2003. Temporal evolution of the European forest sector carbon sink from 1950 to 1999. *Global Change Biology*. 9: 152-160.
- Nabuurs, G.J., E. Thurig, N. Heidema, K. Armolaitis, P. Biber, E. Cienciala, E. Kaufmann, R. Makipaa, P. Nilsen, R. Petritsch, T. Pristova, J. Rock, M.J. Schelhaas, R. Sievanen, Z. Somogyi and P. Vallet. 2008. Hotspots of the carbon cycle in European forests. *Forest Ecology and Management*. 256: 194-200.
- Netherer S. et Scholf A. 2010. Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests-General aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management*. 259: 831-838.
- Niinemets U. 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*. 260: 1623-1639.

- Oszako T., 2007. Przyczyny masowego zamierania drzewostanów dębowych (in Polish). *Sylwan*, 151: 69-72.
- Otronen, M. and H.M. Rosenlund 2001. Morphological asymmetry and chlorophyll fluorescence in Scots pine (*Pinus sylvestris*): responses to variation in soil moisture, nutrients and defoliation. *Ann. Bot. Fenn.* 38:285–294.
- Paiva M. R., Mateus E., Santos M. H., Branco M. 2011. Pine volatiles mediate host selection for oviposition by *Thaumetopoea pityocampa* (Lep., Notodontidae). *Journal of Applied Entomology*. 135: 195–203.
- Palacio S., Paterson E., Sim A., Hester AJ, and Millard P. 2011. Browsing affects intra-ring carbon allocation in species with contrasting wood anatomy. *Tree physiology*. 31: 150–159.
- Palacio S., Hernández R., Maestro-Martínez M. and Camarero J. 2012. Fast replenishment of initial carbon stores after defoliation by the pine processionary moth and its relationship to the re-growth ability of trees. *Trees - Structure and Function*: 1-14.
- Pan, Y. D., R. A. Birdsey, J. Y. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi, W. A. Kurz, O. L. Phillips, A. Shvidenko, S. L. Lewis, J. G. Canadell, P. Ciais, R. B. Jackson, S. W. Pacala, A. D. McGuire, S. L. Piao, A. Rautiainen, S. Sitch and D. Hayes, 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333: 988-993.
- Pasquier-Barre F., Palasse C., Goussard F., Auger-Rozenberg M.-A., Géri C. 2001. Relationship of Scots pine clone characteristics and water stress to hatching and larval performance of the sawfly *Diprion pini* (Hymenoptera: Diprionidae), *Environ. Entomol.* 30: 1–6.
- Piene H. and Little C.H.A. 1990. Spruce budworm defoliation and growth loss in young balsam fir: artificial defoliation of potted trees. *Can. J. Forest Res.*20: 902–909.
- Pinkard E.A. and Beadle C.L. 1998. Above-ground biomass partitioning and crown architecture of *Eucalyptus nitens* following green pruning. *Can. J. Forest Res.*, 28: 1419–1427
- Pinkard, E.A. and Beadle, C.L. 2000. A physiological approach to pruning. *Int. For. Rev.* 2, 295-305.

- Pinkard E.A., Baillie C.C., Patel V., Paterson S., Battaglia M., Smethurst P.J., Mohammed C.L., Wardlaw T., Stone C. 2006. Growth responses of *Eucalyptus globulus* Labill. to nitrogen application and severity, pattern and frequency of artificial defoliation. *Forest Ecol. Manage.*, 229: 378–387.
- Pinkard E.A., Battaglia M., Mohammed C.L.. 2007. Defoliation and nitrogen effects on photosynthesis and growth of *EUCALYPTUS GLOBULUS*. *Tree Physiol.*, 27: 1053–1063.
- Pinkard E. A., Battaglia M., Bruce J., Leriche A., and Kriticos D. J. 2010. Process-based modelling of the severity and impact of foliar pest attack on eucalypt plantation productivity under current and future climates. *Forest Ecology and Management*, 259: 839–847.
- Pinkard E. A., Battaglia M., Roxburgh S. et O'Grady A. P. 2011. Estimating forest net primary production under changing climate: adding pests into the equation. *Tree physiology*. 31: 686-699.
- Pinkard E.A., Eyles A., O'Grady A. P. 2011. Are gas exchange responses to resource limitation and defoliation linked to source: sink relationships? *Plant Cell and Environment*. 34: 1652-1665.
- Pitts KM, Wall R. 2005. Winter survival of larvae and pupae of the blowfly, *Lucilia sericata* (Diptera : Calliphoridae) *Bulletin of Entomological Research*. 95:179-186
- Porter K.B., MacLean D.A., Beaton K.P. and Upshall J. 2001. New Brunswick Permanent Sample Plot Database (PSPDB v1.0): user's guide and analysis. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service – Atlantic Forestry Centre. Information Report M-X-209E. 65 p.
- Prins, A.H. and H.J. Verkaar. 1992. Defoliation: do physiological and morphological responses lead to (over) compensation? In *Pests and Pathogens. Plant Responses to Foliar Attack*. Ed. E.P.G. Ayres. BIOS Scientific Publishers, Oxford, pp 13–32.
- Prudic K.L., Oliver J.C. and Bowers M.D.. 2005. Soil nutrient effects on oviposition preference, larval performance, and chemical defence of a specialist insect herbivore. *Oecologia* 143: 578–587.

- Puntieri JG, Grosfeld J, Steconi M, Brion C, Azpilicueta MM, Gallo LA. Desarrollo temprano del roble (*Nothofagus obliqua*): un análisis arquitectural de procedencias. *Bosque (Valdivia)* 2006; 27:44–51.
- Quentin A.G., Pinkard E.A., Beadle C.L., Wardlaw T., O’Grady A.P., Paterson S., Mohammed C.L.. 2010. Do artificial and natural defoliation have similar effects on physiology of *EUCALYPTUS GLOBULUS* Labill. seedlings? *Ann. Forest Sci.* 67: 203–211.
- Raffa K. 2001. Mixed messages across multiple trophic levels: the ecology of bark beetle chemical communication systems, *Chemoecology* 11: 49–65.
- Reich P.B., Walters M.B., Krause S.C., Vanderklein D.W., Raffa K.F., Tabone T. 1993. Growth, nutrition and gas exchange of *Pinus resinosa* following artificial defoliation. *Trees.* 7: 67–77.
- Rekhi R.S., Singh R., Goel R.K. and Singh J. 2004. Crop yield, disease incidence, and insect pest attack in relation to N dynamics in rice. *Int. Rice Res. Notes* 29:65–67.
- Robinet C. 2006. Modélisation mathématique des phénomènes d’invasion en écologie : exemple de la chenille processionnaire du pin. Ph.D. thesis, Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales, Paris.
- Robinet C. Baier P., Pennerstorfer J., Schopf A., and Roques A. 2007. Modelling the Effects of Climate Change on the Potential Feeding Activity of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Notodontidae) in France. *Global Ecology and Biogeography* 16: 460–471.
- Robinet et Roques. 2010. Direct impacts of recent climate warming on insect populations. *Integrative zoology* 5 : 132-142
- Roitto M., Markkola A., Julkunen-Tiitto R., Sarjala T., Rautio P., Kuikka K., and Tuomi J. 2003. Defoliation-induced responses in peroxidases, phenolics, and polyamines in scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles. *Journal of chemical ecology* 29: 1905-1918.
- Rouault G., Candau J.N., Lieutier F., Nageleisen L.M., Martin J.C., Warzee N., 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science.* 63: 613–624.

- Sala A, Hoch G. 2009. Height-related growth declines in ponderosa pine are not due to carbon limitation. *Plant, Cell & Environment* 32: 22–30.
- Sanchez-Martinez G., and Wagner M. R. 1994. Sawfly (Hymenoptera: Diprionidae) and artificial defoliation affects above-and below-ground growth of ponderosa pine seedlings. *J. Econ. Entomol.* 87: 1038-1045.
- Sohngen B. 2008. Climate change, agriculture, forests, and biofuels. International Agricultural Trade Research Consortium. December 7-9, 2008 Scotts. dale, Arizona.
- Solomon S, Qin D, Manning M, Alley RB, Berntsen T, Bindoff NL, Chen Z, Chidthaisong A, Gregory JM, Hegerl GC, Heimann M, Hewitson B, Hoskins BJ, Joos F, Jouzel J, Kattsov V, Lohmann U, Matsuno T, Molina M, Nicholls N, Overpeck J, Raga R, Ramaswamy V, Ren J, Rusticucci M, Somerville R, Stocker TF, Whetton P, Wood, Wratt D (2007). Technical Summary. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL eds). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Speight, M. R., Wainhouse, D. 1989. *Ecology and Management of Forest Insects*. Clarendon Press, Oxford.
- Stacey D. 2003. Climate and biological control in organic crops. *Int. J. Pest Manage.* 49: 205-214.
- Suzuki, S. and T. Takano. 2004. Effects of temperature, light intensity and nitrogen application on the recovery of photosynthesis in the senescent primary leaves of foliage in snap bean. *Environ. Control Biol.* 42:113–121.
- Szujecki A. 1998. *Entomologia lesna. T. II. Wyd. SGGW, Warszawa.* 408 p.
- Taylor SL and MacLean DA. 2005. Rate and causes of decline of mature and overmature balsam fir and spruce stands in New Brunswick. Canada. *Canadian Journal of forest reasearch.* 35: 2479-2490.
- Taylor S. L., et MacLean D. A.. 2009. Legacy of insect defoliators: increased wind-related mortality two decades after a spruce budworm outbreak. *Forest Science* 55: 256–267.

- Twerry M. J. 1990. Effects of defoliation by gypsy moth. Pages 27-39 in K.W. Gottschalk, M.J. Twerry, and S.I. Smith, eds. Interagency gypsy moth research review. U.S. Dep. Agric. Gen. Tech. Rep. NE-146.
- Thomson LJ, Macfadyen S, Hoffmann AA. 2010. Predicting the effects of climate change on natural enemies of agricultural pests. *Biol. Control* 52:296-306.
- Tikkanen O.-P., Lyytikäinen-Saarenmaa P. 2002. Adaptation of a generalist moth, *Operophtera brumata*, to variable budburst of host plants. *Entomol. Exp. Appl.* 103 123–133.
- Trumble J.T., Kolodney-Hirsch D.M. and Ting I.P. 1993. Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Review of Entomology* 38: 93–119.
- van Asch M., van Tienderen P.H., Holleman L.J.M. and Visser M. 2007. Predicting adaptation of phenology in response to climate change, an insect herbivore example. *Global Change Biology*, 13: 1596-1604.
- Vanderklein D.W., Reich P.B. 1999. The effect of defoliation intensity and history on photosynthesis, growth and carbon reserves of two conifers with contrasting leaf lifespans and growth habits. *New Phytol.* 144, 121–132.
- van Nouhuys S., Lei G.C. 2004. Parasitoid and host metapopulation dynamics: the influence of temperature mediated phenological asynchrony. *Journal of Animal Ecology*, 73: 526-535
- Virtanen T., Neuvonen S. 1999. Performance of moth larvae on birch in relation to climate, host quality and parasitoids. *Oecologia*. 120: 92–101.
- Visser M.E. and Holleman L.J.M. 2001. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.*, 268, 289–294.
- Wainhouse D. 2005. *Ecological methods in forest pest management*. Oxford University Press, Oxford.
- Webb W.L. and Kilpatrick K.J. 1993. Starch content in Douglas-fir: diurnal and seasonal dynamics. *For. Sci.* 39:359–367.

White, T. C. R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63: 90-105.

Zhang, Q. H., Schlyter, F., Battisti, A., Birgersson, G., Anderson, P., 2003. Electrophysiological responses of *Thaumetopoea pityocampa* females to host volatiles: implications for host selection of active and inactive terpenes. *Anzeiger für Schadlingskunde* 76, 103-107.

Chapitre 2

Defoliation by processionary moth significantly reduces tree growth : a quantitative review.

Annals of Forest Science (published)

Defoliation by processionary moth significantly reduces tree growth: a quantitative review

Jean-Sébastien Jacquet · Christophe Orazio ·
Hervé Jactel

Received: 10 December 2011 / Accepted: 9 April 2012
© INRA / Springer-Verlag France 2012

Abstract

- **Context** Forests are important carbon sinks, but increasing temperatures may favour increases in insect populations, resulting in greater damage to trees. This, in turn, would lead to lower levels of carbon sequestration, intensifying global warming.
- **Aim** It is therefore important to predict the impact of insect defoliation on tree growth accurately. The main insect defoliators of conifers in Southern Europe and North Africa are pine and cedar processionary moths (Lepidoptera, Thaumetopoeidae).
- **Method** We conducted a meta-analysis based on 45 study cases, to estimate the effect of processionary moth defoliation on tree growth.
- **Result** Overall, processionary moth defoliation had a significant impact on tree growth, regardless of the tree and moth species considered. Mean relative tree growth loss increased with the rate of defoliation levelling out at ca. 50 %; it was significantly larger for young than for old trees.
- **Conclusion** These results suggest that estimates of processionary moth defoliation could easily be incorporated into tree growth models, to predict the effect of processionary moth outbreaks on carbon sequestration in Mediterranean forests.

Handling Editor: Francois Lieutier

Contribution of the co-authors Jean-Sébastien Jacquet, Christophe Orazio and Hervé Jactel: conceived the ideas.
Jean-Sébastien Jacquet: collected the data.
Jean-Sébastien Jacquet and Hervé Jactel: analysed the data.
Jean-Sébastien Jacquet and Hervé Jactel: led the writing.

J.-S. Jacquet (✉) · H. Jactel
Laboratory of Forest Entomology & Biodiversity,
INRA-UMR1202 BIOGECO,
33612 Cestas, France
e-mail: jacquet@pierroton.inra.fr

C. Orazio
EFI-Atlantic,
33612 Cestas, France

Keywords Meta-analysis · *Thaumetopoea* · *Pinus* · *Cedrus* · Defoliation · Growth

1 Introduction

Forest ecosystems are major terrestrial carbon sinks (Hyvönen et al. 2007). In Europe, carbon sequestration in forests has increased in recent decades, mostly due to sustained increases in woody biomass (Luyssaert et al. 2010). However, some of this biomass is lost through natural disturbances, such as forest fires, windfalls and insect damage (Nabuurs et al. 2008). In the context of climate change, the predicted increase in net primary production (Nemani et al. 2003) due to higher temperatures and CO₂ concentrations may therefore be offset by changes in the frequency and intensity of biotic disturbances (Logan et al. 2003; Netherer and Schopf 2010). Early signs of global warming recently triggered a large-scale outbreak of mountain pine beetle in British Columbia (Bentz et al. 2010) resulting in the death of millions of trees and converting the pine forest from a carbon sink to a source of atmospheric carbon (Kurz et al. 2008). Insect defoliators are likely to have the same impact on forest ecosystems (Dymond 2010). In the shorter term, insect defoliation may also result in lost timber production (Alfaro 1991; Twery 1990). There is therefore a need to improve our knowledge of the consequences of insect defoliation for tree growth and carbon sequestration (Pinkard et al. 2011).

Due to their faster growth, conifers sequester carbon more effectively than broad-leaved species (Hyvönen et al. 2007). However, the defoliation of conifers by insect herbivores may have more severe effects on tree growth (Parsons et al. 2003), particularly because, unlike broad-leaved trees (and larch), they display no reflush growth after foliage consumption (Wainhouse 2005). Heavy defoliation of pine,

spruce or larch can result in a decrease in stem growth of more than 50 % (Kulman 1971) and the amount of this reduced growth is thought to be linearly proportional to defoliation intensity (Kulman 1971). However, this relationship may be affected by additional factors, such as site conditions, stand age and density, recurrence and time of defoliation (Wainhouse 2005).

The main insect defoliators of conifers in Southern Europe and North Africa are the pine or cedar processionary moths (Lepidoptera, Thaumetopoeidae): *Thaumetopoea pityocampa* (Dennis and Schiff.), *Thaumetopoea wilkinsoni* (Tams), *Thaumetopoea bonjeani* (Powel) and *Traumatocampa ispartaensis* (Doganlar and Avci). *T. pityocampa* is oligophagous on pines and cedars in Mediterranean countries (Devkota and Schmidt 1990; Masutti and Battisti 1990). *T. wilkinsoni* occurs in the eastern part of the Mediterranean Basin (in Turkey, for example) and its main hosts are *Pinus brutia*, *Pinus halepensis* and *Pinus nigra* (Halperin 1990). *T. bonjeani* is present in North Africa, where it feeds principally on *Cedrus* sp. (Gachi et al. 2005). The cedar processionary moth, previously known as *Thaumetopoea solitaria* (Freyer), has been observed in Turkey since 1975 and was identified as a new species named *T. ispartaensis* in 2001. *T. ispartaensis* is one of the most dangerous pests of *Cedrus libani* in the Middle East (Avci 2003).

The processionary moth larvae prefer to feed on mature needles but may also feed on young needles, potentially resulting in defoliation of up to 100 % of crown volume. Defoliation decreases the activity of needles and their availability for photosynthesis, resulting in significant impact on tree growth (Hodar et al. 2003). Severe, repeated defoliation may even lead to the death of the tree, particularly if the tree is young or soil conditions are poor, because trees weakened by defoliation are more susceptible to secondary pests, such as bark beetles. In the last decade, it has been shown that *T. pityocampa* is spreading towards higher latitudes and altitudes, probably due to the global warming (Battisti et al. 2005; Robinet et al. 2007). For both peri-Mediterranean forests and more northern pine forests that are potentially susceptible to invasion, it is therefore important to better predict the impact of processionary moth damage on ecosystem functioning.

Several studies have evaluated the loss of tree growth due to processionary moth defoliation (Table 1). However, as for many other insect defoliators (Wainhouse 2005), many different methods have been used to quantify these losses. These methods have included the measurement of annual rings (i.e. dendrochronology), comparing tree circumference, height or volume between defoliated and unaffected trees or comparing growth in the same tree before and after attacks. This diversity of methodological approaches prevents generalisations regarding the patterns of tree growth in response to processionary moth defoliation. Moreover, the

lack of consistency in estimates of defoliation rate and the use of different tree species of different ages in these studies makes it difficult to draw firm conclusions about the relationship between growth loss and defoliation severity. We circumvented these problems, by carrying out a meta-analysis of existing studies to address the question of the impacts of processionary moth defoliation on pine or cedar growth. Meta-analysis is based on the use of a set of statistical tools to combine the outcomes of independent studies for evaluations of the overall effect of a particular factor and for assessing the influence of covariates on this effect (Gurevitch and Hedges 1999). Our main objectives were: (1) to determine whether processionary moth defoliation significantly effects tree growth, (2) to determine whether this effect increased significantly with the intensity of defoliation and (3) to investigate whether growth responses to processionary moth defoliation differed between young and mature trees.

2 Materials and methods

2.1 Data collection

We searched for studies investigating the effect of pine processionary moth defoliation on tree growth in online bibliographic databases (ISI Web of Knowledge and Google Scholar). Keyword searches were conducted with various combinations of relevant terms, such as: *Pinus* or *Cedrus* or pine or cedar, processionary or *Thaumetopoea*, defoliation or damage and radial or diameter or circumference or height or volume or growth. We also searched the references cited in relevant publications. Studies were included in the meta-analysis if they met the following four criteria:

1. Tree growth, estimated with circumference, height or volume variables, was compared between naturally defoliated and unaffected (control) trees. We excluded studies dealing with artificial defoliation because artificial defoliation might not correctly mimic the natural process of processionary moth defoliation in terms of timing and needle choice (Quentin et al. 2010).
2. Defoliation rate was estimated as percent defoliation, stratified into classes.
3. The mean of the growth response variable, a measure of its variance and the sample size for both defoliated and control trees were reported in the text or could be determined by the digitisation of graphs.
4. The reported paired comparison of growth, between defoliated and control trees, was made with the same experimental or observational protocol, on the same date and in the same region.

Table 1 Published studies reporting on the effect of processionary moth on tree growth from 1897 to 2010

Authors	Publication year	<i>Thaumetopoea</i> species	Tree species ^a	Range of defoliation (%)	Type of comparison between defoliated and control trees ^b	Type of tree growth measurement ^c	Method of measurement ^d	Growth reduction (%) ^e	Number of case studies used in the meta-analysis
Calas	(1897)	<i>pityocampa</i>	<i>P. nigra</i> , <i>P. sylvestris</i>	100	Natural defoliation	C	Dendrochronology	17	
Cadahlia et al.	(1970)	<i>pityocampa</i>	<i>P. radiata</i>	5–75	Forced defoliation	V	Dendrology	10–30	
Bouchon et al.	(1971)	<i>pityocampa</i>	<i>P. nigra</i>	50	Natural defoliation	C	Dendrology	20–50	
Joly	(1976)	<i>pityocampa</i>	<i>P. pinaster</i>	100	Artificial defoliation	C	Dendrology		
Lemoine	(1977)	<i>pityocampa</i>	<i>P. pinaster</i>	100	Natural defoliation	C	Dendrology	30	18
Laurent-Hervouët	(1986)	<i>pityocampa</i>	<i>P. nigra</i>	75–100	Natural defoliation	C	Dendrochronology	10–30	
Battisti	(1988)	<i>pityocampa</i>	<i>P. nigra</i>	100	Natural defoliation	H	Dendrology	50	2
Graf et al.	(1994)	<i>pityocampa</i>	<i>C. atlantica</i>	30–100	Removal in control	V	Dendrology	20–40	2
Chatziphilippidis and	(1994)	<i>pityocampa</i>	<i>P. brutia</i>	100	Forced defoliation and removal in control	C/H	Dendrology	60	
Markalas	(1998)	<i>pityocampa</i>	<i>P. pinaster</i>	40–100	Natural defoliation	H	Dendrology	40–60	2
Hodar et al.	(2003)	<i>pityocampa</i>	<i>P. sylvestris</i>	1–100	Natural defoliation	H	Dendrology	40–60	4
Carus ^e	(2004)	<i>pityocampa</i>	<i>P. brutia</i>	10–40	Natural defoliation	C/H/V	Dendrochronology	20–30	
Avci et al.	(2005)	<i>ispartaensis</i>	<i>P. libani</i>	75–100	Natural defoliation	C	Dendrochronology	10–40	
Gachi et al.	(2005)	<i>bonjeani</i>	<i>C. atlantica</i>	100	Natural defoliation	C	Dendrochronology	30	1
Kanat et al.	(2005)	<i>pityocampa</i>	<i>P. brutia</i>	70	Removal in control	C	Dendrochronology	20	1
Barrento et al.	(2008)	<i>pityocampa</i>	<i>P. pinaster</i>	5–100	Natural defoliation	C	Dendrology	0–80	6
Hernandez et al.	(2008)	<i>pityocampa</i>	<i>P. radiata</i>	75–100	Forced defoliation	C	Dendrology	20	
Carus ^e	(2009)	<i>wilkinsoni</i>	<i>P. brutia</i>	10–40	Natural defoliation	C/H/V	Dendrochronology	20–30	2
Durkaya et al. ^e	(2009)	<i>pityocampa</i>	<i>P. nigra</i>		Natural defoliation	C/H	Dendrochronology	20	
Shabdjji et al.	(2009)	<i>pityocampa</i>	<i>C. atlantica</i>	5–100	Natural defoliation	C	Dendrochronology	20–50	2
Arnaldo et al.	(2010)	<i>pityocampa</i>	<i>P. pinaster</i>	25–50	Natural defoliation	C/H/V	Dendrology	50–70	4
Carus ^e	(2010)	<i>wilkinsoni</i>	<i>P. nigra</i>	> 70	Natural defoliation	C/H/V	Dendrochronology	20	
Pestaña and Santolamazza-Carbone	2010	<i>pityocampa</i>	<i>P. pinaster</i>	20–80	Artificial defoliation	C/H	Dendrology	10–30	
Erkan	(2010)	<i>wilkinsoni</i>	<i>P. brutia</i>	30–100	Natural defoliation	C/H/V	Dendrochronology	35–55	1

^a Tree genera: *P.* = *Pinus*, *C.* = *Cedrus*

^b Type of comparison: natural defoliation, natural defoliation/natural control; artificial defoliation, artificial defoliation/natural control; forced defoliation, processionary moth winter nest inoculation/natural control; removal in control, natural defoliation/artificial control through processionary moth winter nest removal

^c Tree growth measurement: C circumference, H height, V volume

^d Method of measurement: dendrology, direct measurement of tree circumference or height; dendrochronology, tree ring analysis

^e Both dendrology and dendrochronology were used in those study cases

^f We reported the circumference growth reduction interval when it was available as it was the most common type of measurement among studies

Our literature search identified 24 published studies describing the effect of processionary moth on tree growth. Six of these studies had insufficient statistical data, four lacked information about defoliation rate and two were based on artificial defoliation (Table 1). We rediscovered the archived data for Lemoine's (1977) study, making it possible to distinguish between two independent sampled stands. This meta-analysis was therefore based on 45 pairwise comparisons derived from 12 publications or reports published between 1977 and 2010.

2.2 Calculating effect sizes and defining explanatory variables

The effect of processionary moth defoliation on tree growth was estimated by using the log response ratio $\ln R$ (Eq. 1) as standardised effect size for each pairwise comparison (Hedges et al. 1999). The use of $\ln R$ (rather than Hedges' d or another measurement of effect size) has recently become more common in biological studies because it assumes that effects can be multiplicative and is less sensitive to error than other methods (Morris et al. 2007). The variance of $\ln R$ ($v_{\ln R}$) was calculated as in Eq. (2) and the inverse of this variance was used as the weighting in calculations of weighted means (Hedges et al. 1999). A negative value of $\ln R$ indicates a growth loss in defoliated trees (less growth in defoliated trees than in control, unaffected trees).

$$\ln R = \ln \left(\frac{\bar{X}_{\text{DEF}}}{\bar{X}_{\text{CTL}}} \right) \quad (1)$$

where \bar{X}_{DEF} is the mean growth measurement for defoliated trees and \bar{X}_{CTL} is the mean growth measurement for unaffected, control trees.

$$v_{\ln R} = \frac{(\sigma_{\text{CTL}})^2}{N_{\text{CTL}}(\bar{X}_{\text{CTL}})^2} + \frac{(\sigma_{\text{DEF}})^2}{N_{\text{DEF}}(\bar{X}_{\text{DEF}})^2} \quad (2)$$

where N is the sample size and σ is the standard deviation.

Because the effect size is a ratio, it has no unit. It is thus theoretically possible to combine studies reporting different types of growth measurements. However, radial and height growth may respond differently to processionary moth defoliation. We therefore assessed the effect of the type of growth measurement used on $\ln R$. Both circumference and height growth data were available for the same trees in six papers accounting for 11 mean values per defoliation class (Chatziphilippidis and Avtzis 1994; Carus 2004, 2009, 2010, Durkaya et al. 2009; Pestaña and Santolamazza-Carbone 2010). A simple linear regression analysis was used to compare mean $\ln R$ values per class of defoliation for circumference and height. It showed that there was a highly significant correlation between the two values of $\ln R$ ($n=11$, $F=212.2$, $R^2=0.91$, $P<0.0001$) which were almost

equal to each other ($\ln R_{\text{cir}}=1.1 \ln R_{\text{height}}$). We therefore pooled studies reporting either circumference or height losses in the same dataset.

For studies reporting tree growth estimates for several years, we used only the data for the first year. Two independent experiments (different stands or sites) reported in the same paper were considered as two separate comparisons.

We split the dataset into classes for tree age and percentage of defoliation. Trees were considered 'young' if they were less than 15 years old and 'old' if they were greater than 15 years old. We defined four classes of processionary moth defoliation rate: class 1, 5–24 %; class 2, 25–49 %; class 3, 50–74 %; and class 4, 75–100 %. In many cases, groups of trees with different rates of defoliation were compared with the same control group (unaffected trees) within a given study. These comparisons are not truly independent. To account for this problem of multiple comparisons, we used the method proposed by Borenstein et al. (2009). We collapsed the data from all groups of defoliated trees to generate a combined sample size, mean and standard deviation. We then calculated a new effect size for a comparison of the control group with the new merged group. This reduced the entire dataset to 15 fully independent comparisons, for which a new meta-analysis was carried out. The weighted mean of growth loss obtained with the complete dataset (−43 %) was very similar to the grand mean effect size calculated with the reduced set of independent studies (−0.38 %) and was within the confidence interval for the reduced set of independent studies (−26 to −48 %). We therefore decided to use the complete dataset with 45 pairwise comparisons, to ensure that a maximum of information was retained and to maximise statistical power in tests for the effect of covariates, such as the rate of defoliation.

We combined effect sizes across all comparisons, using the random effect model (Gurevitch and Hedges 1993) to calculate a weighted mean of growth loss (i.e. the grand mean effect size, E_{++}). Because individual studies did not have similar sample sizes, and because the variance of effect size is a function of sample size, it was necessary to calculate a weighted average of effect sizes to estimate cumulative effect size for our sample of studies (Eq. 3)

$$E_{++} = \frac{\sum_{i=1}^n w_i \ln R_i}{\sum_{i=1}^n w_i} \quad (3)$$

with $w_i = \frac{1}{v_{\ln R_i}}$.

The mean effect size was considered statistically significant if its bias-corrected bootstrap confidence interval (CI), estimated with 9,999 iterations, did not include zero.

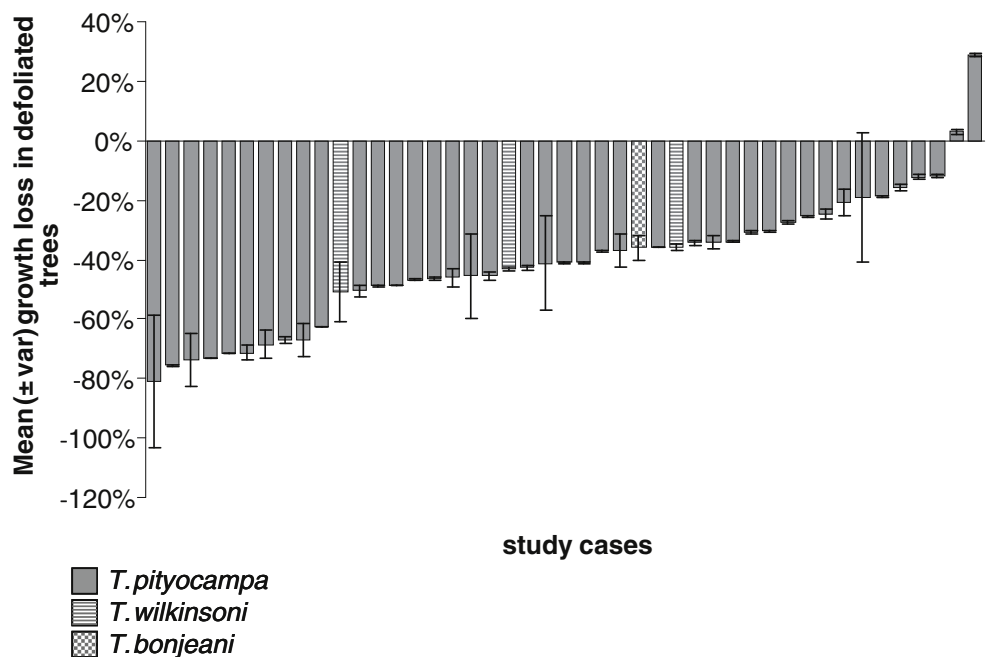
We used a mixed-effect model to assess between-class heterogeneity (for each covariate) and to evaluate the significance of the class effect (Gurevitch and Hedges 1999), assuming a fixed effect across classes and a random effect within classes (Borenstein et al. 2009). The weighted mean effect size E_j (Eq. 4) and a bias-corrected bootstrap confidence interval were then calculated for each class of covariate (tree age and defoliation rate).

$$E_j = \frac{\sum_{i=1}^{k_j} w_{ij} \ln R_{ij}}{\sum_{i=1}^{k_j} w_{ij}} \quad (4)$$

We calculated the variation in effect size explained by the categorical model (Q_{Between} or Q_B). This between-class heterogeneity was tested against a Chi^2 distribution, to evaluate the significance of the class effect. We back-transformed effect size values with the exponential function to provide a direct estimate of relative growth loss as a percentage of mean growth in unaffected trees.

The publication bias problem was addressed by calculating a fail-safe sample size corresponding to an estimate of the number of studies with a null effect size that we would need to add to the analysis to render the result of the meta-analysis non-significant. The weighted method proposed by Rosenberg (2005) was used to calculate the fail-safe number for our dataset, and this number was then compared with Rosenthal's conservative critical value of $5n+10$, where n is the total number of comparisons (Rosenberg et al. 2000). All meta-analyses were carried out with METAWIN 2.0 software (Rosenberg et al. 2000).

Fig. 1 Mean growth loss (as a percentage of growth in control trees) in trees defoliated by three species of processionary moth



3 Results

The qualitative examination of all retrieved published papers on the effects of processionary moth defoliation indicated that, in all but one case, tree growth was reduced by defoliation (Table 1). However, the relative growth loss attributed to processionary moth defoliation greatly varied between studies, and even for complete defoliation (100 %), it ranged from 20 to 80 % (Table 1).

Our quantitative review (meta-analysis) gave less ambiguous results. It clearly revealed that defoliation by processionary moth caterpillars resulted in a significant decrease in tree growth. The grand mean effect size was -0.55 ($CI=-0.67$ to -0.45), indicating a mean growth loss of 43 % ($CI=36$ to 49 %) with respect to unaffected trees. The weighted fail-safe sample size was 55,265, about 235 times larger than the critical value of 235 ($(5 \times 45) + 10$). Thus, these results are unlikely to be affected by publication bias. In all but 2 of the 45 cases, individual growth rates were negative (Fig. 1). The two cases of a positive effect size, indicating greater growth in defoliated than in unaffected trees, corresponded to the same study (Barrento et al. 2008) and concerned 10–25-year-old trees with 1–25 % of defoliation by *T. pityocampa*. The tree growth response to defoliation by *T. bonjeani* and *T. wilkinsoni* fell within the range of variation for the tree growth response to defoliation by the more common species *T. pityocampa*.

3.1 Effects of percent defoliation

Percentage defoliation had a highly significant effect on growth loss in defoliated trees ($df=3$, $Q_B=11.7$ and $P=0.01$).

The mean effect size was negative and significantly different from zero for all defoliation rate classes, and its magnitude increased with the rate of defoliation. However, the effect of defoliation on growth loss seemed to level out from defoliation rates of 50 % on (Fig. 2). Low rates of defoliation (5–24 %) resulted in a growth loss of about 20 %, whereas severe defoliation (>50 %) induced growth losses of almost 50 %.

3.2 Effect of tree age

We tested the effect of tree age hierarchically within each class of processionary moth defoliation rate. We found a significant effect of tree age on tree growth response to processionary moth defoliation within the 5–24 % class ($df=1$, $Q_B=6.4$, $P=0.03$) and the 75–100 % class ($df=1$, $Q_B=5.4$, $P=0.05$) but not within the 50–74 % class ($df=1$, $Q_B=0.38$, $P=0.48$). By grouping these three classes of defoliation, we observed an overall significant effect of tree age on growth response to processionary moth defoliation ($df=1$, $Q_B=6.0$, $P=0.02$) with young trees exhibiting larger growth losses than old trees (Fig. 3). Too few replicates were available to allow testing this effect in the 25–49 % class.

4 Discussion

The impact of insect defoliation on the growth of evergreen tree species has been extensively studied and most of these studies have concluded that even low levels of defoliation can reduce radial or height growth. In a seminal literature review, Kulman (1971) discussed many cases of damage caused by moth and sawfly conifer defoliators and found that light defoliation induced a significant loss of 10 to 30 % of radial growth. The results of our meta-analysis are consistent with these findings, as we estimated that 5 to 24 % defoliation by processionary moth would reduce pine

growth by about 20 %. At the other end of the gradient, heavy defoliation had a much greater impact, with 30 to 95 % growth loss (Kulman 1971). Similarly, severe defoliation by the sawflies *Diprion pini* (L.) on Scots pine (Langstrom et al. 2001; Lyytikäinen-Saarenmaa and Tomppo 2002), *Cephalcia lariciphila* (Wachtl) on larch (Vejpustková and Jaroslav 2006) and *Neodiprion abietis* (Harr.) on spruce (Parsons et al. 2003) reduced radial growth by 40 to 70 %. Radial increment in Scots pine was reduced by about 30 % at the peak of pine looper moth *Bupalus piniaria* (L.) outbreaks (Straw 1996) and by about 90 % in jack pines following heavy defoliation by *Choristoneura pinus* (Freeman) (Kulman 1963). Similarly, we found that 76 to 100 % defoliation by processionary moth caused ca. 50 % growth loss in conifers.

Only one study reported a positive effect of processionary moth on pine growth (Barrento et al. 2008), but this may be a false causal effect. Processionary moth females are known to select taller trees for oviposition (Démolin 1969). Young tall trees are likely to exhibit faster growth rates than smaller trees of the same age. If young and tall trees are only very lightly infested by processionary moth, this may not have any detrimental effect on their growth. Thus, growth rates may remain greater for taller defoliated trees than for smaller trees that have not been infested at all (which were considered as control).

There is a broad consensus that the magnitude of growth loss is proportional to the amount of foliage removed by insect herbivores (Kulman 1971; Piene and Little 1990; Gross 1992; Reich et al. 1993). However our meta-analysis revealed an asymptotic relationship, since the effect of processionary moth damage on tree growth levelled out from 50 % of defoliation on (Fig. 2).

In conifers, initial shoot elongation makes use of stored photosynthates from the previous growing season, whereas summer wood growth and needle elongation are mostly dependent on current-year photosynthates (Kulman 1971).

Fig. 2 Effect of the rate of defoliation by processionary moth on growth loss in defoliated trees

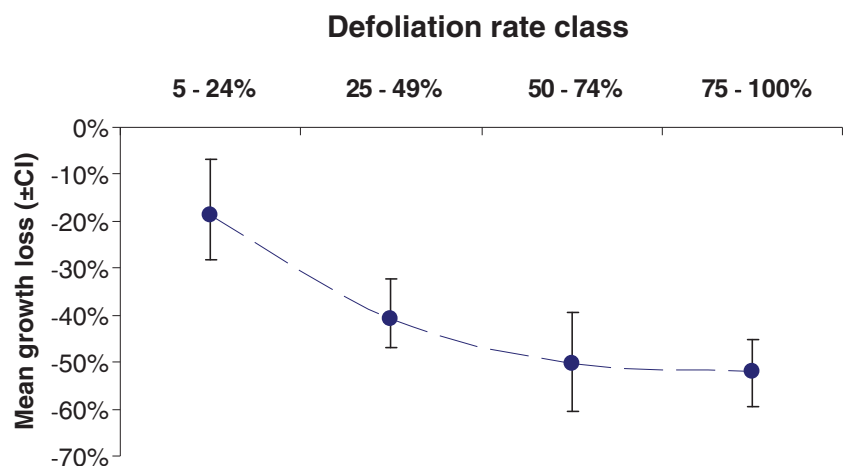
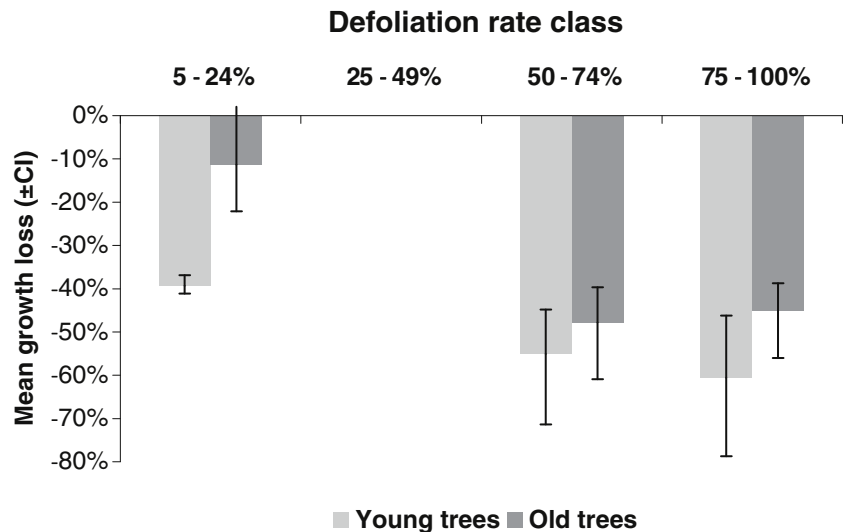


Fig. 3 Effect of tree age on percent growth loss in defoliated trees, for two rates of defoliation by processionary moth. Note that the 25–49 % defoliation class is missing due to lack of data



According to the carbon/nutrient balance hypothesis (Krause and Raffa 1996), evergreen trees that store a large proportion of their biomass in needles may lose a large proportion of their carbohydrate reserves during defoliation. It has been also suggested that the elimination of old leaves during defoliation induces a shift in carbon allocation to higher priority sinks and, in particular, to the production of new foliage. This would result in carbohydrate shortage for stem diameter growth (Mayfield et al. 2005). For these reasons, conifers would be expected to suffer substantial growth loss in response to insect defoliation, with this impact evident in the same growing season, as observed with processionary moth.

Processionary moth caterpillars feed on pine and cedar needles in autumn and winter. They avoid feeding on young needles unless the mature ones are missing (A. Battisti personal communication). Old foliage contributes a significant part of the tree crown, for example 55 % of tree crown area in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) (Porté et al. 2000). The consumption of old foliage is therefore likely to have a significant effect on tree growth (Parsons et al. 2003). However, new foliage produced in spring is known to have higher photosynthetic activity (Porté and Loustau 1997). A small fraction of new foliage regenerated by trees heavily defoliated in the previous winter could then be sufficient to resume growth, which could explain why complete processionary moth defoliation (76–100 %) decreased growth by only about 50 % (Fig. 2).

We found no difference in the effect of processionary moth defoliation on relative growth loss when estimated from circumference and height data. Similarly, Kulman (1971) and Wainhouse (2005) cited several studies in which the impact of insect defoliation on height growth was as severe as that on radial growth. However, we did observe a significant effect of tree age on growth responses to

processionary moth defoliation. Kulman (1971) and Wainhouse (2005) argued that young trees are more likely than old trees to die following severe defoliation, but that the growth-reducing effect of defoliation seems to be independent of tree age. Yet, young and older trees differ in term of canopy structure and nutrient storage capacity, and these differences are likely to influence their response to defoliation (Kelly et al. 1995; Straw et al. 2002, 2011). The proportion of older foliage is higher in old than young pine trees (Porté et al. 2000). Because processionary moth caterpillars start feeding on older foliage, for the same percentage defoliation, they will begin feeding on young foliage earlier in younger trees. Since young foliage contributes more to tree growth, the effect of processionary moth defoliation on younger trees is expected to be greater. Larger trees are also expected to mitigate some of the effects of defoliation by using stored nutrient reserves (Niinemets 2010). Although, we compared young and old trees through a meta-analysis of a number of different studies, it would be preferable to test the effect of processionary moth defoliation on the growth of trees of different age classes within the same experimental study, with the same site conditions and processionary moth population levels.

Overall, our meta-analysis, based on all available published papers on the topic, confirms that processionary moth defoliation has a significant impact on pine and cedar growth, even when only a small proportion of the foliage is consumed. Our findings also indicate that growth loss is more pronounced for younger than for older trees and would level out at ca. 50±10 % for heavily defoliated trees. These results suggest that estimates of processionary moth defoliation could easily be incorporated into tree growth models, to predict the effect of processionary moth outbreaks on carbon sequestration in Mediterranean forests.

Acknowledgments We would like to thank Andrea Battisti and Manuela Branco who kindly provided us with raw data or copies of their papers. We are also grateful to Anthony O'Grady for rereading the manuscript. This work was supported as a part of the EU-funded FP6 EFORWOOD and FEDER-INTERREG IV Atlantic Space REINFFORCE projects.

References

- Arnaldo P, Chacim S, Lopes D (2010) Effects of defoliation by the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* on biomass growth of young stands of *Pinus pinaster* in northern Portugal. *iForest: Biogeosciences and Forestry* 3:159–162. doi:10.3832/for0553-003
- Barrento MJ, Santos H, Branco M, Paiva MR (2008) Monitorização da processionaria do pinheiro, *Thaumetopoea pityocampa*. Monitorização e estimava de estragos, capítulo 2
- Battisti A (1988) Host-plant relationships and population dynamics of the pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* (Denis and Schiffmüller). *J Appl Entomol* 105:393–402. doi:10.1111/j.1439-0418.1988.tb00202.x
- Carus S (2009) Effects of defoliation caused by the processionary moth on growth of Crimean pines in western Turkey. *Phytoparasitica* 37:105–114. doi:10.1007/s12600-008-0018-z
- Erkan N (2011) Impact of pine processionary moth (*Thaumetopoea wilkinsoni* Tams) on growth of Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.). *Afr J Agric Res* 6:4983–4988
- Gachi M, Demolin G, Khemici M, Zamoum M (2005) An evaluation of the radial growth losses of Atlas cedar following defoliation by *Thaumetopoea bonjeani* in the Belzema massif (Aurès, Algeria). *Entomol Res Med For Ecosyst* 2:117–122
- Graf P, Mzibri M (1994) L'infestation du cèdre de l'Atlas *Cedrus atlantica* Manetti par la chenille processionnaire du pin au Maroc et son impact sur la productivité. *Ann Rech For Maroc* 2:613–624
- Hodar JA, Castro J, Zamora R (2003) Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biol Conserv* 110:123–129
- Kanat M, Alma MH, Sivrikaya F (2005) Effect of defoliation by *Thaumetopoea pityocampa* (Den & Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) on annual diameter increment of *Pinus brutia* Ten. in Turkey. *Ann For Sci* 62:91–94
- Lemoine B (1977) Contribution à la mesure des pertes de production causées par la chenille processionnaire *Thaumetopoea pityocampa* Schiff au pin maritime dans les Landes de Gascogne. *Ann For Sci* 34:205–214
- Markalas S (1998) Biomass production of *Pinus pinaster* after defoliation by the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.). In: McManus ML, Liebhold AM (eds) Proceedings of Population dynamics, and integrated management of forest defoliating insects. USDA, Forest Service General Technical Report, NE-247: 292–302
- Sbaddji M, El Hadi O, Haddad A, Kadik B, Lambs L (2009) Cedar tree growth (*Cedrus atlantica* Manetti) in Chréa National Park, Algeria, and the influence of defoliation by the pine processionary caterpillar (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.). *Rev Ecol* 64:323–332
- other references
- Alfaro RI (1991) Damage assessment and integrated pest management of forest defoliators. *For Ecol Manag* 39:275–281
- Avci M (2003) Parasitism of egg-batches of the cedar processionary moth *Traumatocampa ispartaensis* in Turkey. *Phytoparasitica* 31:118–123. doi:10.1007/BF02980780
- Avci M, Carus S (2005) The impact of cedar processionary moth [*Traumatocampa ispartaensis* (Doğanlar & Avci) (Lepidoptera: Notodontidae)] outbreaks on radial growth of Lebanon cedar (*Cedrus libani* A. Rich.) trees in Turkey. *J Pest Sci* 78:91–98. doi:10.1007/s10340-004-0073-2
- Battisti A, Stastny M, Netherer S, Robinet C, Schopf A, Roques A, Larsson S (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol Appl* 15:2084–2096. doi:10.1890/04-1903
- Bentz BJ, Regniere J, Fettig CJ, Hansen EM, Hayes JL, Jeffrey HJA, Kelsey RG, Negron JF, Seybold SJ (2010) Climate change and bark beetles of the western United States and Canada: direct and indirect effects. *Bioscience* 60:602–613. doi:10.1525/bio.2010.60.8.6
- Borenstein M, Hedges LV, Higgins JPT, Rothstein HR (2009) Introduction to meta-analysis. Wiley, Chichester
- Bouchon J, Toth J (1971) Etude préliminaire sur les pertes de production des pinèdes soumises aux attaques de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Ann For Sci* 28:323–340
- Cadahia D, Insua A (1970) Estimación de los danos producidos por *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., en las repoblaciones de *Pinus radiata*. OILB, Coloquio de Teruel, pp 14
- Calas J (1897) La processionnaire du pin. *Water For Rev* 705–723
- Carus S (2004) Impact of defoliation by the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) on radial, height and volume growth of Calabrian pine (*Pinus brutia*) trees in Turkey. *Phytoparasitica* 32:459–469. doi:10.1007/BF02980440
- Carus S (2010) Effect of defoliation by the pine processionary moth (PPM) on radial, height and volume growth of Crimean pine (*Pinus nigra*) trees in Turkey. *J Environ Biol* 31:453–460
- Chatziphilippidis G, Avtzis N (1994) Growth suppression caused on *Pinus brutia* Ten. by the defoliating insect *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Proceedings: IUFRO Meeting on Mountain Silviculture, Spain: 333–341
- Démolin G (1969) Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance écologique. *Ann For Sci* 26:81–102
- Devkota B, Schmidt GH (1990) Larval development of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. and Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) from Greece as influenced by different host plants under laboratory conditions. *J Appl Entomol* 109:321–330. doi:10.1111/j.1439-0418.1990.tb00059.x
- Durkaya A, Durkaya B, Dal I (2009) The effects of the pine processionary moth on the increment of Crimean pine trees in Bartın, Turkey. *Afr J Biotechnol* 8:2356–2361
- Dymond CC (2010) Future spruce budworm outbreak may create a carbon source in eastern Canadian forests. *Ecosystems* 13:917–931. doi:10.1890/1051-0761(1999)009[0526:AYRAOC]2.0.CO;2
- Gross HL (1992) Impact analysis for a jack pine budworm infestation in Ontario. *Can J For Res* 22:818–831. doi:10.1139/x92-111
- Gurevitch J, Hedges LV (1993) Meta-analysis: combining the results of independent studies in experimental ecology. In: Scheiner SM, Gurevitch J (eds) The design and analysis of ecological experiments. Oxford University Press, New York, pp 378–398
- Gurevitch J, Hedges LV (1999) Statistical issues in ecological meta-analyses. *Ecology* 80:1142–1149
- Halperin J (1990) Life history of *Thaumetopoea* spp. (Lep., Thaumetopoeidae) in Israel. *J Appl Entomol* 110:1–6. doi:10.1111/j.1439-0418.1990.tb00088.x
- Hedges LV, Gurevitch J, Curtis PS (1999) The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* 80:1150–1156. doi:10.1890/0012-9658(1999)080[1150:TMAORR]2.0.CO;2

- Hernandez JMM, Anta MB, Díaz MJL (2008) Influencia de la calidad de estación en el crecimiento de *Pinus pinaster* y *P. radiata* tras una defoliación de procesionaria. *Cuad Soc Esp For* 26:67–71
- Hyvönen R, Ågren GI, Linder S, Persson T, Cotrufo MF, Ekblad A, Freeman M, Grelle A, Janssens IA, Jarvis PG, Kellomäki S, Lindroth A, Loustau D, Lundmark T, Norby RJ, Oren R, Pilegaard K, Ryan MG, Sigurdsson BD, Strömberg M, van Oijen M, Wallin G (2007) The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. *New Phytol* 173:463–480. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.01967.x
- Joly R (1976) Les Insectes Ennemis des Pins. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy
- Kelly JM, Samuelson L, Edwards G, Hanson P, Kelting D, Mays A, Wullschlegel S (1995) Are seedlings reasonable surrogates for trees? An analysis of ozone impacts on *Quercus rubra*. *Water Air Soil Pollut* 85:1317–1324. doi:10.1007/BF00477164
- Krause SC, Raffa KF (1996) Differential growth and recovery rates following defoliation in related deciduous and evergreen trees. *Trees* 10:308–316. doi:10.1007/BF02340777
- Kulman HM (1963) Distribution and effects of jack-pine budworm defoliation. *For Sci* 9:146–157
- Kulman HM (1971) Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. *Annu Rev Entomol* 16:289–324. doi:10.1146/annurev.en.16.010171.001445
- Kurz WA, Dymond CC, Stinson G, Rampley GJ, Neilson ET, Carroll AL, Ebata T, Safranyik L (2008) Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature* 452:987–990. doi:10.1038/nature06777
- Laurent-Hervouët N (1986) Mesure des pertes de croissance radiale sur quelques espèces de *Pinus* dues à deux défoliateurs forestiers. I Cas de la processionnaire du pin en région méditerranéenne. *Ann For Sci* 43:239–262
- Langstrom B, Annala E, Hellqvist C, Varama M, Niemela P (2001) Tree mortality needle biomass recovery and growth losses in Scots pine following defoliation by *Diprion pini* and subsequent attack by *Tomicus piniperda*. *Scand J For Res* 16:342–353. doi:10.1080/02827580118325
- Logan JA, Régnière J, Powell JA (2003) Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Front Ecol Environ* 1:130–137. doi:10.1890/1540-9295(2003)001[0130:ATIOWG]2.0.CO;2
- Lyytikäinen-Saarenmaa P, Tomppo E (2002) Impact of sawfly defoliation on growth of Scots pine (*Pinus sylvestris*) (Pinaceae) and associated economic losses. *Bull Entomol Res* 93:137–140. doi:10.1079/BER2002154
- Luyssaert S, Ciais P, Piao SL, Schulze ED, Jung M, Zaehle S, Schelhaas MJ, Reichstein M, Churkina G, Papale D, Abril G, Beer C, Grace J, Loustau D, Matteucci G, Magnani F, Nabuurs GJ, Verbeeck H, Sulkava M, van der Werf GR, Janssens IA, members of the CARBOEUROPE-IP SYNTHESIS TEAM (2010) The European carbon balance. Part 3: forests. *Glob Chang Biol* 16:1429–1450. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02056.x
- Masutti L, Battisti A (1990) *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) in Italy Bionomics and perspectives of integrated control. *J Appl Entomol* 110:229–234. doi:10.1111/j.1439-0418.1990.tb00117.x
- Mayfield AE III, Douglas CA, Briggs RD (2005) Radial growth impact of pine false webworm defoliation on eastern white pine. *Can J For Res* 35:1071–1086. doi:10.1139/x05-040
- Morris WF, Hufbauer RA, Agrawal AA, Bever JD, Borowicz VA, Gilbert GS, Maron JL, Mitchell CE, Parker IM, Power AG, Torchin ME, Vázquez DP (2007) Direct and interactive effects of enemies and mutualists on plant performance: a meta-analysis. *Ecology* 88:1021–1029. doi:10.1890/06-0442
- Nabuurs GJ, Thurig E, Heidema N, Armolaitis K, Biber P, Cienciala E, Kaufmann E (2008) Hotspots of the European forests carbon cycle. *For Ecol Manag* 256:194–200
- Nemani RR, Keeling CD, Hashimoto H, Jolly WM, Piper SC, Tucker CJ, Myrneni RB, Running SW (2003) Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science* 300:1560–1563. doi:10.1126/science.1082750
- Netherer S, Schopf A (2010) Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—general aspects and the pine processionary moth as specific example. *For Ecol Manag* 259:831–838
- Niinemets U (2010) Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, tolerance and acclimation. *For Ecol Manag* 260:1623–1639. doi:10.1016/j.foreco.2010.07.054
- Parsons K, Quiring D, Piene H, Farrell J (2003) Temporal patterns of balsam fir sawfly defoliation and growth loss in young balsam fir. *For Ecol Manag* 184:33–46. doi:10.1016/S0378-1127(03)00145-2
- Pestaña M, Santolamazza-Carbone S (2010) Defoliation negatively affects plant growth and the ectomycorrhizal community of *Pinus pinaster* in Spain. *Oecologia* 165:723–733. doi:10.1007/s00442-010-1760-8
- Piene H, Little CHA (1990) Spruce budworm defoliation and growth loss in young balsam fir: artificial defoliation of potted trees. *Can J For Res* 20:902–909. doi:10.1139/x90-121
- Pinkard EA, Battaglia M, Roxburgh S, O'Grady AP (2011) Estimating forest net primary production under changing climate: adding pests into the equation. *Tree Physiol* 31:686–699. doi:10.1093/treephys/tpr054
- Porté A, Loustau D (1997) Variability of the photosynthetic characteristics of mature needles within the crown of a 25-year-old *Pinus pinaster*. *Tree Physiol* 18:223–232
- Porté A, Bosc A, Champion I, Loustau D (2000) Estimating the foliage area of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait) branches and crowns with application to modelling the foliage area distribution in the crown. *Ann For Sci* 57:73–86
- Quentin AG, Pinkard EA, Beadle CL, Wardlaw TJ, O'Grady AP, Paterson S, Mohammed CL (2010) Do artificial and natural defoliation have similar effects on physiology of *Eucalyptus globulus* Labill. seedlings? *Ann For Sci* 67:203. doi:10.1051/forest/2009096
- Reich PB, Walters MB, Krause SC, Vanderklein DW, Raffa KF, Tabone T (1993) Growth, nutrition and gas exchange of *Pinus resinosa* following artificial defoliation. *Trees* 7:67–77. doi:10.1007/BF00225472
- Robinet C, Baier P, Pennerstorfer J, Schopf A, Roques A (2007) Modelling the effects of climate change on the potential feeding activity of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. and Schiff.) (Lep., Notodontidae) in France. *Glob Ecol Biogeogr* 16:460–471. doi:10.1111/j.1466-8238.2006.00302.x
- Rosenberg MS (2005) The file-drawer problem revisited: a general weighted method for calculating fail-safe numbers in meta-analysis. *Evolution* 59:464–468. doi:10.1111/j.0014-3820.2005.tb01004.x
- Rosenberg MS, Adams DC, Gurevitch J (2000) MetaWin: statistical software for meta-analysis. Version 2.0. Sinauer Associates, Sunderland
- Straw NA (1996) The impact of pine looper moth, *Bupalus piniaria* L. (Lepidoptera: Geometridae) on the growth of Scots pine in Tentsmuir Forest, Scotland. *For Ecol Manag* 87:209–232
- Straw NA, Fielding NJ, Green G, Price J (2002) The impact of green spruce aphid, *Elatobium abietinum* (Walker), on the growth of young Sitka spruce in Hafren forest, Wales: delayed effects on needle size limit wood production. *For Ecol Manag* 157:267–283
- Straw N, Fielding N, Green G, Price J, Williams D (2011) Defoliation and growth relationships for mid-rotation Sitka

- spruce attacked by the green spruce aphid, *Elatobium abietinum* (Walker) (Homoptera: Aphididae). For Ecol Manag 262:1223–1235
- Twery MJ (1990) Effects of defoliation by gypsy moth. In: Twery MJ, Smith SI (ed) Proceedings USDA InterAgency Gypsy Moth Research Review, East Windsor, CT, pp 27–39
- Vejpustková M, Jaroslav H (2006) Impact of defoliation caused by the sawfly *Cephalcia lariciphila* (Hymenoptera: Pamphiliidae) on radial growth of larch (*Larix decidua* Mill.). Eur J For Res 125:391–396
- Wainhouse D (2005) Ecological methods in forest pest management. Oxford University Press, New York

Pine growth response to processionary moth defoliation across a stand chronosequence.

Forest, Ecology and Management (accepted)

Pine growth response to processionary moth defoliation across a stand chronosequence

JEAN-SEBASTIEN JACQUET^{1,2,5}, ALEXANDRE BOSCH³, ANTHONY O'GRADY⁴
and HERVE JACTEL¹

¹ INRA, UMR1202 BIOGECO, F-33612 Cestas, France

² Univ. Bordeaux, UMR 1202, BIOGECO, F-33405 Talence, France

³ INRA, UR1263 EPHYSE, F-33140, Villenave d'Ornon, France

⁴ CSIRO Sustainable Ecosystems, Private Bag 12, Hobart, Tasmania 7001, Australia

⁵ Corresponding author (jacquet@pierroton.inra.fr/ Tel + 33 - (0)5.57.12.27.37 / Fax + 33 - (0)5.57.12.28.81)

Abstract:

Estimating the impact of pest insects on forest productivity requires a better understanding of host tree responses. While many studies have focused on juvenile trees, studying impacts of defoliation on trees of increasing age helps to understand underlying mechanisms regulating growth responses to defoliation. During winter 2009-2010 a large outbreak of pine processionary moth occurred in South Western France. We set up a field experiment to examine the effects of pine processionary moth defoliation varying from 25% to 100% on the growth of *Pinus pinaster* in pure stands of 3 to 40 years old. Our results clearly showed that pine processionary moth defoliation resulted in significant loss of radial growth for at least two years following defoliation. Stem growth loss in the first and the second years were proportional to the defoliation intensity and ranged from 32% to 93% in year 1, and from 17% to 68% in year 2. Stem growth was more reduced in older trees. Carbohydrates and nitrogen contents in needles and stem sapwood were also affected by defoliation. Old and highly defoliated trees were subsequently killed by bark beetles. Our results suggest that defoliation affects stem growth through nitrogen and carbon resource limitation and that stem growth would be a lower priority sink for resources than other physiological processes in pine trees.

Keywords: Forest productivity, herbivory, age, nutrient, carbon, nitrogen, allocation.

1 Introduction

Forests are important carbon sinks worldwide (Hyvönen et al., 2007), and may help to mitigate the detrimental effects of climate change (Luyssaert et al., 2010). Thus, the maintenance of tree growth potential is crucial. However, global warming poses several risks to carbon sequestration in forests. In particular tree damage by defoliating insects are likely to be enhanced by increased temperatures (Robinet and Roques, 2010) and drought (Jactel et al., 2011) thus resulting in reduced forest productivity (Nabuurs et al., 2008). It is therefore of critical importance to model the impact of insect defoliation on net forest primary production in order to better predict future carbon storage in the global change context.

In addition to the direct detrimental effects of defoliation on total biomass and productivity (Chen et al., 2002), insect defoliations have been shown to affect carbohydrate and biomass allocation patterns in trees (Mc Naughton and Chapin, 1985; Eyles et al., 2009), foliar nitrogen (N) or related protein concentrations (Piene, 1980; Caldwell et al., 1981; Wagner and Evans, 1985), photosynthetic activity (Reich et al., 1993; Turnbull et al., 2007; Quentin et al., 2010), and defensive chemistry (Turnbull et al., 2007) which could further affect tree resistance to biotic and abiotic stresses.

It has been suggested that non-structural carbohydrates (NSC), usually considered as a carbon reserve for energy and biosynthesis, mediate tree growth responses to defoliation (Eyles et al., 2009; Pinkard et al., 2011). Moderate and severe defoliation usually results in reduced NSC concentrations (Palacio et al., 2011, but not always in case of light defoliation e.g. Van der Heyden and Stock, 1995) which might in turn reduce carbon allocation to tree growth (Trumble et al., 1993). It is also well established that a share of carbon reserves are necessary to support various vital processes such as respiration, reproduction, defense and tree growth (Mund et al., 2010; McDowell et al., 2011; Pinkard et al., 2011). However, such carbon limitation does not seem to last long (Palacio et al., 2011, 2012). For example in evergreen conifers (*Pinus cembra*), rapid replenishment of carbon stores following defoliation has been observed (Li et al., 2002; Roitto et al., 2003). These observations suggest that the impacts of defoliation on tree growth may not only or directly depend on quantitative changes in NSC concentrations. Because old needles are the main storage organs for nitrogen, defoliation could also result in a significant export of N stores (Li et al., 2002; Millard et al., 2001), which may impede stored nitrogen remobilization for photosynthetic processes and tree metabolism.

There is therefore a lack of understanding of how trees respond to carbon and mineral constraints resulting from defoliation (Reich et al., 1993; Vanderklein and Reich, 1999; Eyles et al., 2009; Pinkard et al., 2011). Because the relative importance of metabolic processes and patterns of carbon and nitrogen allocation change with tree age (Mäkelä & Valentine, 2001), we argue that assessing the effects of defoliation across a chronosequence of age classes may shed new lights on the mechanisms linking defoliation to growth loss. Kulman (1971) and Wainhouse (2005) suggest that young trees are more likely than old trees to die following severe defoliation. Young and mature conifer trees differ in the proportion of old vs. young needles (Porte et al., 2000) and these differences might influence their response to defoliation (Kelly et al., 1995; Straw et al., 2011). Larger trees are for example expected to better mitigate the effects of defoliation because they have larger stored nutrient reserves (Niinemets 2010).

Pine processionary moth (PPM) *Thaumetopoea pityocampa* (Dennis & Schiff) is the main insect defoliator of pine and cedar species in Southern Europe (Devkota and Schmidt, 1990; Masutti and Battisti, 1990). In the last decade, its range has spread towards higher latitudes and altitudes, probably in response to rising winter temperatures (Battisti et al., 2005; Robinet et al., 2007). Defoliation by PPM usually results in significant growth reduction (Lemoine, 1977; Hodar, 2003; Kanat, 2005). A recent meta-analysis of tree growth responses to PPM defoliation (Jacquet et al., 2012) suggested that growth losses do not increase linearly with defoliation intensity and were higher in young than in mature trees. However, the use of different methodological approaches for determining tree growth loss and defoliation rate may have obscured the general pattern of growth response. Additionally, the effect of tree age has never been examined simultaneously with that of defoliation intensity within the same experiment.

To control the magnitude and location of defoliations (Hjältén, 2004), artificial defoliations have been often used as a substitute of natural defoliations (Quentin et al., 2010). Artificial defoliation provides a logistically simpler approach for controlling the extent and timing of defoliation, thus allowing developing experimental studies that control for both tree age and defoliation rate. However questions remain related to the capacity of artificial defoliation to accurately mimic real herbivore damage (Baldwin, 1990; Hjältén, 2004), notably in terms of spatial and temporal patterns (e.g. Reich et al., 1993; Vanderklein and Reich, 1999). Furthermore, physiological responses to artificial and natural defoliation may differ (Quentin et al., 2010).

During the winter 2009-2010, a large outbreak of PPM was observed in the Landes de Gascogne Forest, where maritime pine stands of all ages were naturally defoliated by the insect, some trees being 100% defoliated. We took advantage of this large biotic disturbance to set up a large field experiment where we controlled for both the age and the defoliation rate of trees to quantify the impacts of defoliation by PPM on growth dynamics in the commercially important tree species *Pinus pinaster*. More specifically our objectives were to test the following hypotheses:

- 1) Radial growth losses associated with PPM defoliation are proportional to the amount of foliage removed, by both natural and artificial defoliations
- 2) The magnitude of PPM defoliation effects on radial growth decreases with tree age
- 3) Growth responses to PPM defoliation are driven by carbohydrate and nutrient resources limitation.

2 Materials and methods

2.1 Study area

The study was carried out in even-aged monospecific maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) stands in the “Landes de Gascogne” forest, south-western France, the largest plantation forest in Europe with ca. one million ha of maritime pine. The stands were selected in a small region (5km x 5km) (44°44'00"N, 00°46'00"W), with very homogenous pedo-climatic conditions, located ca. 40 km south of Bordeaux. The climate of this region is thermo-Atlantic (mean annual temperature of 13°C, mean annual precipitation of 977 mm) with wet winters and marked drought in late summer (August-September). For the two years of the study precipitation was 812 mm and 638 mm in 2010 and 2011 respectively. Monthly averaged maximum and minimum temperatures in 2010 were 28.3°C and 0°C respectively and 27.7°C and 1.3°C respectively in 2011. The region is flat with podzol soils established on several meters of sandy deposit.

2.2 Experimental design (natural defoliation)

To quantify the impacts of PPM defoliation on *P. pinaster* growth as a function of defoliation intensity and stand age, we selected 11 stands along a chronosequence spanning from 3 to 40 years old (3, 6, 9, 10, 11, 13, 18, 19, 28, 29 and 40), i.e. covering the full rotation period for the maritime pine in the study area. The longer term (2 years) impacts of PPM

defoliation on tree growth were examined in a subset of seven stands aged from 9 to 30 years old in which no subsequent defoliation (winter 2010-2011) were observed.

Trees were allocated in one of five defoliation intensity classes (% of defoliated crown): 0%, (control) 25%, 50%, 75% and 100%. Percent defoliation was visually assessed to the nearest 5% by two ground-based visual observers, using binoculars whenever necessary. Old foliage contributes ca. 50% of tree crown area in maritime pine (Porté et al. 2000). Furthermore, PPM caterpillars prefer to feed on older needles and shift to current year needles when the former are entirely consumed. Trees were then considered to be 25% defoliated if half of the mature needles were missing. Trees were estimated to be 50% defoliated if all of mature needles were missing. Trees were considered to be 75% defoliated if all of the mature needles and half of the current year needles were missing and 100% if all mature and current year needles were missing. All classes of defoliation were represented within each of the 11 sampled stands. A stratified tree sampling design was applied, with the defoliation intensity factor nested within the stand age factor. For each stand and each class of defoliation intensity, we sampled three trees of same status, for a total of 165 sampled trees (15 per stand).

2.3 Artificial defoliation experiment

To investigate whether artificial defoliation had similar growth impacts to natural defoliation, needles were snipped manually with scissors up to 0.5 cm from the brachyblast in order to mimic PPM feeding. The artificial defoliation was carried out in February 2010 and coincided with the end of natural PPM feeding period. Removed needle material was left at the tree base. The same five classes of defoliation intensity as assessed in natural defoliation experiment were replicated in this trial. Artificial defoliation was applied to trees belonging to the stands where the effect of natural defoliation was assessed, allowing true paired comparisons. Because older stands were too high (more than 10m), canopy access was too difficult, it was thus impossible to defoliate trees older than 10 years old. So for this study, only the four youngest stands (3, 6, 9, 10 years old) were used. Within each stand two trees per defoliation intensity were defoliated, for a total of 40 experimental trees (10 per stand). These two artificially defoliated trees were similar in size to the three naturally defoliated trees sampled within the same category of defoliation rate.

2.4 Stem growth variables

The circumference of each tree was measured at breast height (1.3 m above the soil surface), weekly from February 2010 to December 2010 in order to capture intra annual variations in radial growth the year following defoliation, and twice in 2011 (in February and December 2011). Trees circumference was measured with mechanical dendrometers (0.1 mm). Then we calculated the basal area at 1.3 m for each individual tree (i) and for each date (d) of measurement, assuming that trunks were cylindrical.

In order to compare the growth dynamics of trees for which the dates of measurement in 2010 were non-synchronous and to improve the signal / noise ratio (uncertainty of measurement), we smoothed individual basal area $BA_i(d)$ response curves. We fitted a spline function (polynomial piecewise function) characterized by three time periods, a dynamic growth period preceded and followed by two constant states (Appendix 1). We specifically analyzed the effect of PPM defoliation and tree age on the phenology of radial growth using two parameters of these curves: the starting and ending days of the growth season (d_{start} and d_{end} respectively).

To allow the comparison between trees within a given stand, we calculated for each tree a normalized growth variable (G_i) as the annual basal area increment over the initial basal area :

$$G_i(d) = \frac{BA_i(d) - BA_i(d0)}{BA_i(d0)} \quad \text{Equation 1}$$

where $BA_i(d0)$ is the initial basal area of tree i and $BA_i(d)$ values are retrieved from smoothed response curves.

To characterize the effect of defoliation on radial growth regardless of a stand effect that may result from slightly different site conditions or management regimes, we calculated for each tree a Relative Growth ($RG_i(d)$) as the ratio of its normalized growth, over the mean of normalized growth of the three trees in the control class (no defoliation) $\overline{G_{ctl}(d)}$ from the same stand:

$$RG_i(d) = \frac{G_i(d)}{\overline{G_{ctl}(d)}} \quad \text{Equation 2}$$

for each date (d) of measurement in a given stand.

We derived by the time each individual relative growth function to estimate the relative growth rate (RGR) along the growing season.

Finally, for each tree (i) we calculated the annual growth loss (AGL) at the end of the year ($d = 365$) as:

$$AGL_i = 1 - RG_i(d_{365}) \quad \text{Equation 3}$$

Given the relative amount of the three needle cohorts in the crown of maritime pine (Porté et al. 2000), we estimated a residual defoliation rate in 2010 as the defoliation rate in 2009 minus the new needles produced in 2010 (Appendix 2) for each sampled tree in 2010. Predicted values of growth losses in the second year (2011) were then estimated using the correlation model established between growth loss in 2010 and defoliation values of 2009, using this time the residual defoliation values of 2010 as entry data. We could then compare observed growth loss values in 2011 with predicted values in 2011 in the same trees, taking in account the establishment of the new needles cohort.

2.5 Leaf traits related to photosynthesis capacity

Our objective was to determine whether PPM defoliation had an effect on tree photosynthetic capacity at the end of 2010. Photosynthesis capacity was evaluated via two related leaf traits: leaf area and leaf mineral content (N, P) in both 2010 needles (new needles) and 2009 needles (old needles) since mineral contents could have been remobilized from 2009 needles to compensate for loss due to defoliation.

On each tree, the extremity of an accessible lateral branch was sampled in autumn 2010 using pruner or a rifle (depending on tree height). From that branch, 10 two year old needle fascicles (from 2009) and 10 current year needle fascicles (from 2010) were collected.

Nutrient content was determined for the two needle cohorts. Five fascicles were oven-dried at 65 °C and ground. After digestion in sulphuric acid and hydrogen peroxide, nitrogen $[N]_{\text{leaf}}$ (mg g⁻¹) and phosphorus $[P]_{\text{leaf}}$ (mg g⁻¹) concentrations were determined colorimetrically with a Technicon auto analyser II, as described by O'Neill and Webb (1970).

On the other 5 fascicles, the mid-needle diameter and total length of each needle were measured. The needle area was calculated assuming a semi-cylinder form. For each tree, mean needle area (s_Y , cm²) was calculated per needle cohort. To normalize for branch vigor

effects on needle size prior to statistical analysis, we calculated the Area Ratio ($AR = s_{2010} / s_{2009}$) as response of leaf area to defoliation.

2.6 Stem carbohydrates and mineral contents

The concentration of non structural carbohydrates (NSC) in the phloem and sapwood of all sampled trees was estimated in autumn 2010, i.e. after the tree growth period was completed. Tree stem tissues were sampled at 30 cm above ground level since stem NSC account for 50% of the whole tree pool in *P. pinaster* (Jacquet pers. obs.). Phloem tissue was collected using a 16 mm diameter corer after removing the bark. Sapwood shavings were collected using a drill bit (3.4 cm deep, 1.1cm diameter). Samples were frozen at -80°C at the time of sampling using liquid nitrogen.

Extraction of sugars was performed on ca. 30 mg of phloem or sapwood powder following a method derived by Moing et al. (1992) and modified according to the following purification procedure. The extracts were purified on polyvinyl polypyrrolidone (PVPP Sigma) for eliminating polyphenols and on anion exchangers (AG1*8 100-200Mesh Biorad - HCO_3^- form) and on activated carbon (Darco ® powder, 100 mesh particle size). Extracts were desiccated and then dissolved in ultra-pure water for HPLC analyses. Quantification of glucose, fructose, sucrose concentrations were done at 85°C , with a flow rate of 1 ml/min of ultra pure water, using a Gilson 715 system (Gilson International France – 95911 Roissy, France) equipped with a column Aminex FAST CARBOHYDRATE and a precolumn Micro-Guard Carbo-C Refill Cartridge 30 x 4.6 mm (BIO-RAD-92430 Marnes-La-Coquette - France). The detection was done using refractometry (RI2000 - DURATEC Analysentechnik GmbH - Hockenheim-Germany) and the results were expressed as specific contents in mg/g (dry weight). From the pellet obtained after soluble sugar extraction, starch content was quantified as glucose equivalent after hydrolysis with amyloglucosidase (Boehringer 1984) at an absorbance of 340 nm on a microplate scanning spectrophotometer (Power wave 200 – Biotek Instrument, Seralbo Technologie, 94886 Bonneuil sur Marne, France).

$[\text{N}]_{\text{wood}}$ and $[\text{P}]_{\text{wood}}$ concentrations in the sapwood were determined using the same method as that described for needles.

2.7 Statistical analyses

Our objective was to test the effect of defoliation intensity, tree age and their interaction on growth variables (AGL, d_{start} , d_{end}), needle traits (AR, $[\text{N}]_{\text{leaf}}$, $[\text{P}]_{\text{leaf}}$) and stem

carbohydrates and mineral concentrations ($[N]_{\text{wood}}$, $[P]_{\text{wood}}$, soluble sugars, starch and total NSC). These response variables were analyzed using individual trees as replicates to increase statistical power and to test for interaction effects between tree age and defoliation. Hence, we carried out linear mixed models to estimate variance components for random effects, while adjusting for relevant fixed effects (defoliation intensity, tree age). We used fixed effects for defoliation, age, age squared and their interactions plus a random effect for the forest stand. Prior to analyses, annual growth losses were centered (i.e. subtracting the sample mean from all observations) and reduced (i.e. dividing centered variables by their sample standard deviation) in order to make model coefficients comparable between 2010 and 2011 (Schielzeth, 2010). Non-significant explanatory variables or interactions were successively removed from complete models until the minimal model best explaining the data was obtained (Zuur et al., 2009). To further investigate the defoliation \times age interaction effect on sugar contents, stands were grouped into two age classes of similar size (6 stands <15 years and 5 stands >15 years, 15 years corresponding to the age of canopy closure in maritime pine plantations). To meet the assumptions of normality and homoscedasticity, the residuals were verified by graphical analyses and Shapiro–Wilk tests on model residuals. Linear mixed-model analyses (Pinheiro et al., 2011) were performed with the procedure lme (R software; R Development Core Team 2010).

Growth responses to natural and artificial defoliation treatments in 2010 were compared using a paired Wilcoxon test (R software).

3 Results

3.1 Impacts of Pine Processionary defoliation on tree growth the following year

Defoliation intensity ($F_{1,148}=544.6$, $P=0.0001$), tree age ($F_{1,148}=10.8$, $P=0.0013$) and squared tree age ($F_{1,148}=23.9$, $P<0.0001$) had highly significant effects on annual growth loss in 2010. There were no significant interactions between age and defoliation ($F=0.98$ $P>0.05$). The best explanatory model was then as following:

$$AGL_{2010} = 0.0235 \times def (\%) + 0.0756 \times age - 0.0015 \times age^2 \quad \text{Equation 4}$$

The year following PPM defoliation (2010), relative growth loss showed a strong positive linear relationship with the percentage of defoliation (Figure 1). Annual growth

losses ranged from $32 \pm 7.4\%$ to $93 \pm 2.5\%$ for trees 25% and 100% defoliated respectively in comparison to undefoliated trees.

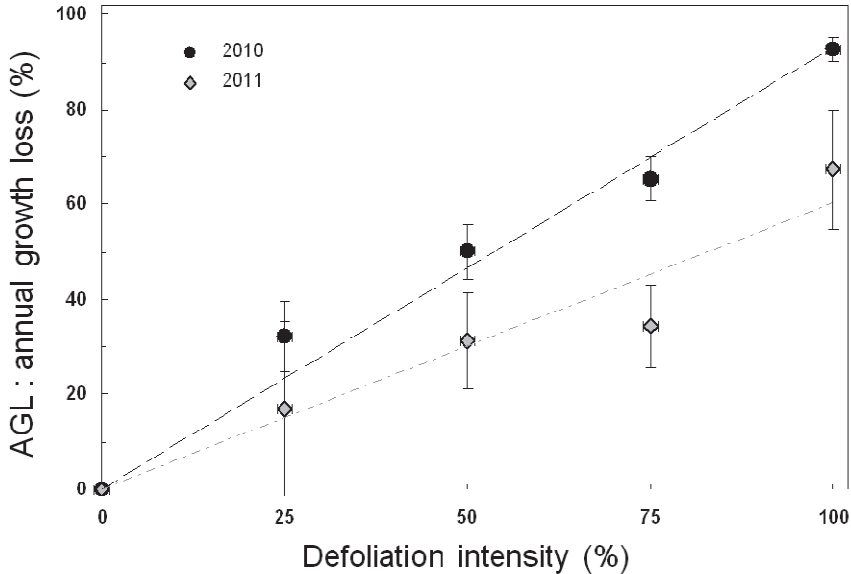


Figure 1: Annual radial growth loss (%) of *Pinus pinaster* trees (mean ± CI 95%) in 2010 (black circle) and 2011 (grey diamond) in relation with natural pine processionary moth defoliation intensity in 2009.

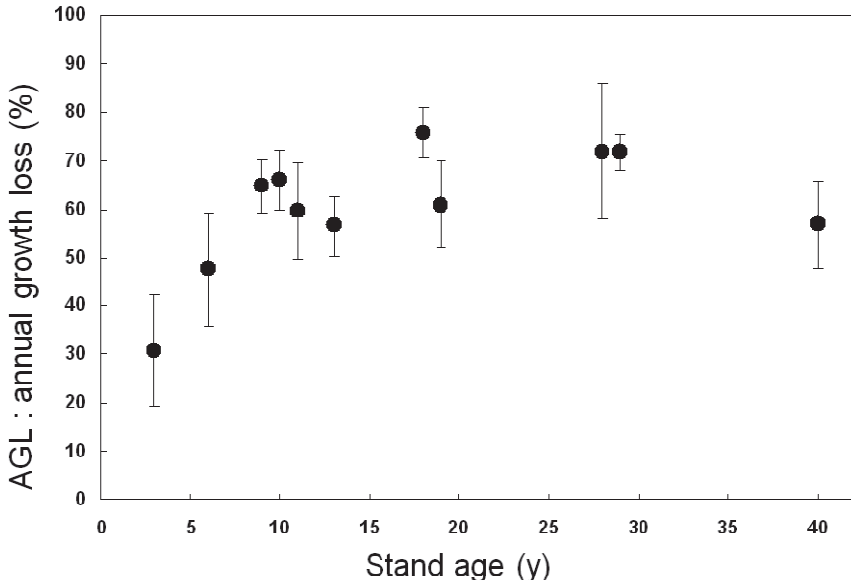


Figure 2 : Curvilinear relationship between annual radial growth loss due to natural pine processionary moth defoliations and age of *Pinus pinaster* trees in 2010.

There was a significant curvilinear relationship between tree age and annual growth loss due to natural PPM defoliation in 2010 (Figure 2). The highest growth losses were observed for trees between 15 and 30 years old, which correspond to the period of complete canopy closure in maritime pine stands. For younger trees growth losses tended to increase with tree age, whereas it seemed to decrease for tree older than 30 years old.

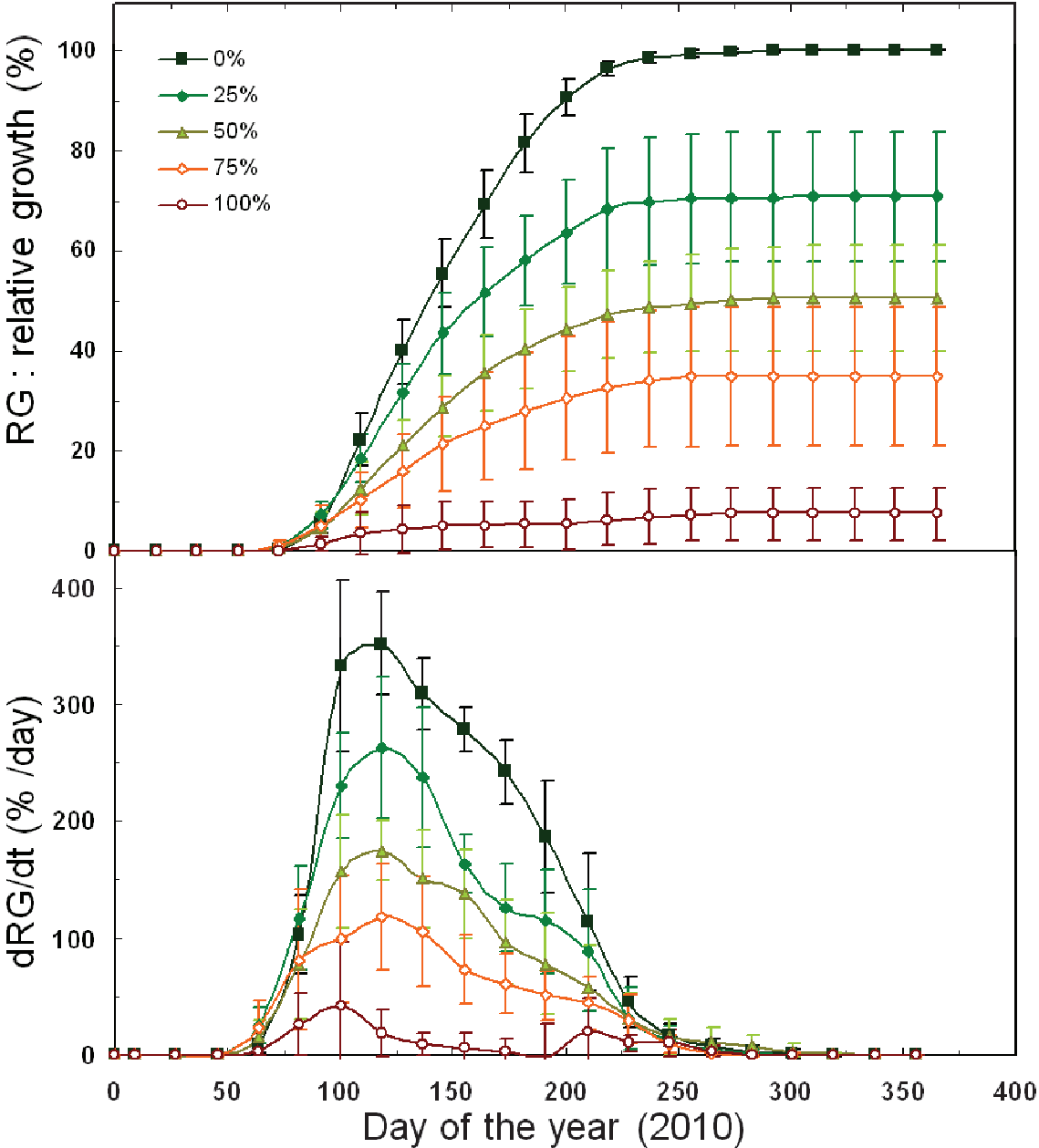


Figure 3 : Intra-annual phenology of *Pinus pinaster* radial growth (a) and growth rate (b) in response to different natural PPM defoliation intensities (with confidence interval 95% showing variability between trees).

The phenology of *P. pinaster* radial growth (RG) under different intensities of PPM defoliation is shown in Figure 3a. Intra-annual growth patterns followed a sigmoid shape. The growth dynamics of 100% defoliated trees was less regular, with several successive plateaus. The relative growth remained very low for all 100% defoliated trees with high individual variability in the growth dynamics (data not shown).

The start (d_{start}) and end (d_{end}) days of the growing season were also significantly affected by defoliation (Table 1). The growth of 100% defoliated trees started later (in early May instead of mid-March for control trees) and finished earlier in the season (mid August instead of mid-September for control trees) compared to trees with lower defoliation intensities. Furthermore, the initial growth rates of defoliated trees (except for 100% defoliation) did not differ from that of control trees (Figure 3b). There was no significant impact of tree age or age² on the two parameters of intra annual growth phenology (d_{end} , d_{start}).

3.2 Artificial defoliation

There were no significant differences between relative growth losses due to natural or artificial defoliation (p -values >0.05 for all defoliation levels) in young trees (Figure 4). Thus artificial defoliation can be used as a surrogate of natural PPM defoliation in future studies, at least in younger stands (<10 y.o.). Such similarities in AGL responses to natural and artificial defoliations also provide confidence in our assessment of natural defoliation intensity.

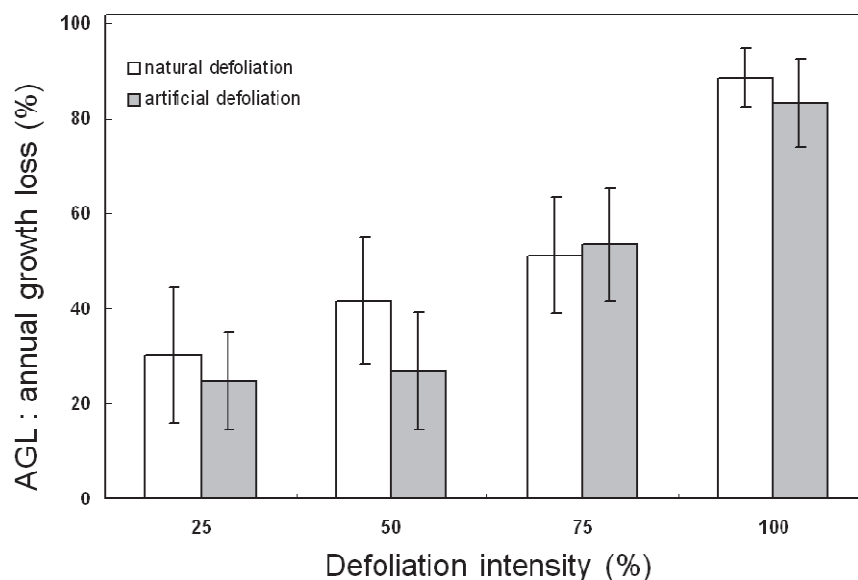


Figure 4 : Comparison of annual radial growth loss in artificially vs. naturally defoliated *Pinus pinaster* trees of the same age (in the same stands).

3.3 Second year impact of PPM defoliation on tree growth

We found no significant effect of tree age on relative growth loss in 2011, i.e. during the second year of growth following PPM defoliation ($P=0.7372$). But this may be due to exclusion of some age classes (3, 6, 40 y.o) from the analysis because of subsequent defoliation event (see Materials and Methods).

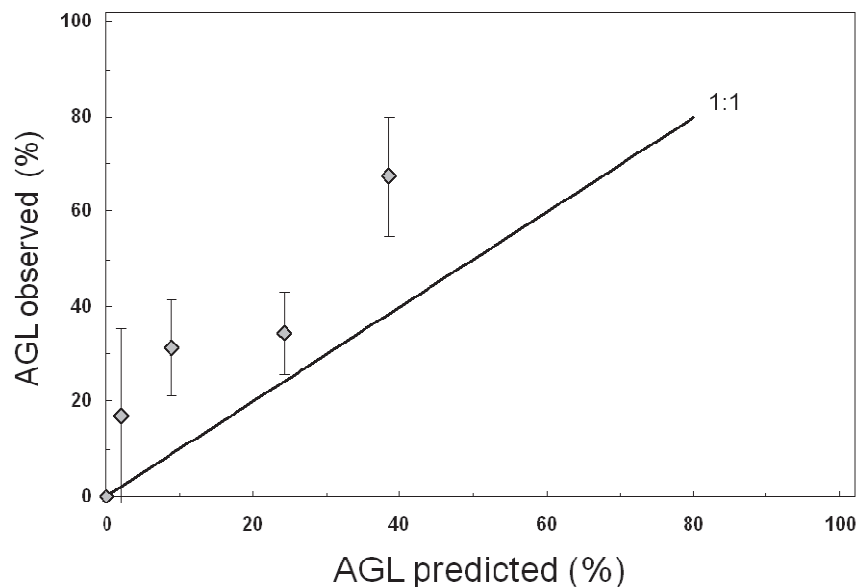


Figure 5 : Predicted radial growth losses (solid line, based on the regression model built with 2010 data from the same plots as those observed in 2011) plotted against observed radial growth losses in 2011.

Despite this, PPM defoliation still had a very significant negative impact on relative growth loss ($P < 0.0001$) (Figure 1). As in 2010, relative growth loss in 2011 decreased linearly with increasing defoliation intensity. However, the magnitude of defoliation impact was lower than in 2010. Since the explanatory variables were centered and reduced, we could compare the magnitude of defoliation effects: they were 0.023 ± 0.001 in 2010 and 0.017 ± 0.002 in 2011. Annual growth loss in the second year was still significant, varying from 17% to 68% for trees 25% and 100% defoliated respectively, in comparison to undefoliated trees.

Observed annual growth losses in 2011 (up to 68%) were more important than predicted growth losses (up to 39%) taking into account the establishment of new current year needles (Figure 5). Relative growth losses in 2011 were therefore not entirely explained by

the deficit in leaf area caused by the initial defoliation and partly compensated by the production of new needles.

3.4 Impacts of Pine Processionary defoliation on tree traits

3.4.1 Impact of defoliation and tree age on leaf traits

There was no defoliation effect on leaf area ratio (AR) ($F_{1,113}=2.89$, $P=0.09$) nor on N and P concentrations in 2009 needles at the end of 2010. By contrast, N and P concentrations in current year needles (those produced in 2010, following PPM defoliation) were significantly increased with increasing defoliation intensity (Table 1). There were no significant effects of age (or age²) on those leaf traits.

Table 1 : Effect of Pine Processionary Moth defoliation on tree growth dynamics parameters and leaf traits (mean \pm IC95%) in *Pinus pinaster*.

Defoliation(%)	0	25	50	75	100	F _{1,151}
d_{start} (day)	77 \pm 4	74 \pm 5	81 \pm 9	80 \pm 11	130 \pm 22	28,70***
d_{end} (day)	251 \pm 17	230 \pm 14	246 \pm 15	235 \pm 18	219 \pm 20	4,88*
[P]_{leaf}(mg.g⁻¹) 2009	0.62 \pm 0.03	0.57 \pm 0.05	0.61 \pm 0.04	0.57 \pm 0.05	0.71 \pm 0.19	0.85
[N]_{leaf}(mg.g⁻¹) 2009	9.18 \pm 0.61	8.67 \pm 0.36	8.86 \pm 0.47	8.89 \pm 0.47	9.33 \pm 0.87	0.01
[P]_{leaf}(mg.g⁻¹) 2010	0.81 \pm 0.06	0.82 \pm 0.08	0.84 \pm 0.08	0.82 \pm 0.07	0.92 \pm 0.09	3.98*
[N]_{leaf}(mg.g⁻¹) 2010	9.78 \pm 0.56	9.078 \pm 0.53	9.38 \pm 0.53	9.71 \pm 0.56	10.26 \pm 0.7	5.05*
[N]_{wood}(mg.g⁻¹) 2010	4.73 \pm 1.2	3.26 \pm 1.4	3.72 \pm 2.2	3.29 \pm 1.3	3.33 \pm 1.8	2.11
[P]_{wood}(mg.g⁻¹) 2010	4.96 \pm 0.52	4.58 \pm 0.28	4.48 \pm 0.39	4.32 \pm 0.89	4.42 \pm 0.96	2.60

The F-value statistics were calculated with mixed models at the tree level. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

3.4.2 Impact of defoliation and tree age on sapwood mineral contents

There were no significant effects of defoliation or tree age on sapwood N and P concentrations at the end of 2010 (Table 1).

3.4.3 Carbohydrates responses to defoliation and tree age

The concentration of soluble sugars and starch were always higher in stem phloem than in sapwood. Both sapwood and phloem compartments had larger concentration of soluble sugars than of starch (Figure 6).

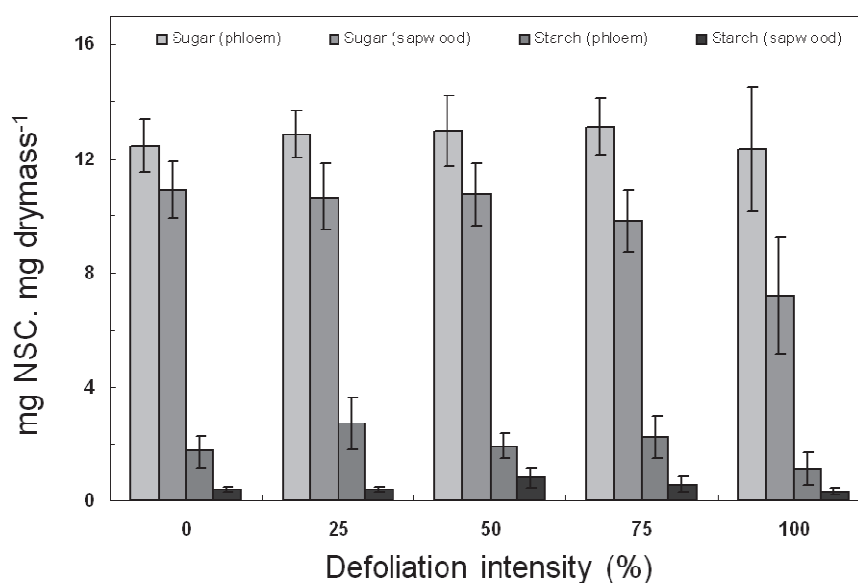


Figure 6 : Mean (\pm CI 95%) concentrations of non structural carbohydrates (sugars and starch) in the sapwood and phloem of the trunk of *Pinus pinaster* under to different levels of PPM defoliation intensity.

Defoliation intensity ($F_{1,141} = 8.87$, $P = 0.003$), tree age ($F_{1,141} = 10.89$, $P = 0.037$) and tree age² ($F_{1,141} = 7.19$, $P = 0.008$) had significant effects on stem sapwood soluble sugars but not on sapwood starch nor on any phloem carbohydrates. Soluble sugar concentrations in stem sapwood were 3% lower in 25% defoliated trees and 35% lower in 100% defoliated trees than in control trees (respectively 10.7 ± 1.2 and 7.2 ± 2.0 mg.g^{-1} vs. 11.0 ± 1.0 mg.g^{-1}) (Figure 6). As for relative radial growth loss, there was a significant curvilinear relationship between tree age and concentration of sapwood soluble sugars (Figure 7a).

There was a significant effect of the interaction between defoliation intensity and tree age on concentrations of soluble sugars in stem sapwood ($F_{1,141}=18.30$, $P<0.0001$). Defoliation intensity had no significant effect on concentration of soluble sugars in the stem sapwood ($P=0.46$) of young trees (<15 years old. i.e. before canopy closure) whereas it significantly reduced this concentration in older trees ($P<0.001$) (Figure 7b).

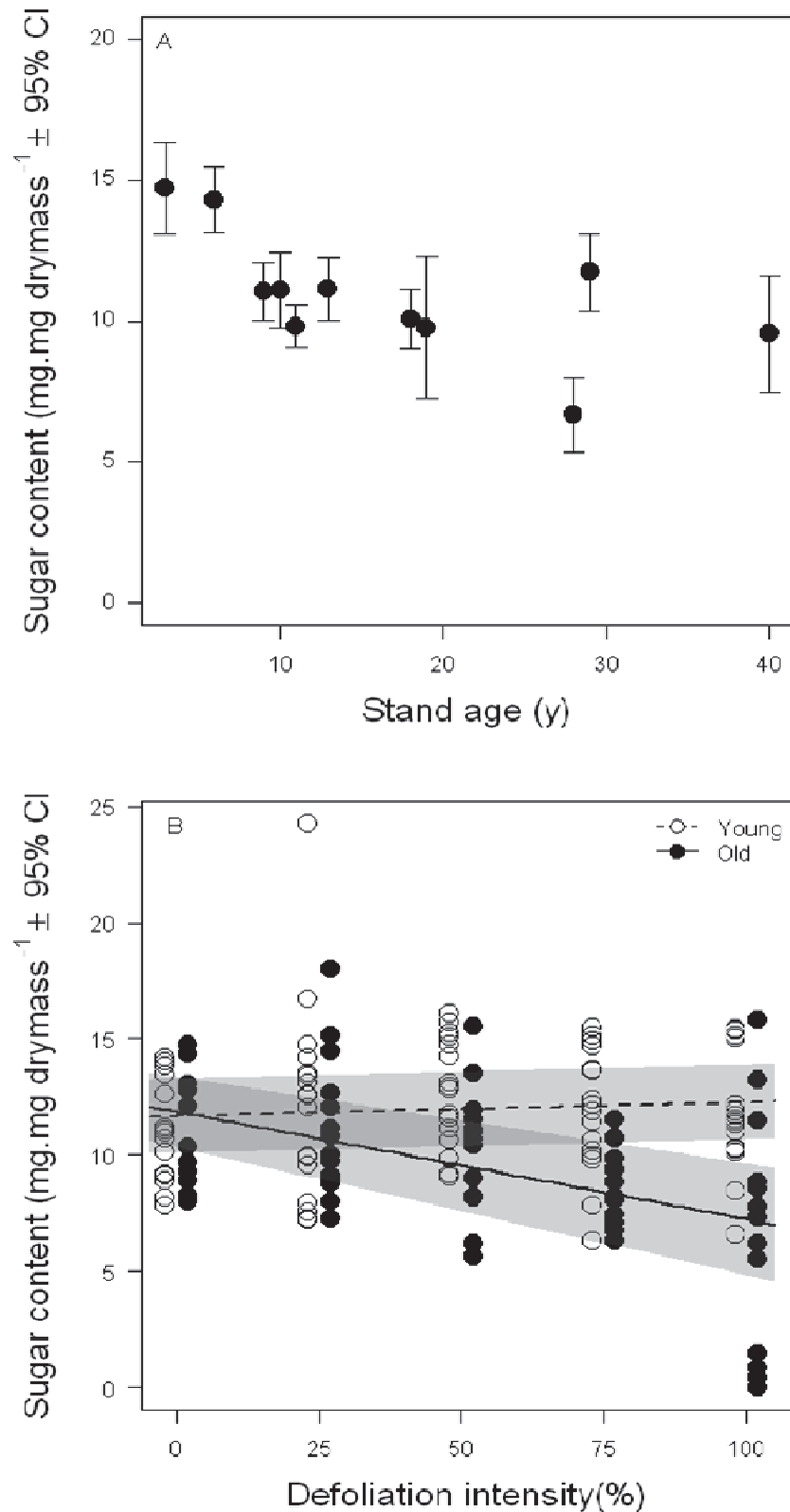


Figure 7 : (A) Relationship between soluble sugar concentration in stem sapwood and tree age in *Pinus pinaster*. (B) Linear regressions between soluble sugar concentration in stem sapwood and PPM defoliation intensity for old (>15y.o.) and young trees (<15y.o.) (with standard error on the regression slopes).

3.5 Tree mortality

Tree mortality was observed at the end of 2010 for 7 out of the 15 naturally 100% defoliated trees sampled in 5 stands older than 15 years old. No mortality was ever observed for lower defoliation intensities or in younger stands. The stenographer bark beetle (*Ips sexdentatus* Boern.) was always associated with tree mortality. There were no significant differences in the concentrations of starch or sugars in the sapwood between dead trees and surviving 100% defoliated trees within the same stands.

4 Discussion

4.1 PPM and artificial defoliation significantly reduces stem growth

Our results clearly show that PPM defoliation can result in significant radial growth losses in *P. pinaster* and that this effect lasts at least two years. In this study, stem growth loss was linearly related to defoliation intensity and reached ca. 90% in 100% defoliated trees. In other studies with the same insect species, 100% defoliation resulted in growth losses ranging from 20% to 80% (Lemoine, 1977; Markalas, 1998; Barrento, et al. 2008; Arnaldo et al., 2010; Pestaña and Santolamazza-Carbone, 2010). Recently, Jacquet et al. (2012) reported that the effect of defoliation intensity appeared to plateau at defoliation intensities larger than 50%. These discrepancies might be due to different methodological approaches in determining growth losses and the degree of defoliation in the different studies. In the present experiment we simultaneously controlled for tree age and defoliation intensity whereas the meta-analysis of Jacquet et al. (2012) incorporated many studies carried out in forests of different tree ages and different defoliation rates and thus introducing possible confounding factors. Similar growth losses observed for natural and artificial defoliation suggest that PPM primarily affects tree growth through a foliar loss. This is consistent with other studies with sawflies (*Neodiprion sertifer* (Geoff.) and *N. gillettei* (Rohwer)) which also found comparable reduction in tree growth following both insect and artificial defoliation treatments (Britton, 1988; Sanchez-Martinez and Wagner, 1994).

4.2 PPM defoliation may affect tree growth through photosynthesis disruption and then carbon resource limitation

Most models trying to evaluate defoliation impact on net primary productivity apply a uniform discount rate (Roxburgh et al., 2004) considering that defoliation affect tree growth

mainly through photosynthesis disruption and then reduced carbon fixation. A proportional relationship between defoliation and growth losses observed in our study suggests that tree responses to defoliation are driven by a fixed carbon (photosynthates) allocation scheme as proposed by the “empirical and allometric allocation” principle (Marcelis and Heuvelink, 2007; Franklin et al., 2012). According to this principle, photosynthesis capacity should be proportional to the remaining leaf area (after defoliation). However, the observed annual growth losses in 2011 were larger than those predicted by the model we built between defoliation intensity and tree growth reduction in 2010, once the establishment of new 1-year-old needles had been taken into account. This indicates that relative growth losses in the second year could not be fully explained by reduced photosynthates supply.

We observed a significant depletion of sapwood soluble sugars at the end of the growing season, which was proportional to defoliation intensity in mature trees. There are numerous examples in the literature reporting such reduction of carbohydrate reserves following defoliation in evergreen trees (Ericsson et al., 1980; Bauer et al., 2000; Li et al., 2002; Hudgeons et al., 2007; Quentin et al., 2011). This could result from both a lack of carbon fixation through reduced photosynthesis and a net loss of stored carbohydrates due to needles consumption (Li et al., 2002). The defoliation effects on stem growth might be then mediated by a carbohydrates storage which acts as a temporary buffer (Vanderklein et Reich, 1999). In our study, the intra-annual growth phenology revealed that, for defoliation intensities up to 75%, the growth rate during the initial growth period was unaffected by defoliation. This pattern seems to support the hypothesis of temporary compensation of reduced photosynthesis with carbohydrates derived from this carbohydrate buffer. However later in the season, a competition may occur between tree growth and other carbohydrates demanding processes such as NSC storage, maintenance of respiration and production of defense chemicals (Wiley and Helliker, 2012). Carbohydrates storage has already been considered as a high priority (Silpi et al., 2007; Chantuma et al., 2009), in competition with other carbon sinks, particularly to sustain hydraulic transport during periods of water stress (Sala et al., 2012), as maritime pine trees experienced during summer in our study area. We also observed that stem growth losses and reduction of soluble sugars concentration were more pronounced in older trees following defoliation. And yet, the proportion of carbohydrates allocated to maintenance respiration relative to growth is known to increase with tree age (Mäkelä and Valentine, 2001; De Lucia et al., 2007). Furthermore in old trees, heavy defoliation resulted in complete growth cessation but also in higher risk of successful

bark beetles attacks that ultimately lead to tree mortality. It can be hypothesized that in these old trees carbohydrates were depleted first and foremost by respiration maintenance at the expense of both stem growth and secondary metabolism, thus limiting the production of chemical defenses involved in resistance to bark beetles (Herms and Mattson, 1992; McDowell et al., 2011).

4.3 Defoliation may also affect tree growth through nitrogen resource depletion

An important characteristic of evergreen conifers is that they store nutrients, such as nitrogen, in old foliage (Millard et al., 2001). These resources are remobilized each spring to supply the growth of new foliage. We observed that 100% defoliated trees were almost unable to start growing in Spring, which is consistent with the hypothesis of an incapacity to remobilize enough nitrogen resources due to complete lack of needles. Furthermore the relative amount of old needles is higher in older trees thus explaining the more detrimental effects of defoliation in old vs. young trees.

This N remobilization is source driven (Millard et al., 2010), seasonally programmed and depends upon the amount of N in store. Defoliation, particularly of old needles that are preferred by the pine processionary moth, is therefore very likely to cause nitrogen shortage which can in turn result in reduced photosynthetic activity (Field and Mooney, 1986), tree growth, and secondary metabolism.

In our study, defoliation had no effect on the N concentration of old 2009 needles measured at the end of the growing season whereas higher N content was detected in 2010 needles. Unchanged (Reich, 1993) or higher (Piene, 1980; Caldwell et al., 1981) N contents in remaining needles following defoliation have been observed previously. This could be explained by N remobilization from old needles to new foliage. Higher foliar N concentration in 2010 needles seems then consistent with patterns of photosynthetic up regulation often observed following defoliation (Vanderklein and Reich, 1999; Pinkard et al., 2011). Furthermore the prolonged effect of defoliation in the second year of the monitoring, which was more pronounced than expected if the regrowth of needles is taken into account, might also be due to the shortage of N consecutive of old needles consumption.

According to the resources allocation principle any limiting factor such as N content may impede competitive physiological processes. The absence of a decline in foliar N content

in new needles (from 2010) and the maintenance of individual needle area in defoliated trees suggest that the restoration of photosynthetic capacity is a high priority. Likewise the maintenance of all stem NSC stores (but soluble sugars in sapwood) could be seen as a consequence of a tree growth limited by a lack of nitrogen that lead to a reduced consumption of carbohydrates stores.

5 Conclusion

Stem growth clearly needs "resources" but the observed effects of PPM defoliation suggest that, at least in *P. Pinaster*, radial growth is a lower priority sink for resources than other processes such as the production of new foliage, mineral uptake, maintenance of respiration and production chemical defenses. As trees are seldom limited by C availability only (Körner, 2003; Millard et al., 2007) both N and C limitations can be proposed as main drivers of radial growth responses to PPM defoliation. It would be then of interest to forest managers to examine how nitrogen fertilization could help reduce the detrimental effect of PPM defoliation on tree growth. We found a linear relationship between the rate of defoliation and the loss in radial growth which means that PPM populations start affecting the production of biomass and carbon sequestration since the beginning of their outbreaks that occurs every 5 to 7 years in the Landes forest and last 3 to 4 years. Furthermore our survey indicated that highly severe defoliations can even lead to tree mortality as they trigger bark beetles attacks.

6 Acknowledgments

We would like to thank Inge Van Halder, Guillaume David, Bastien Castagneyrol for assistance in the field. We are also grateful to Cathy and Laura Lambrot for laboratory analyses. This work was funded by the FEDER-INTERREG IV Atlantic Space REINFFORCE project.

7 Appendix

7.1 Illustration and quality of the intra annual tree growth fitting

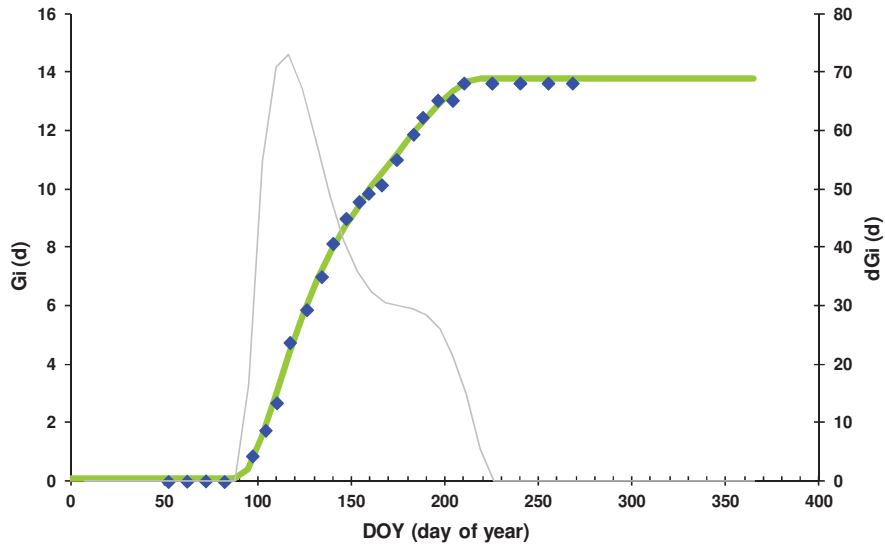


Fig. A.1 Example of an intra-annual phenology of *Pinus pinaster* tree growth in 2010 (blue diamond) with its fitted spline function (green line) and associated growth rate (grey line) as the derivative of the spline function.

$$G_i(d) = \frac{BA_i(d) - BA_i(d_0)}{BA_i(d_0)}$$

where $BA_i(d_0)$ is the initial basal area of tree i and $BA_i(d)$ is the basal area at date d (observed value in blue, adjusted value in green)

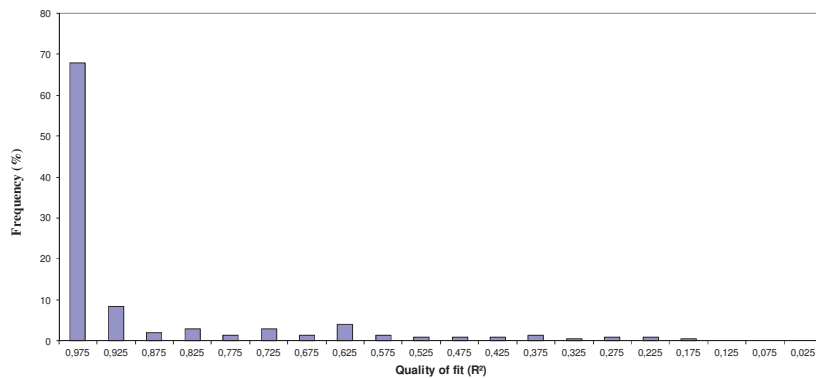


Fig. A. 2 Frequency distribution of R squared (coefficient of determination) values for the 205 individual models of correlation between observed growth values ($G_i(d)$) and adjusted values with a spline function. Note that 93% of R^2 were above 0.50.

7.2 Estimation of residual leaf area the second year after defoliation

Needles were affected by two mortality processes: natural defoliation and natural needle fall.

To estimate the foliage biomass (W) per 3 needle age (1,2 and 3 year-old) we used the model developed by Porté et al. (2000) as a function of DBH (diameter at breast height cm) and tree age (year) :

Needle age	Unit	Model	A1	A2	A3
1 year old	kg	$W1 = A1 \cdot DBH^{A2} \cdot age^{A3}$	$1.115 \cdot 10^{-1}$	1.598	$-3.224 \cdot 10^{-1}$
2 years old	kg	$W2 = A1 \cdot DBH^{A2} \cdot age^{A3}$	$6.653 \cdot 10^{-2}$	2.051	$-7.278 \cdot 10^{-1}$
3years old	kg	$W3 = A1 \cdot DBH^{A2} \cdot age^{A3}$	$4.203 \cdot 10^{-4}$	1.945	$3.774 \cdot 10^{-1}$

For each tree, the proportion of biomass for each needle age was calculated as follows:

$$P_i = \frac{W_i}{\sum_{i=1}^3 W_i}$$

For example $P_1=52.7\%$, $P_2=37.2\%$, $P_3=10.1\%$ for 42 year-old trees.

Given that PPM starts feeding on older needles, we could estimate the residual proportions (RP_{2010}) of the 3 needle ages after defoliation in 2010, using a three steps procedure:

1. Defoliation firstly affected the 3 years old needles:

$$RP_{3_{2010}} = \max(0; (P_3 - \text{def}_{2010}))$$

with def_{2010} the total percent of defoliation during the winter 2009-2010

2. Once 3 years old have been completely consumed, defoliation affected 2 years old needles

$$RP_{2_{2010}} = P_2 - \max(0; (\text{def}_{2010} - P_3))$$

3. Once 3 and 2 years old have been completely consumed, defoliation affected 1 year old needles

$$RP_{1_{2010}} = P_1 - \max(0; (\text{def}_{2010} - P_3 - P_2))$$

Taking in account the establishment of new needles produced in 2010, the residual defoliation in 2011 for each needle age was calculated as:

$$\text{New needles (1 year old) produced in 2011: } P_{1_{2011}} = P_1$$

The 1 year old needles not consumed in 2010 became 2 years old needles in 2011.

We use the P_2/P_1 ratio (calculated at tree age + 1) to take into account natural needle fall:

$$P_{2_{2011}} = RP_{1_{2010}} \times (P_2/P_1)$$

The 2 years old needles not consumed in 2010 became 3 years old needles in 2011.

We use the P_3/P_2 ratio to take into account natural needle fall:

$$P_{3_{2011}} = RP_{2_{2010}} \times (P_3/P_2)$$

Then, the residual total defoliation in 2011 was estimated for each tree as:

$$\text{TRD}_{2011} = 100 \times (1 - (\text{P1}_{2011} + \text{P2}_{2011} + \text{P3}_{2011}))$$

8 References

- Arnaldo, P., Chacim, S., Lopes, D., 2010. Effects of defoliation by the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* on biomass growth of young stands of *Pinus pinaster* in northern Portugal. *iForest – Biogeosci. For.* 3,159–162.
- Baldwin, I.T., 1990. Herbivory simulations in ecological research. *Trends Ecol. Evol.* 5:91–93.
- Barbaroux, C., Bréda, N., 2002. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiol.* 22, 1201–1210.
- Barrento, M.J., Santos, H., Branco, M., Paiva, M.R., 2008. Monitorização da processionaria do pinheiro, *Thaumetopoea pityocampa*., in: *Monitorização e Estimava De Estragos.* p. capítulo 2.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A., Larsson, S., 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol. Appl.* 15, 2084–2096.
- Bauer, H., Plattner, K., Volgger, W., 2000. Photosynthesis in Norway spruce seedlings infected by the needle rust *Chrysomyxa rhododendri*. *Tree physiol.* 20, 211–216.
- Boehringer, S., 1984. *Methods of enzymatic food analysis using single reagents*, Boehringer Mannheim GmbH. ed. Mannheim, Germany.
- Britton, R. J., 1988. Physiological effects of natural and artificial defoliation on the growth of young crops of lodgepole pine. *Forestry* 61, 165–175.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, Springer, New York.

- Caldwell, M.M., Richards, J.H., Johnson, D.A., Nowak, R.S., Dzurec, R.S., 1981. Coping with herbivory: photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia* 50, 14–24.
- Chantuma, P., Lacoite, A., Kasemsap, P., Thanisawanyangkura, S., Gohet, E., Clément, A., Guilliot, A., Améglio, T., Thaler, P., 2009. Carbohydrate storage in wood and bark of rubber trees submitted to different level of C demand induced by latex tapping. *Tree physiol.* 29,1021–1031.
- Chapin, F.S., Schulze, E.D., Mooney, H.A., 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21, 423–447.
- Chen, Z., Kolb, T.E., Clancy, K.M., 2002. Effects of artificial and western spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) defoliation on growth and biomass allocation of douglas-fir seedlings. *J. Econ. Entomol.* 95, 587–594.
- DeLucia, E.H., Drake, J.E., Thomas, R.B., Gonzalez-Meler, M., 2007. Forest carbon use efficiency: is respiration a constant fraction of gross primary production? *Glob. Change Biol.* 13, 1157–1167.
- Devkota, B., Schmidt, G.H., 1990. Larval development of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae) from Greece as influenced by different host plants under laboratory conditions I. *J. Appl. Entomol.* 109, 321–330.
- Ericsson, A., Larsson, S., Tenow, O., 1980. Effects of early and late season defoliation on growth and carbohydrate dynamics in Scots pine. *J. Appl. Ecol.* 17, 747–769.
- Eyles, A., Pinkard, E.A., Mohammed, C., 2009. Shifts in biomass and resource allocation patterns following defoliation in *Eucalyptus globulus* growing with varying water and nutrient supplies. *Tree Physiol.* 29, 753–764.
- Field, C., Mooney, H.A., 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants, in: *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, New York, pp. 25–55.
- Franklin, O., Johansson, J., Dewar, R.C., Dieckmann, U., McMurtrie, R.E., Brännström, A.A., Dybzinski, R., 2012. Modeling carbon allocation in trees: a search for principles. *Tree Physiol.*

- Hermes, D. A., Mattson, W. J., 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Rev. Biol.*, 283–335.
- Hjältén, J., 2004. Simulating herbivory: problems and possibilities. In: Weisser W.W. and Siemann E. (Eds.), *Insects and ecosystem function*, Springer-Verlag, Berlin, Germany, pp. 243–256.
- Hódar, J.A., Castro, J., Zamora, R., 2003. Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biol. Conserv.* 110, 123–129.
- Hudgeons, J.L., Knutson, A.E., Heinz, K.M., DeLoach, C.J., Dudley, T.L., Pattison, R.R., Kiniry, J.R., 2007. Defoliation by introduced *Diorhabda elongata* leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) reduces carbohydrate reserves and regrowth of *Tamarix* (Tamaricaceae). *Biol. Control* 43, 213–221.
- Hyvönen, R., Ågren, G.I., Linder, S., Persson, T., Cotrufo, M.F., Ekblad, A., Freeman, M., Grelle, A., Janssens, I.A., Jarvis, P.G., Kellomäki, S., Lindroth, A., Loustau, D., Lundmark, T., Norby, R.J., Oren, R., Pilegaard, K., Ryan, M.G., Sigurdsson, B.D., Strömgren, M., Van Oijen, M., Wallin, G., 2007. The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. *New Phytol.* 173, 463–480.
- Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M. L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., Koricheva, J., 2011. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biol.* 18, 267–276.
- Jacquet, J.-S., Orazio, C., Jactel, H., 2012. Defoliation by processionary moth significantly reduces tree growth: a quantitative review. *Ann. For. Sci.* 1–10.
- Kanat, M., Alma, M.H., Sivrikaya, F., 2005. Effect of defoliation by *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) on annual diameter increment of *Pinus brutia* Ten. in Turkey. *Ann. For. Sci.* 62.
- Kelly, J.M., Samuelson L., Edwards G., Hanson P., Kelting D., Mays A., Wullschleger S., 1995. Are seedlings reasonable surrogates for trees? An analysis of ozone impacts on *Quercus rubra*. *Water, Air, Soil Pollut.* 85, 1317–1324.

- Körner, C., 2003. Carbon limitation in trees. *J. Ecol.* 91, 4-17.
- Lemoine, B., 1977. Contribution à la mesure des pertes de production causées par la chenille processionnaire *Thaumetopoea pityocampa* Schiff au pin maritime dans les landes de Gascogne. *Ann. For. Sci.* 34, 205–214.
- Kulman, H.M., 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. *Annu. Rev. Entomol.* 16, 289–324.
- Li, H., Hoch, G., Körner, C., 2002. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees* 16, 331–337.
- Luysaert, S., Ciais, P., Piao, S.L., Schulze, E.-D., Jung, M., Zaehle, S., Schelhaas, M.J., Reichstein, M., Churkina, G., Papale, D., Abril, G., Beer, C., Grace, J., Loustau, D., Matteucci, G., Magnani, F., Nabuurs, G.J., Verbeeck, H., Sulkava, M., van der WERF, G.R., Janssens, I.A., members of the CarboEurope-ip synthesis team, 2010. The European carbon balance. Part 3: forests. *Glob. Chan. Biol.* 16, 1429–1450.
- Mäkelä, A., Valentine, H.T., 2001. The ratio of NPP to GPP: evidence of change over the course of stand development. *Tree Physiol.* 21, 1015–1030.
- Marcelis, L.F.M., Heuvelink, E., 2007. Concepts of modelling carbon allocation among plant organs, in: Vos, J., Marcelis, L.F.M., DeVisser, P.H.B., Struik, P.C., Evers, J.B. (Eds.), *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*. Springer, Dordrecht, pp. 103–111.
- Markalas, S., 1998. Biomass production of *Pinus pinaster* after defoliation by the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.). USDA, Forest Service General technical Report, NE-247.
- Masutti, L., Battisti, A., 1990. *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) in Italy Bionomics and perspectives of integrated control. *J. Appl. Entomol.* 110, 229–234.
- McDowell, N.G., Beerling, D.J., Breshears, D.D., Fisher, R.A., Raffa, K.F., Stitt, M., 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends Ecol. Evol.* 26, 523–532.
- McNaughton, S. J., Chapin, F. S., 1985. Effects of Phosphorus Nutrition and Defoliation on C⁴ Graminoids from the Serengeti Plains. *Ecology* 66, 1617–1629.

- Millard, P., Hester, A., Wendler, R., Baillie, G., 2001. Interspecific defoliation responses of trees depend on sites of winter nitrogen storage. *Functional Ecol.* 15, 535-543.
- Millard, P., Sommerkorn, M., Grelet, G.-A., 2007. Environmental change and carbon limitation in trees: a biochemical, ecophysiological and ecosystem appraisal. *New Phytol.* 175, 11-28.
- Millard, P., Grelet, G., 2010. Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. *Tree Physiol.* 30, 1083–1095.
- Moing, A., Carbonne, F., Rashad, M.H., Gaudillère, J.P., 1992. Carbon fluxes in mature peach leaves. *Plant physiol.* 100, 1878-1884
- Mund, M., Kutsch, W.L., Wirth, C., Kahl, T., Knohl, A., Skomarkova, M.V., Schulze, E.D., 2010. The influence of climate and fructification on the inter-annual variability of stem growth and net primary productivity in an old-growth, mixed beech forest. *Tree Physiol.* 30, 689–704.
- Nabuurs, G.J., Thurig, E., Heidema, N., Armolaitis, K., Biber, P., Cienciala, E., Kaufmann, E., Makipaa, R., Nilsen, P., Petritsch, R., others, 2008. Hotspots of the European forests carbon cycle. *Forest Ecol. Manage.* 256, 194–200.
- Niinemets, U., 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, tolerance and acclimation. *Forest Ecol. Manage.* 260, 1623–1639.
- O'Neill, J.V., Webb, R.A., 1970. Simultaneous determination of nitrogen, phosphorus and potassium in plant material by automatic methods 217–219.
- Palacio, S., Paterson, E., Sim, A., Hester, A., Millard, P., 2011. Browsing affects intra-ring carbon allocation in species with contrasting wood anatomy. *Tree physiol.* 31, 150–159.
- Palacio, S., Hernández, R., Maestro-Martínez, M., Camarero, J., 2012. Fast replenishment of initial carbon stores after defoliation by the pine processionary moth and its relationship to the re-growth ability of trees. *Trees - Structure and Function* 1–14.
- Pestaña, M., Santolamazza-Carbone, S., 2010. Defoliation negatively affects plant growth and the ectomycorrhizal community of *Pinus pinaster* in Spain. *Oecologia* 165, 723–733.

- Pinkard, E.A., Battaglia, M., Roxburgh, S., O'Grady, A.P., 2011. Estimating forest net primary production under changing climate: adding pests into the equation. *Tree Physiol.* 31, 686–699.
- Pinkard, E.A., Eyles, A., O'Grady, A.P., 2011. Are gas exchange responses to resource limitation and defoliation linked to source:sink relationships? *Plant Cell Environ.* 34, 1652–1665.
- Piene, H., 1980. Effects of insect defoliation on growth and foliar nutrients of young Balsam Fir. *Forest Sci.* 26, 665–673.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., the R Development Core Team, 2011. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-102.
- Porté, A., Bosc, A., Champion, I., Loustau, D., 2000. Estimating the foliage area of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) branches and crowns with application to modelling the foliage area distribution in the crown. *Ann. For. Sci.* 57, 73–86.
- Porté, A., Loustau, D., 1998. Variability of the photosynthetic characteristics of mature needles within the crown of a 25-year-old *Pinus pinaster*. *Tree physiol.* 18, 223–232.
- Quentin, A.G., Pinkard, E.A., Beadle, C.L., Wardlaw, T.J., O'Grady, A.P., Paterson, S., Mohammed, C.L., 2010. Do artificial and natural defoliation have similar effects on physiology of *Eucalyptus globulus* Labill. seedlings? *Ann. For. Sci.* 67, 203–203.
- Quentin, A.G., Beadle, C.L., O'Grady, A.P., Pinkard, E.A., 2011. Effects of partial defoliation on closed canopy *Eucalyptus globulus* Labillardiere: Growth, biomass allocation and carbohydrates. *For. Ecol. Manage.* 261, 695–702.
- Reich, P., Walters, M., Krause, S., Vanderklein, D., Raffa, K., Tabone, T., 1993. Growth, nutrition and gas-exchange of *Pinus Resinosa* following artificial defoliation. *Trees structure and function* 7, 67–77.
- Robinet, C., Baier, P., Pennerstorfer, J., Schopf, A., Roques, A., 2007. « Modelling the Effects of Climate Change on the Potential Feeding Activity of *Thaumetopoea Pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Notodontidae) in France ». *Global Ecology and Biogeography* 16, 460–471.

- Roitto, M., Markkola, A., Julkunen-Tiitto, R., Sarjala, T., Rautio, P., Kuikka, K., Tuomi, J., 2003. Defoliation-induced responses in peroxidases, phenolics, and polyamines in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles. *J. Chem. Ecol.* 29, 1905–1918.
- Roxburgh, S.H., Barrett, D.J., Berry, S.L., Carter, J.O., Davies, I.D., Gifford, R.M., Kirschbaum, M.U.F., McBeth, B.P., Noble, I.R., Parton, W.G., Raupach, M.R., Roderick, M.L., 2004. A critical review of model estimates of net primary productivity for the Australian continent. *Funct. Plant Biol.* 31, 1043–1059
- Sala, A., Woodruff, D.R., Meinzer, F.C., 2012. Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiol.* 32, 764–775
- Sanchez-Martinez, G., Wagner, M. R., 1994. Sawfly (Hymenoptera: Diprionidae) and artificial defoliation affects above-and below-ground growth of ponderosa pine seedlings . *J. Economic Entomol.* 87, 1038–1045.
- Schiegath, H., 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 103–113.
- Silpi, U., Lacoite, A., Kasempap, P., Thanysawanyangkura, S., Chantuma, P., Gohet, E., Musigamart, N., Clement, A., Ameglio, T., Thaler, P., 2007. Carbohydrate reserves as a competing sink: evidence from tapping rubber trees. *Tree Physiol.* 27, 881–889.
- Straw, N., Fielding, N., Green, G., Price, J., Williams, D., (2011) Defoliation and growth relationships for mid-rotation Sitka spruce attacked by the green spruce aphid, *Elatobium abietinum* (Walker)(Homoptera: Aphididae). *For. Ecol. Manage.* 262, 1223–1235.
- Trumble, J., Kolodnyhirsch, D., Ting, I., 1993. Plant compensation for arthropod herbivory. *Annu. Rev. Entomol.* 38, 93–119.
- Turnbull, T.L., Adams, M.A., Warren, C.R., 2007. Increased photosynthesis following partial defoliation of field-grown *Eucalyptus globulus* seedlings is not caused by increased leaf nitrogen. *Tree Physiol.* 27, 1481–1492.
- Van Der Heyden, F., Stock, W., 1995. Nonstructural carbohydrate allocation following different frequencies of simulated browsing in 3 semiarid shrubs. *Oecologia* 102, 238–245.

- Vanderklein, D.W., Reich, P.B., 1999. The effect of defoliation intensity and history on photosynthesis, growth and carbon reserves of two conifers with contrasting leaf lifespans and growth habits. *New Phytol.* 144, 121–132.
- Wagner, M., Evans, P., 1985. Defoliation increases nutritional quality and allelochemicals of pine seedlings. *Oecologia* 67, 235–237.
- Wainhouse, D., 2005. *Ecological methods in forest pest management*. Oxford University Press, New York
- Wiley, E., Helliker, B., 2012. A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth. *New Phytol.* 195, 285-289
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G. M., 2009. Mixed effects modelling for nested data. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*, 101–142.

Chapitre 4

Combined effects of defoliation and water stress on pine growth.

Combined effects of defoliation and water stress on pine growth

**JEAN-SEBASTIEN JACQUET^{1,2,5}, ALEXANDRE BOSC³, ANTHONY O'GRADY⁴
AND HERVE JACTEL¹**

¹ INRA, UMR1202 BIOGECO, F-33612 Cestas, France

² Univ. Bordeaux, UMR 1202, BIOGECO, F-33405 Talence, France

³ INRA, UR1263 EPHYSE, F-33140, Villenave d'Ornon, France

⁴ CSIRO Sustainable Ecosystems, Private Bag 12, Hobart, Tasmania 7001, Australia

⁵ Corresponding author (jacquet@pierroton.inra.fr)

Abstract

Climate change is expected to increase both pest insect damage and the occurrence of severe drought. There is therefore a need to better understand the combined effects of biotic and abiotic damage on tree growth in order to predict the effect of climate change on forest ecosystem productivity. And yet it is unlikely that the impact of combined stresses can be extrapolated from the outcomes of studies that focused on single stress. We developed a manipulative study in real field conditions where we applied artificial defoliation and induced water stress on ten years old (ca. 10 m high) maritime pine trees (*Pinus pinaster*) in order to estimate their quantitative effect on tree growth and carbohydrates responses. We found cumulative effects of water stress and defoliation resulting in a sharp reduction of annual radial growth in 100% defoliated water stressed trees. Overall, the whole tree carbohydrates pool was affected by defoliation. However stem carbohydrates could not be considered as a limiting factor of radial growth since they were maintained during the entire growing season in 100% defoliated trees and even increased for 50% defoliation. We also observed a

significant decrease in roots carbohydrates which suggests a carbon use for increasing mineral and water uptakes. The additive effects of tree defoliation and water stress on stem growth might be due to similar adverse consequences on water flow – as a result of reduced uptake by the crown and reduced availability in the soil – and/or on nitrogen pool – as a result of old needles loss and reduced supply by the roots.

1 Introduction

The effect of single stresses such as abiotic stresses such as drought (Breda et al. 2006) or biotic stresses such as insect defoliation (Pinkard et al. 2011) on tree growth have been well documented. However, they are likely to occur concomitantly in the real world, and even more often in the future as climate change will increase their frequency. At a global scale, it has been reported that heat waves are likely to be more intense, more frequent and longer lasting in a future warmer climate (IPCC 2007). Likewise, longer periods between rainfall events and tendency for lower precipitation during the summer are expected (IPCC 2007). In southwestern France, average temperature is expected to increase by +2.7°C and average rainfall to decrease by –219mm between recent past (1970-1999) and distant future (2070-2099) thus resulting in higher risk of water stress in summer (Levrault 2010). At the same time, climate change is expected to enhance pest insect damage (Logan et al. 2003; Netherer and Schopf 2010). There is therefore a need to better understand the combined risks of biotic and abiotic stresses on tree growth to provide a more holistic view of the effect of climate change on forest productivity.

The compensatory continuum hypothesis predicts a lower tolerance to damage for plants under reduced resource availability (Maschinski and Whitham 1989). A recent meta-analysis has demonstrated that damage by insect defoliators to be significantly higher when under water stressed conditions (Jactel et al. 2011). In contrast, it has also been reported that

defoliation may limit plant tolerance to challenging environment conditions (Valladares and al. 2007). However, other studies have suggested the opposite combined effect, with woody plants more tolerant to defoliation under limited resources (Hawkes and Sullivan 2001, Wise and Abrahamson 2005). Thus, it is not clear whether the effects of several interacting stresses would be additive, synergistic or even antagonistic.

Defoliation itself may have significant detrimental effects on tree growth (Chen et al. 2002) via photosynthesis photosynthetic capacity and reduced carbohydrate supply (Eyles et al., 2009; Pinkard et al., 2011, Jacquet et al. 2012). While moderate and severe defoliation can result in reduced non-structural carbohydrates concentrations (Palacio et al., 2011, 2012), it may also have important impacts on nutrient cycling within the tree. Needles are important storage organs for nutrients such as nitrogen (Millard et al. 2001), so defoliation may also cause growth limitations through loss of nutrient reserves. Similarly, drought can also cause declines in growth via changes in hydraulic conductance of the soil to leaf pathway and it impacts on cell turgor and other processes such as photosynthesis (Mc Dowell et al. 2008, Breda et al. 2006). However, it is unclear how these ecophysiological mechanisms interact in a combination of water stress and defoliation stress (Quentin et al. 2012, Gieger and Thomas 2002). By reducing foliar biomass, insect defoliation may reduce the transpirational demand from the canopy and thus reduce the detrimental effects of drought on tree metabolism (Quentin et al. 2012). Although, the loss in carbohydrates production due to reduced photosynthesis in defoliated trees may limit the carbohydrate supply to the root system thus limiting its capacity to increase root production and exploit available soil water under drought conditions (Gieger and Thomas 2002).

The loss in nitrogen resulting from the consumption of foliage in conifer trees (Millard et al. 2001) combined with the reduced nitrogen uptake from the soil due to reduced water flow and mineralization in response to drought (Breda et al. 2006) may cumulatively lead to

severe disruptions to tree growth. While all of these processes have been proposed, to date, there have been very few experimental studies examined both defoliation intensity and water stress determine their combined effects on tree growth (Mc Graw et al. 1990, Kolb et al. 1999, Quentin et al. 2012). To address this gap, we developed a manipulative study under field conditions, where we combined artificial defoliation and water stress in plots of ten years old (ca. 10 m high) maritime pine trees (*Pinus pinaster*). We monitored the annual dynamics of radial tree growth and carbohydrate pools in all tree organs in order to test the combined effects of the two stresses on tree growth. More particularly we tested the following two hypotheses:

1) Moderate defoliation can limit the impacts of water stress on pine tree growth through reduced water uptake by a tree canopy partly defoliated, i.e. antagonistic effects of water stress and defoliation stress

2) Carbohydrate pools under combined defoliation and water stress are not changed in the trunk where they act as transient reserves but are reduced in the roots where they are mobilized to improve soil water and nutrient uptake.

2 Materials & Methods

2.1 Site

The field experiment was conducted in a ten year old, monospecific maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) plantation at the INRA Forest Research Centre at Cestas, south-western France. The stand density was 1250 trees/ha. Climate of the region is thermo-Atlantic (mean annual temperature of 13°C, mean annual precipitation of 977 mm) with wet winters and marked drought in late summer (August-September). During the study year (2011) precipitation was 638 mm and monthly average maximum and minimum temperatures were 27.7°C and 1.3°C

respectively. The region is flat with podzol soils established on several meters of sandy deposit. The stand density was 1250 trees/ha.

2.2 Treatments and experimental design

The effects of defoliation and water supply on tree growth were tested in a complete factorial design with four replications. Within the pine stand, we selected 8 plots of three neighboring trees of similar height and diameter (for a total of 24 trees). Four plots were designated well-watered and four were well designated to the drought treatment. Within each plot, one tree was 100% defoliated, one was 50% defoliated and the last tree was left intact (control). Both defoliation and water treatment were applied at the same time, in February 2011.

Well-watered plots were irrigated with sprinklers operating 15min per hour from 9 pm to 6 am to provide a rainfall equivalent of 9mm/m²/day (from June 1, 2011 to November 30, 2011). The drought treatment was established using rainfall exclusion using rainfall exclusion shelters placed around tree trunks under the canopy at one meter above the ground level. The water was collected in gutters and conducted 10 m outside the plot in drainpipes. In addition, to reinforce the drought treatment, neighboring trees (Appendix 1) were forced to use water supply within the plot by cutting their external roots. Predawn leaf water potential (Ψ_{pd}) was measured on one needle (1 year old) collected in the upper canopy, using a pressure chamber and recorded three times during the experiment (July 12, August 9 and October 7, 2011) to assess the progression of water stress.

The water treatment had a significant effect on predawn leaf water potential (Table 1). As expected, it was significantly lower in the water stress treatment than in the irrigated treatment at the three dates of assessment (-0.37 ± 0.029 MPa vs. -0.83 ± 0.14 MPa in the irrigated and stressed plots respectively in August 2011). Defoliation had no significant direct

or interactive effects on leaf water potential, suggesting that the three trees of each plot did share the same water conditions.

Table 1. Summary of two ways ANOVA results showing the effects of water stress (WT), defoliation (D) and their interaction on predawn water potential.

predawn water potential	Factor	d.f.	<i>F</i>	<i>P</i>
07/12/11	Defoliation	2	0.69	0.51
	Water treatment	1	81.39	1.736e-08 ***
	Defoliation × Water treatment	2	0.39	0.68
08/09/11	Defoliation	2	3.95	0.061
	Water treatment	1	50.78	6.64e-07 ***
	Defoliation × Water supply	2	4.07	0.057
10/07/11	Defoliation	2	1.18	0.29
	Water treatment	1	8.14	0.0098 **
	Defoliation × Water treatment	2	1.08	0.31

The F-value statistics were calculated with ANOVA at the tree level. ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

Artificial defoliation was carried out to mimic pine processionary moth defoliations (Jaquet et al 2012 FEM) in February 2011 which coincided with the end of natural PPM feeding period. PPM caterpillars feed on older needles and shift to current year needles when the former are entirely consumed. Old foliage contributes ca. 50% of tree crown area in maritime pine (Porté et al. 2000). Trees were then estimated to be 50% defoliated if all of mature needles were cut and 100% defoliated if all mature and current year needles were

removed. Needles were snipped manually with scissors up to 0.5 cm from the brachyblast in order to mimic PPM feeding behaviour. Removed needle material was left at the tree base (see Jacquet et al. submitted for details). As similar radial growth responses were found to natural and artificial defoliation in maritime pine stands of similar age (10 years old) (Jacquet et al. submitted), we were confident in using artificial defoliation as a surrogate of natural PPM defoliation in this study.

2.3 Radial growth measures

Circumference at breast height (1.30m above ground level) of each sampled tree was measured weekly from February 2011 to November 2011 using mechanical dendrometers in order to capture intra-annual growth dynamics.

Prior to defoliation, there were no significant differences between mean circumferences of undefoliated and defoliated trees (28.5 cm for 0% defoliation, 26.5 cm for 50% defoliation, 28.09 cm for 100% defoliation, $P > 0.05$).

For each individual tree we calculated a normalized circumference increment (cm) to allow for growth comparisons between trees (Eq. 1).

$$CI(d) = (C(d) - C(d0)) \times (\overline{C(d0)} / C(d0)) \quad \text{Equation 3}$$

where $C(d0)$ is the initial circumference of the tree in February 1, 2011, $\overline{C(d0)}$ the mean initial circumference of all sampled trees and $C(d)$ the circumference of the tree at the date d . Annual radial growth was then $CI(d_{end})$ with $C(d_{end})$ the tree circumference in November 30, 2011.

2.4 Carbohydrates concentrations

The concentration of non structural carbohydrates (NSC) in needles, roots, stem phloem and stem sapwood of all 24 sampled trees were estimated in November 2011, i.e. at

the end of the growing season. Stem NSC (sapwood and phloem) were also sampled in May 2011 and July 2011 to characterize carbohydrates dynamic in the stem. Tree stem tissues were sampled at 30 cm above ground level in the trunk. Phloem tissue was collected using a 16 mm diameter corer after removing the bark. Sapwood shavings were collected using a drill bit (3.4 cm deep, 1.1 cm diameter). One section of a main root was sampled, between the trunk and the place where the root diameter was equal to 5 mm. Five needles from all age classes were sampled from a main branch. For roots and needles, all tissues were grinded together. Samples were frozen at -80°C at the time of sampling using liquid nitrogen, before lyophilisation.

Extraction of sugars was performed on ca. 30 mg of tissue powder following a method derived by Moing et al. (1992) and modified according to the following purification procedure. The extracts were purified on polyvinyl polypyrrolidone (PVPP Sigma) for eliminating polyphenols and on anion exchangers (AG1*8 100-200 Mesh Biorad - HCO_3^- form) and on activated carbon (Darco ® powder, 100 mesh particle size). Extracts were desiccated and then dissolved in ultra-pure water for HPLC analyses. Quantification of glucose, fructose, sucrose concentrations were done at 85°C , with a flow rate of 1 ml/min of ultra pure water, using a Gilson 715 system (Gilson International France – 95911 Roissy, France) equipped with a column Aminex FAST CARBOHYDRATE and a precolumn Micro-Guard Carbo-C Refill Cartridge 30 x 4.6 mm (BIO-RAD-92430 Marnes-La-Coquette - France). The detection was done using refractometry (RI2000 - DURATEC Analysentechnik GmbH - Hockenheim-Germany). Soluble sugars concentrations were calculated as the sum of glucose, fructose and sucrose concentrations. From the pellet obtained after soluble sugar extraction, starch content was quantified as glucose equivalent after hydrolysis with amyloglucosidase (Boehringer 1984) at an absorbance of 340 nm on a microplate scanning

spectrophotometer (Power wave 200 – Biotek Instrument, Seralbo Technologie, 94886 Bonneuil sur Marne, France).

For each tree, individual organ biomass (roots, needles, stem phloem and stem sapwood) were calculated using allometric equations on *Pinus pinaster* based on trunk circumference and tree age (Porté et al. 2002). The sum of soluble sugars (SS) and starch measured was referred to as total non-structural carbohydrates (TNC). Carbohydrates pool sizes were preferred to carbohydrates concentrations to allow consideration of the importance of different organs for carbon storage at the tree level. The pool sizes (SS, starch and TNC in g.tree⁻¹) for a given organ were calculated as the product of individual organ biomass by carbohydrate concentrations (of either SS, starch and TNC in mg.g⁻¹) and a normalized factor for initial tree size (Equation 2). As initial tree sizes could slightly differ between trees and influence carbohydrates pool size (through differences in total biomass), we took as normalized factor the ratio between the average total biomass of all sampled trees and the total biomass of the sampled tree.

$$CP_{organ} = [CC_{organ}] \times Wf_{organ} \times (\bar{Wi} / Wi) \quad \text{Equation 2}$$

with CP_{organ} , the carbon pool of a given organ, CC_{organ} the measured carbohydrates concentration of the given organ, Wf_{organ} the final organ biomass (calculated according to the final circumference of the tree), Wi the initial tree biomass in February 1, 2011 and \bar{Wi} the mean initial biomass of all sampled trees (calculated according to tree circumferences).

Whole tree SS, starch and TNC pools sizes (g.tree⁻¹) were calculated as the sum of contents in the different compartments.

2.5 Statistical analyses

Using generalized linear model comparison, we found that the plot effect (as random factor) was never significant ($P > 0.05$). Then, we performed simple ANOVAs to test the effect of water and defoliation treatments (as fixed factors) and their interaction on radial tree growth (CI) and carbohydrates pool sizes ($g \cdot tree^{-1}$). All analyses were performed using R (aov package, Chambers et al. 1992). Post hoc comparisons of means were performed using Tukey's tests to determine significant differences among treatments. For each model, residuals were verified by graphical analyses to assess the assumptions of normality and homoscedasticity.

3 Results

3.1 Annual Growth affected by both defoliation and water availability

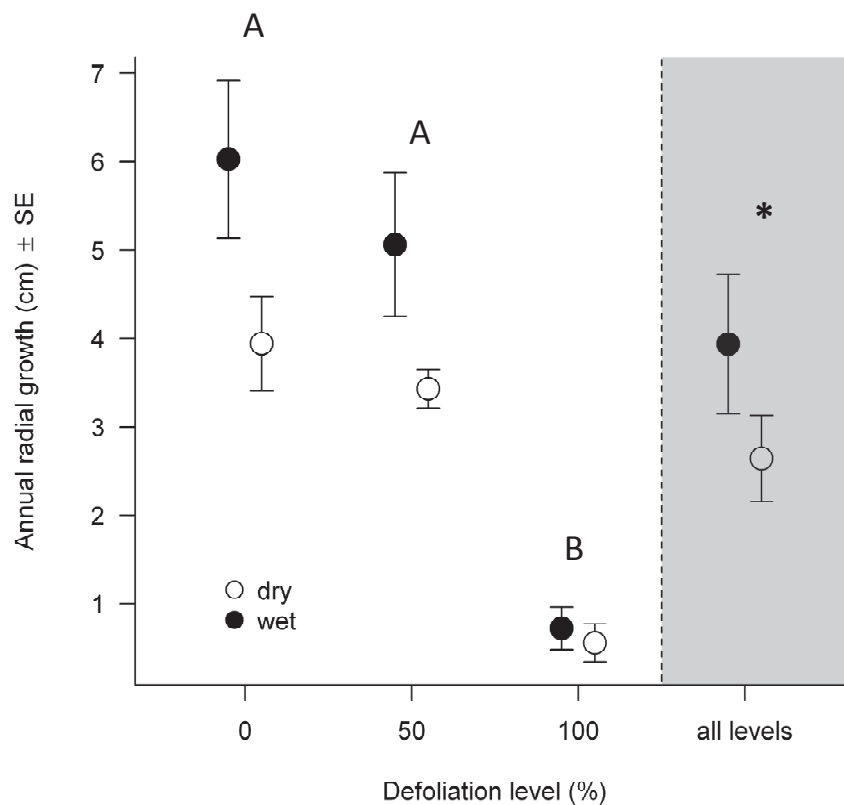


Figure 1 : Effects of defoliation level and water treatments on annual radial growth of *Pinus pinaster*. Dots with the different letters corresponded to significantly different mean values (Tuckey's tests, $\alpha = 0.05$).

Both defoliation rate and water treatments significantly affected annual stem growth with no significant interaction between the two factors (Table 2).

In the well watered plots, annual radial growth was significantly reduced by 88% in 100% defoliated trees compared with control, undefoliated trees. but not in 50 % defoliated trees (Figure 1).

Table 2 :. Summary of ANOVA results showing the effects of water treatment (df= 1), defoliation rate (df=2) and their interaction (df=2) on annual radial tree growth.

Factor	d.f.	<i>F</i>	<i>P</i>
Defoliation	2	34.26	7.3e-07 ***
Water stress	1	7.96	0.011 *
Defol × Water stress	2	1.60	0.23

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

Independent of their defoliation level, water stressed trees showed significantly reduced annual radial growth (Table 2, Figure 1). The relative growth loss in water stressed trees compared with non stressed trees remained constant across the defoliation classes ($-35 \pm 26 \%$, $-32 \pm 23\%$, $-22 \pm 77 \%$ of relative reduction for 0%, 50% and 100% defoliation respectively).

3.2 Growth intra-annual dynamics:

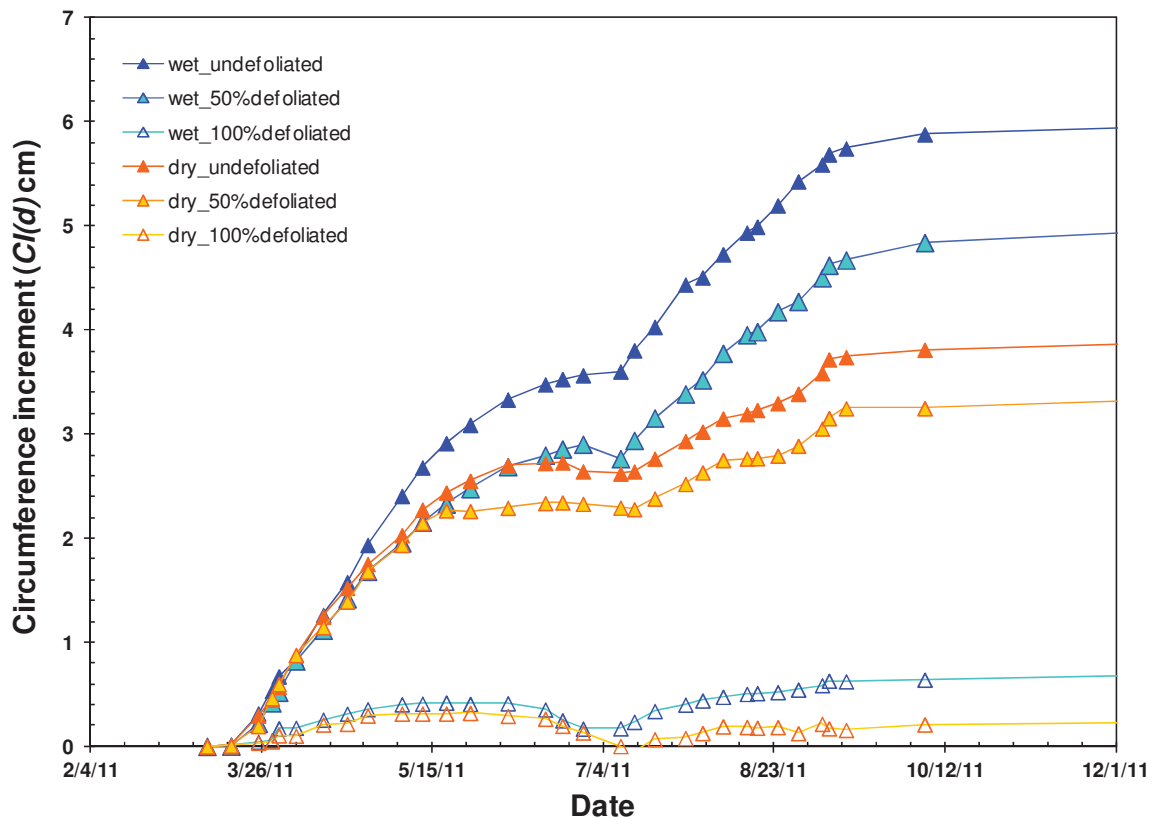


Figure 2: Effects of defoliation and water stress on intra-annual stem growth (normalized circumference increment $CI(d)$ (cm)).

We observed (Figure 2) a clear decoupling of growth dynamics in 100% defoliated trees compared the 50% and control trees from the beginning of the growing season (March 2011). Differences in growth dynamics between water stressed and well watered trees appeared in April for undefoliated trees, May for 50% defoliated trees and July for 100% defoliated trees suggesting that defoliation intensity delayed the onset of water stress.

3.3 Carbohydrates pools at the end of the season were affected by defoliation in all organs:

Stem was the dominant organ for carbohydrates storage, accounting for 47% of whole tree TNC pool, leaves accounted for 16.5 % of tree TNC and roots for 36.5%. And these proportions were stable across treatments (Figure 3).

There was no significant effect of water stress on TNC pools in any organ (Table 4). In contrast defoliation had significant effects on carbohydrate pools in all organs and at the whole tree level (Table 4, Figure 4). Differences in C pools were only significant between undefoliated and 100% defoliated trees (and not for 50% defoliated trees). Whole tree TNC pool was reduced by 36% in 100% defoliated trees compared with undefoliated trees ($604.8 \pm 173.1 \text{ g.tree}^{-1}$ vs. $944.8 \pm 129.3 \text{ g.tree}^{-1}$).

Defoliation reduced TNC pools in 2010 needles through direct biomass reduction but also 2011 needles TNC pools through a reduction in concentration (Table 4). 100% defoliation reduced TNC in roots by 44% ($219.9 \pm 75.6 \text{ g.tree}^{-1}$) in comparison to undefoliated trees ($390.8 \pm 72.9 \text{ g.tree}^{-1}$) (Figure 5). By contrast, TNC pools in stem sapwood were significantly higher for 50% defoliated trees than in the control trees and unchanged in 100% defoliated trees at the end of the growing season (Figure 6). A similar trend was observed for soluble sugars and starch in stem sapwood.

By May, defoliation resulted in significant depletion of TNC in stem for both 50% defoliated trees and 100% defoliated trees in comparison to control trees (respectively $407 \pm 57 \text{ g.tree}^{-1}$ and $294 \pm 42 \text{ g.tree}^{-1}$ vs. $581 \pm 69 \text{ g.tree}^{-1}$ in control trees) ($F=26.9$, $P < 0.0001$). However by July, TNC pools were restored in both 50% and 100% defoliated trees (respectively $545 \pm 62 \text{ g.tree}^{-1}$ and $377 \pm 62 \text{ g.tree}^{-1}$ vs. $531 \pm 42 \text{ g.tree}^{-1}$ in control trees) ($P > 0.05$). Once again, water stress had no significant effect on stem carbohydrates during the growing season ($P > 0.05$).

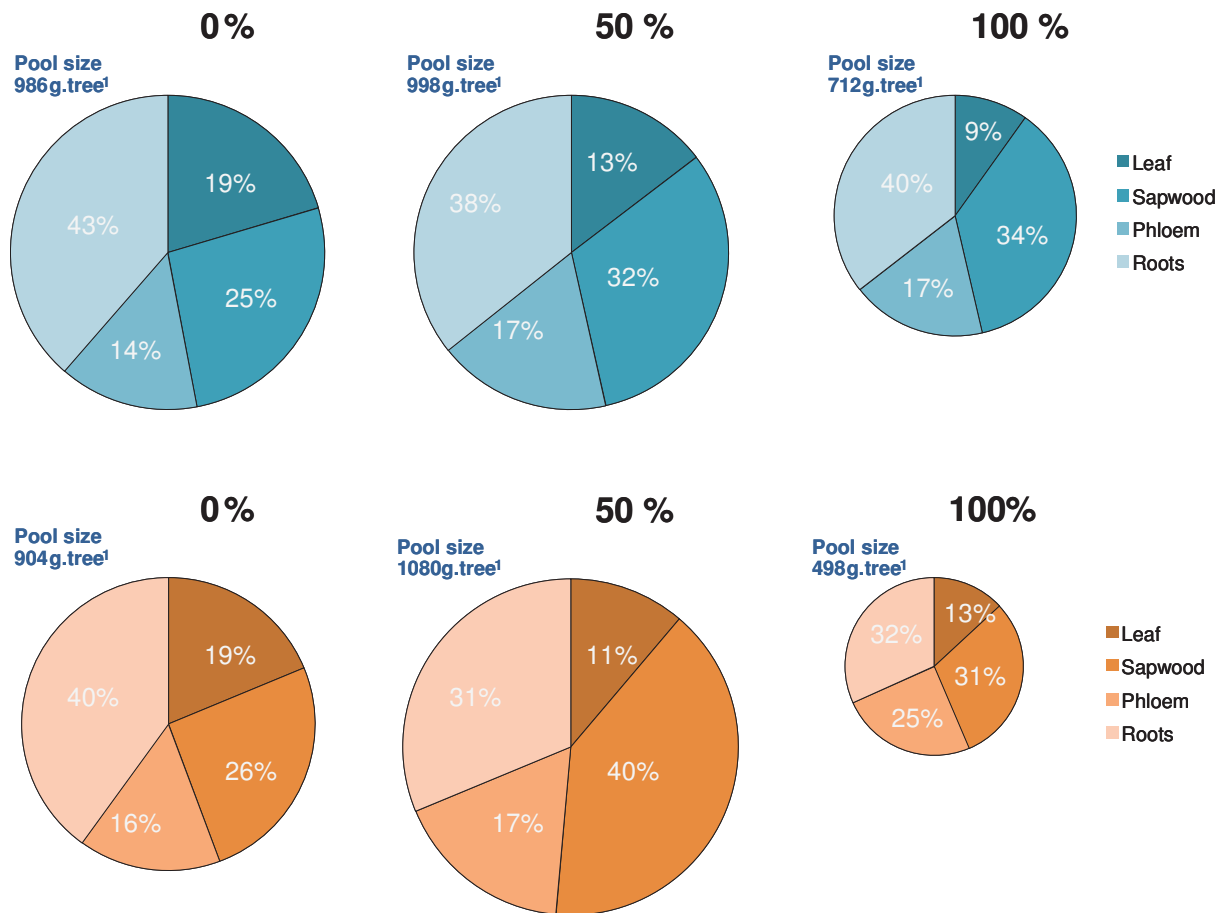


Figure 3 : Mean proportions of TNC pools in different organs of trees subject to water stress (orange) or in watered plots (blue) and 0%, 50% or 100% defoliation. The area of each pie is proportional to the total TNC pool per tree (g. tree⁻¹).

Table 3 : Summary of two way ANOVA results showing the effects of water treatment (df=1), defoliation rate (df=2) and their interaction (df=2) on carbohydrate pools in *Pinus pinaster* trees 10 months after treatments were imposed.

Resource pool	Water Treatment (WT)		Defoliation Rate (DR)		WT x DR	
	F	P	F	P	F	P
Leaf SS	0.95	0.34	64.66	6.07e ⁻⁰⁹ ***	0.33	0.72
Leaf starch	0.03	0.87	9.96	0.0012**	0.50	0.61
Leaf TNC	0.998	0.33	69.26	3.52e ⁻⁰⁹ ***	0.33	0.72
Leaf 2010 TNC	1.81	0.19	256.59	7.12e ⁻¹³ ***	2.75	0.11
Leaf 2011 TNC	0.077	0.78	9.73	0.0054 **	0.07	0.79
Phloem SS	0.24	0.63	1.70	0.21	0.08	0.92
Phloem starch	1.69	0.21	3.73	0.044 *	0.24	0.79
Phloem TNC	1.96	0.17	0.16	0.69	0.07	0.93
Sapwood SS	0.12	0.74	6.38	0.008 **	3.23	0.06
Sapwood starch	3.15	0.093	8.00	0.0033**	1.49	0.25
Sapwood TNC	0.0047	0.95	8.46	0.0026**	2.53	0.11
Roots SS	4.42	0.05	4.47	0.027 *	0.07	0.94
Roots starch	0.0075	0.93	6.91	0.0053**	1.97	0.17
Roots TNC	3.55	0.074	6.94	0.0051**	0.36	0.70
Total SS	0.71	0.41	10.2	0.0011**	1.33	0.29
Total Starch	0.75	0.40	8.54	0.0025**	0.70	0.51
Total TNC	0.87	0.36	11.91	0.00039***	1.29	0.30

F-value statistics were calculated with ANOVA at the tree level. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** P

< 0.001

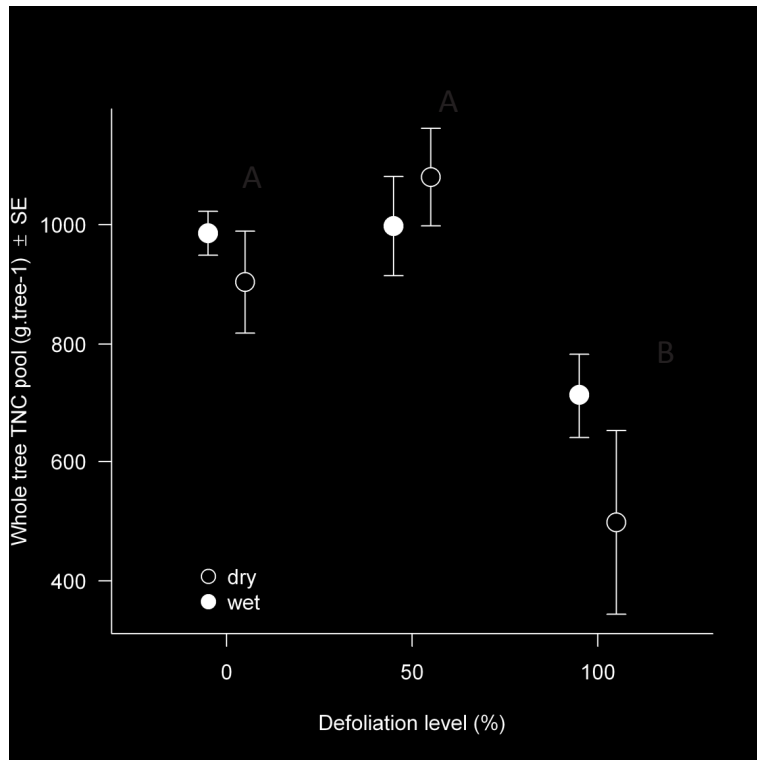


Figure 4 : Water stress and defoliation effects on whole tree TNC pool size (means \pm SE) at the end of the growing season.

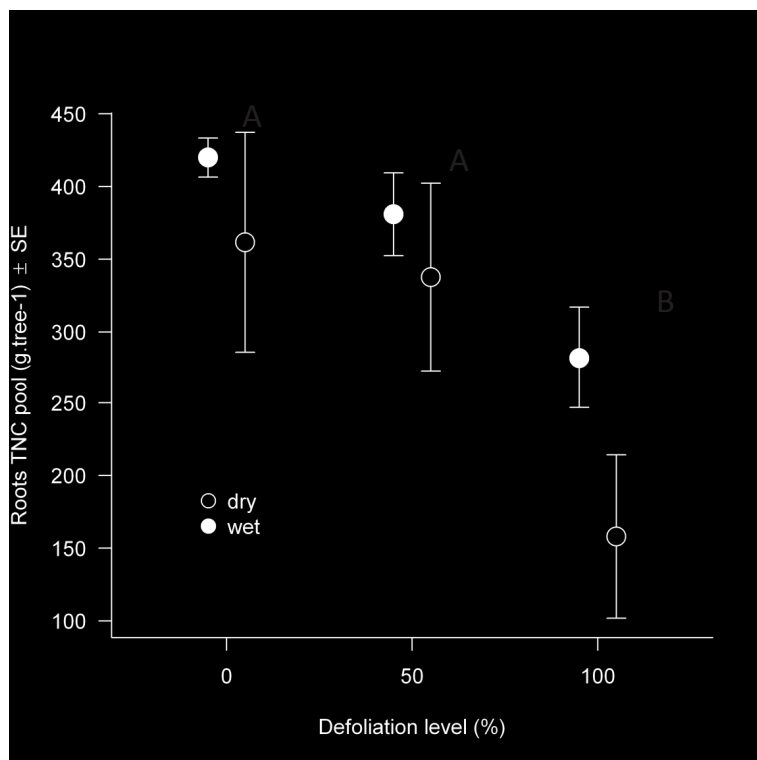


Figure 5 : Water stress and defoliation effects on mean (\pm SE) TNC pool size in roots at the end of the growing season.

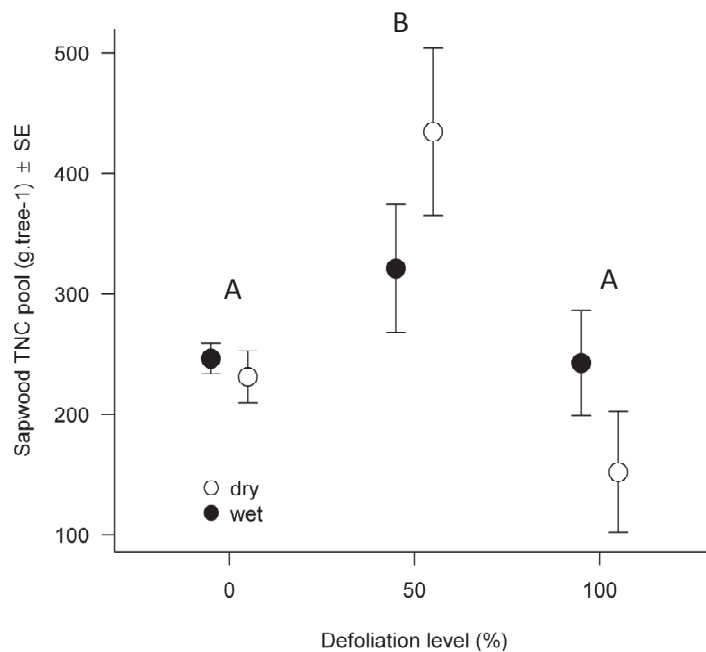


Figure 6 : Water stress and defoliation effects on mean (\pm SE) TNC pool size in the stem, at the end of the growing season.

Discussion:

3.4 Additive effects of defoliation and water stress on *Pinus pinaster* annual stem growth

Annual stem growth was reduced by 88% in 100% defoliated trees in watered plots (no water stress). Important stem growth losses ranging from 20% to 90% have been already reported in *Pinus pinaster* following 100% defoliation by PPM (Lemoine, 1977; Markalas, 1998; Arnaldo, 2010; Jacquet et al. 2012). The annual growth was not significantly reduced in 50% defoliated trees. This result contrasts with previous studies showing significant growth losses up to 50% for such PPM defoliation intensities and for trees of the same age (Arnaldo et al. 2010; Jacquet et al., 2012). However these discrepancies in the magnitude of stem growth responses to defoliation may also be attributed to various climatic conditions in the different studies.

In undefoliated trees, there was a significant drought-induced reduction of annual stem growth. On average, the radial growth in water stressed trees was reduced by ca. 35%. Such decrease in radial growth has been described for drought-prone forests throughout the world (Allen et al. 2010). More specifically, our results are consistent with drought-induced growth decline of maritime pine forests in south-eastern Spain (Sanchez-Salguero et al., 2010).

The combination of defoliation and drought resulted in significantly reduced *Pinus pinaster* annual stem growth and the lack of any significant interaction between the two factors suggest an additive effect of the two stresses. In water trees, the annual radial growth was reduced from 6.03 cm.year⁻¹ in control trees to 3.94 cm year⁻¹ in 100% defoliated trees. Water stress caused a 35% reduction in tree growth of non defoliated trees. If we apply this estimated reduction to 100% defoliated trees, we should obtain a theoretical annual tree growth of 0.43 cm year⁻¹ under the hypothesis of additive defoliation and water stress effects and this is very close to the observed annual radial growth of 0.56 cm year⁻¹.

This is consistent with the results of a meta-analysis that showed larger impacts of defoliation on growth damage in water stressed trees (Jactel et al. 2011) but contradicts our initial hypothesis of antagonist effects, i.e. that defoliation would reduce the impact of water stress on stem growth by reducing water uptake in tree crown. Our results are also consistent with an ecology review reporting on additive effects of harsh environmental conditions and insect herbivory on plants (Valladares et al. 2007) and with observational studies that show significantly larger defoliation effects on stem growth in low-productivity (low nutrient) sites (Ovaska 1993, Pinkard and Beadle 1998c, Anttonen et al. 2002, Pinkard et al. 2007) suggesting that the effects of abiotic stresses and defoliation on tree growth are additive. However these observations contrast with other reviews that predict antagonist effects of biotic and abiotic stresses on growth in woody plants (Hawkes and Sullivan 2001, Wise and Abrahamson 2005). Unfortunately, very few experiments have manipulated both water supply

and defoliation to examine their combined effects on tree growth and they provided again contrasting results. Kolb et al. (1999) found higher stem biomass in potted Douglas-Fir seedlings submitted to western spruce budworm defoliation in low moisture than in high moisture conditions, which is compatible with antagonist effects of water stress and defoliation. In *Eucalyptus globulus* (Quentin et al. 2012, Eyles et al. 2009) and in red oak seedlings (Mc Graw et al. 1990), tree growth was unaffected by defoliation under different water treatments which might be due to compensatory responses to defoliation and drought.

3.5 Trees may rely on carbon and nitrogen reserves to mitigate the effects of defoliation

Defoliation resulted in a net loss of stored carbohydrates due to needle consumption (Li et al. 2002) and a decrease in carbon fixation through reduced photosynthesis. In our study, artificial defoliation also resulted in the depletion of whole tree TNC pools and more specifically in roots and foliage TNC pools. Such declines in carbohydrate reserves in both roots and remaining foliage has been observed following leaf removal (Hudgeons et al., 2007, Eyles et al. 2009). Those results are consistent with the view that defoliation effects on stem growth might be mediated by a shortage in carbohydrates storage (Vanderklein and Reich, 1999).

Despite this, we found that stem carbohydrates were only temporary reduced by defoliation (in May 2011). This is consistent with the literature showing short duration of C (source) limitation for stem growth even after severe defoliation (Palacio et al. 2008, 2011). For example in evergreen conifers (*Pinus cembra*), a rapid replenishment of carbon stores following defoliation has been observed (Li et al. 2002, Roitto et al. 2003). At the end of the growing season, we found significantly higher stem TNC pools in 50% defoliated trees and unchanged pools in 100% defoliated trees compared to undefoliated trees. Furthermore, in 100% defoliated trees, stem growth was strongly affected whereas stem TNC were maintained

for the second half of the season suggesting that reduced stem growth was not dependent on local TNC storage. Similarly, higher stem TNC pools in 50% defoliated trees did not result in higher annual stem growth in comparison to control trees. These findings suggest that stem growth responses may not directly depend on changes in TNC stores. Maintenance (in 100% defoliated trees) and increase (in 50% defoliated trees) of carbohydrates pools could be then considered as a consequence of other resource limitations (such as mineral) in tree physiological processes that lead to reduced consumption or even accumulation of carbon stores. Indeed, a characteristic of conifers is that they store nutrients such as nitrogen in old needles (Millard 2001). Thus, artificial defoliation may have lead to significant nitrogen shortage.

In this context, the great and significant decrease in carbohydrate pool in the roots of defoliated and water stressed trees may be due to localised consumption since root carbohydrates can be mobilized to increase mineral uptake (Eyles et al. 2009). The efficiency of soil mineral absorption in trees depends on both spatial extension and density of their root system (Levitt, 1980) and several C demanding processes may have been involved to increase this absorption such as root proliferation (Robinson 2001) or interactions with mycorrhizae (Marschner et al 1994).

3.6 Water stress effects

It has been reported that water availability, more than any other resources, determines the annual growth potential of individual trees (Breda et al. 2006). Initially the most important impact of water stress on growth is via reduced turgor. Then, the reduction in soil water availability caused by water stress can modify the hydraulic conductivity of trees and may also cause in turn a decline in radial growth (Mc Dowell et al., 2008). To maintain the integrity of their hydraulic system, trees can dynamically regulate processes such as transpiration by stomatal closure (Sperry 2000) or via longer term responses such as increased

carbohydrates allocation to roots vs. leaves (Sperry 2002)., Stomatal closure leads to lower CO₂ assimilation and transpiration, higher temperatures on the leaf surface that overall contribute to reduce photosynthetic efficiency (Medlyn et al. 2002). Drought can then induce short term physiological disorders such as reduction in carbon and nutrient assimilation and even a breakdown of photosynthesis (Breda et al. 2006).

In our study, water stress significantly affected stem growth but not carbohydrates pools which suggests that drought may have limited stem growth through water and nutrient shortage. Since transpiration is the driving force for water transfer in trees, the absence of foliage in 100%defoliated trees obviously stopped any water flow through the tree and then may have impeded nutrient supply to different organs. This could explain why 100% defoliated trees exhibited almost no radial growth since the very beginning of the growing season.

4 Conclusions

The additive effects of tree defoliation and water stress on stem growth were due to similar adverse consequences on water flow – reduced uptake by the crown and reduced availability in the soil – and/or on nitrogen pool – loss of N reserves in old needles and reduced supply by the roots.

As the occurrence of insect defoliation are likely to increase with climate change, our results suggest that such additive detrimental effects will lead to higher decline in forest productivity than expected from the consideration of only drought impacts.

5 Acknowledgments

We would like to thank Michel Sartore for the water excluding roof design, Cathy Lambrot for the root sampling, Guillaume David and Anne-Maïmiti Dulaurent for assistance in the

artificial defoliation. We are also grateful to Cathy and Laura Lambrot for laboratory analyses. This work was funded by the FEDER-INTERREG IV Atlantic Space REINFFORCE project and the TRANZFOR (IRSES) project.

6 References:

ALLEN C.D., MACALADY A.K., CHENCHOUNI H., BACHELET D., MCDOWELL N., VENNETIER M., KITZBERGER T., RIGLING A., BRESHEARS D.D., HOGG E.H., GONZALEZ P., FENSHAM R., ZHANG Z., CASTRO J., DEMIDOVA N., LIM J.-H., ALLARDG., RUNNING S.W., SEMERCI A., COBB N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259, 660-684.

Arnaldo, Ps, S Chacim, et D Lopes. 2010. « Effects of defoliation by the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* on biomass growth of young stands of *Pinus pinaster* in northern Portugal ». *iForest - Biogeosciences and Forestry* 3: 159-162. doi:10.3832/ifor0553-003.

Battisti A, Stastny M, Netherer S, Robinet C, Schopf A, Roques A, Larsson S (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol Appl* 15:2084–2096.

Bréda, Nathalie, Roland Huc, André Granier, et Erwin Dreyer. 2006. « Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences ». *Ann. Forest Sci.* 63: 625-644.

Chambers, J. M., Freeny, A and Heiberger, R. M. (1992) Analysis of variance; designed experiments. Chapter 5 of *Statistical Models in S* eds J. M. Chambers and T. J. Hastie, Wadsworth & Brooks/Cole.

Chen, Zhong, Thomas E. Kolb, et Karen M. Clancy. 2002. « Effects of Artificial and Western Spruce Budworm (Lepidoptera: Tortricidae) Defoliation on Growth and Biomass Allocation of Douglas-Fir Seedlings ». *Journal of Economic Entomology* 95 (juin): 587-594. doi:10.1603/0022-0493-95.3.587.

- Ciais P., Viovy N., Reichstein M., Granier A., Ogée J., Rambal S., Ourcival J.M., Bernhofer C., Grunwald T., Pilegaard K., Berbigier P., Vesala T., Aubinet M., Heinesch B., Loustau D., Seufert G., Manca G., Matteucci G., Miglietta F., Soussana J.F., Knohl A., Sanz M.J., Carrara A., Friend A., Chevallier F., Schulze E.D., Valentini R., (2005) An unprecedented reduction in the primary productivity of Europe during 2003 caused by heat and drought, *Nature* 03972: 529–533.
- Eyles, Alieta, Elizabeth A Pinkard, et Caroline Mohammed. 2009. « Shifts in biomass and resource allocation patterns following defoliation in *Eucalyptus globulus* growing with varying water and nutrient supplies ». *Tree Physiology* 29 (6): 753-764. doi:10.1093/treephys/tpp014.
- Gieger, T. and F.M. Thomas. 2002. Effects of defoliation and drought stress on biomass partitioning and water relations of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *Basic Appl. Ecol.* 3:171–181.
- Hawkes, C. V., et J. J. Sullivan. 2001. « The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis ». *Ecology* 82: 2045–2058.
- Hudgeons, J.L., A.E. Knutson, K.M. Heinz, C.J. DeLoach, T.L. Dudley, R.R. Pattison, et J.R. Kiniry. 2007. « Defoliation by introduced *Diorhabda elongata* leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) reduces carbohydrate reserves and regrowth of *Tamarix* (Tamaricaceae) ». *Biological Control* 43 (2): 213–221.
- IPCC, 2007: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Jean-Sébastien Jacquet, Alexandre Bosc, Anthony O’Grady and Hervé Jactel, 2012. Pine growth response to processionary moth defoliation across stand chronosequence. *Forest Ecol. Manage.* (accepted with revision)
- Jactel, H., J. Petit, M. L. Desprez-Loustau, S. Delzon, D. Piou, A. Battisti, et J. Koricheva. 2011. « Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis ». *Global Change Biology* 18: 267–276.

- Kolb, T.E., K.A. Dodds and K.M. Clancy. 1999. Effect of western spruce budworm defoliation on the physiology and growth of potted Douglas-fir seedlings. *For. Sci.* 45:280–291.
- Levitt J., Responses of plants to environmental stresses. II. Water, radiation, salt, and other stresses, Academic Press, New York, 1980, 607 p.
- Li, H., Hoch, G., Körner, C., 2002. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees* 16, 331–337.
- Logan JA, Régnière J, Powell JA (2003) Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Front Ecol Environ* 1:130–137.
- Maschinski, J., et T. G. Whitham. 1989. « The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing ». *American Naturalist*: 1–19.
- Marschner, H. and B. Dell. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and soil* 159:89–102.
- McDOWELL N., POCKMAN W.T. , ALLEN C.D. , BRESHEARS D.D., COBB N., KOLB T., PLAUT J., SPERRY J., WEST A., WILLIAMS D.G., YEPEZ E.A., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178,719-739.
- McGraw, J.B., K.W. Gottschalk, M.C. Vavrek and A.L. Chester. 1990. Interactive effects of resource availabilities and defoliation on photosynthesis, growth, and mortality of red oak seedlings. *Tree Physiol.* 7:247–254.
- Millard, P., A. Hester, R. Wendler and G. Baillie. 2001. Interspecific defoliation responses of trees depend on sites of winter nitrogen storage. *Functional Ecology* 15: 535-543.
- Moing, A., F. Carbonne, M.H. Rashad and J.P. Gaudillère. 1992. Carbon fluxes in mature peach leaves. *Plant physiol.* 100:1878:1884
- Netherer S, Schopf A (2010) Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—general aspects and the pine processionary moth as specific example. *For Ecol Manag* 259:831–838

- Palacio, S., Milla, R., Albuixech, J., Pérez-Rontomé, C., Camarero, J.J., Maestro, M., Montserrat-Martí, G., 2008. Seasonal variability of dry matter content and its relationship with shoot growth and nonstructural carbohydrates. *New Phytol.* 180:133–142.
- Palacio, S., Paterson, E., Sim, A., Hester, A., Millard, P., 2011. Browsing affects intra-ring carbon allocation in species with contrasting wood anatomy. *Tree physiol.* 31:150–159.
- Pinkard, E.A., M. Battaglia, S. Roxburgh and A.P. O’Grady. 2011. Estimating forest net primary production under changing climate: adding pests into the equation. *Tree Physiol.* 31:686–699.
- Porté, A., A. Bosc, I. Champion, et D. Loustau. 2000. « Estimating the foliage area of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) branches and crowns with application to modelling the foliage area distribution in the crown ». *Annals of Forest Science* 57 (1): 73–86.
- Quentin, A. G., A. P. O’Grady, C. L. Beadle, C. Mohammed, et E. A. Pinkard. 2012. « Interactive effects of water supply and defoliation on photosynthesis, plant water status and growth of *Eucalyptus globulus* Labill ». *Tree physiology* 32 (8): 958–967.
- Robinet C, Baier P, Pennerstorfer J, Schopf A, Roques A (2007) Modelling the effects of climate change on the potential feeding activity of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. and Schiff.) (Lep., Notodontidae) in France. *Glob Ecol Biogeogr* 16:460–471.
- Robinson, D., 2001. Root proliferation, nitrate inflow and their carbon costs during nitrogen capture by competing plants in patchy soil. *Plant and Soil* 232:41–50.
- Roitto, M., Markkola A., Julkunen-Tiitto R., Sarjala T., Rautio P., Kuikka K., J. Tuomi. 2003. Defoliation-induced responses in peroxidases, phenolics, and polyamines in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles. *J Chem Ecol* 29:1905–1918.
- Sánchez-Salguero, R., R. M. Navarro-Cerrillo, J. J. Camarero and A. Fernández-Cancio 2010. Drought-induced growth decline of Aleppo and maritime pine forests in south-eastern Spain. *Forest Systems* 19:458-469
- Sperry J.S., Hydraulic constraints on plant gas exchange, *Agric. For. Meteorol.* 104 (2000) 13–23.
- Sperry J.S., Hacke U.G., Oren R., Comstock J.P., Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply, *Plant Cell Environ.* 25 (2002) 251–263.

- Valladares, Fernando, Ernesto Gianoli, et José M. Gómez. 2007. « Ecological Limits to Plant Phenotypic Plasticity ». *New Phytologist* 176 (4): 749–763. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x.
- Vanderklein, Dirk W., et Peter B. Reich. 1999. The Effect of Defoliation Intensity and History on Photosynthesis, Growth and Carbon Reserves of Two Conifers with Contrasting Leaf Lifespans and Growth Habits . *New Phytologist* 144: 121–132. doi:10.1046/j.1469-8137.1999.00496.x.
- Wise, Michael J., et Warren G. Abrahamson. 2007. « Effects of Resource Availability on Tolerance of Herbivory: A Review and Assessment of Three Opposing Models ». *The American Naturalist* 169: 443-454.

Chapitre 5

Discussion générale.

Discussion générale :

1 Quantifier les pertes de croissance radiale en fonction de l'intensité de défoliation par la processionnaire du pin.

1.1 Des pertes de croissance significatives dès les plus faibles niveaux de défoliation

Nos résultats expérimentaux (**Chapitre 3**) montrent des pertes de croissance significatives dès 25% de défoliation sur deux années consécutives. Ces pertes de croissance radiale s'élèvent à 30% la première année et à 17% la deuxième année. Ces résultats sont cohérents avec ceux de notre méta-analyse (**Chapitre 2**) montrant qu'une défoliation de 5 à 25% des différentes espèces de processionnaire se traduit par des pertes de croissance d'environ 20% pour le pin et le cèdre. De même, Kulman (1971) discute de nombreux cas de dommages causés par des Hyménoptères et Lépidoptères défoliateurs des conifères et rapporte des pertes de 10 à 30% de croissance radiale pour de faibles taux de défoliations.

Cependant, dans notre dernière étude expérimentale en 2011 (**Chapitre 4**), une défoliation artificielle de 50% n'entraîne pas de perte de croissance significative. Or, la défoliation artificielle s'est révélée avoir le même impact que la défoliation naturelle au moins sur des jeunes pins (**Chapitre 3**). Cette différence pourrait être attribuée à des conditions environnementales stressantes (été très sec) en 2011, qui auraient pu limiter la croissance du témoin, masquant ainsi l'effet d'une défoliation intermédiaire. Il est aussi important de signaler que notre étude en 2011 a été réalisée dans le but d'étudier la combinaison de la défoliation avec un stress hydrique contrôlé, et donc pour des raisons logistiques sur un effectif beaucoup plus réduit (24 arbres vs 165 arbres) que dans le chapitre 3.

Nous concluons donc que, même si d'autres modèles d'études suggèrent que de faibles défoliations pourraient ne pas affecter (Reich et al. 1993, Vanderklein et Reich 1999) ou même augmenter la croissance en biomasse des arbres (Harris 1974, McNaughton 1983), nos résultats montrent qu'il n'y a pas de compensation en croissance radiale du pin maritime en réponse à de faibles taux de défoliation de la processionnaire du pin. Les populations de PPM affectent donc la productivité des peuplements dès le début de leur cycle épidémique.

1.2 Des dégâts bien plus importants pour de fortes défoliations

Nos résultats expérimentaux montrent qu'une défoliation totale de la processionnaire du pin réduit très fortement la croissance radiale du pin maritime pendant au moins deux ans. En effet, la productivité du pin maritime est presque réduite à néant la première année avec des pertes de croissance excédant les 90%. Les pertes de croissance atteignent encore 70% la deuxième année consécutive à la défoliation. Notre méta-analyse révèle en moyenne des pertes de ca. 50% pour des défoliations de 76 à 100% mais en regardant plus en détail les différentes études retenues pour la méta-analyse (**Chapitre 2**, Table 1), les plus fortes pertes de croissance sont rapportées pour des défoliations de la processionnaire sur le pin maritime. En effet, Arnaldo (2010), Barrento et al. (2008) et Markalas (1998) observent des pertes de croissance atteignant respectivement 70%, 80% et 60%. De très fortes défoliations semblent donc pouvoir provoquer des pertes de croissance plus intenses dans le cas du pin maritime. En revanche, l'étude la plus ancienne (Lemoine 1977) rapporte des pertes de croissance de seulement 30% pour le même modèle d'étude. On peut supposer que ces divergences pourraient être dues à des facteurs environnementaux tels que les conditions climatiques l'année de l'étude. En cas de conditions limitantes pour la croissance, même des témoins non défoliés, l'impact de la défoliation sur la croissance pourrait être plus difficile à déceler.

Au regard des dynamiques intra-annuelles de croissance, on constate également que les arbres défoliés intégralement ont un statut particulier et ce dès le début de la saison. Alors que des arbres défoliés jusqu'à 75% démarrent leur croissance normalement, les arbres intégralement défoliés « décrochent » dès le début de saison. De plus, la mortalité n'a été observée que pour des arbres 100% défoliés. Nos résultats suggèrent donc qu'une défoliation de 100% doit être considérée avec une attention particulière. Les très forts niveaux de défoliation, outre leur impact majeur sur la productivité de l'arbre hôte, semblent fragiliser l'arbre hôte et le placer dans un statut de stress bien particulier, le rendant notamment plus sensible aux attaques de ravageurs secondaires comme les scolytes.

1.3 La relation perte de croissance – intensité de défoliation : le cas de

Thaumetopoea pityocampa sur Pinus pinaster

Nous avons observé différents patterns de réponse en croissance à l'intensité de défoliation au cours de ce travail de thèse. Les résultats de la méta-analyse (**Chapitre 2**) intégrant l'effet de différentes processionnaires sur différentes espèces de pin et de cèdre, indiquent que les pertes de croissance plafonnent à partir de 50% de défoliation alors que

notre étude expérimentale (**Chapitre 3**) révèle une relation linéaire entre la perte de croissance radiale de *Pinus pinaster* et l'intensité de défoliation de *Thaumetopoea pityocampa*. Le pattern obtenu dans la méta-analyse intégrant des modèles d'études variés, il nous a semblé intéressant de reconduire une méta-analyse en se restreignant au cas de la processionnaire du pin sur le pin maritime et en intégrant nos données expérimentales (**Chapitres 3 et 4**).

Nous avons utilisé les mêmes critères que dans le chapitre 2 pour discriminer et intégrer les différents cas issus de nos deux études expérimentales. Chaque cas d'étude s'intègre donc dans une des deux classes d'âge (<ou >15ans) et dans une des quatre classes de défoliation ([5-24%] ; [25-49%] ; [50-74] ; [75-100%]). Notre chapitre 3 a permis l'ajout de 44 cas d'études (11 peuplements×4 classes de défoliations) et le chapitre 4 l'ajout de 2 cas (2 niveaux de défoliation dans les placettes témoins non stressées). La méta-analyse porte donc sur 80 cas. L'effet de la processionnaire du pin sur la croissance du pin maritime a été estimé en utilisant le log ratio $\ln R$ (cf chapitre 2 pour les détails) comme « effect size » standardisé pour chaque comparaison appariée défolié/témoin (Hedges et al. 1999).

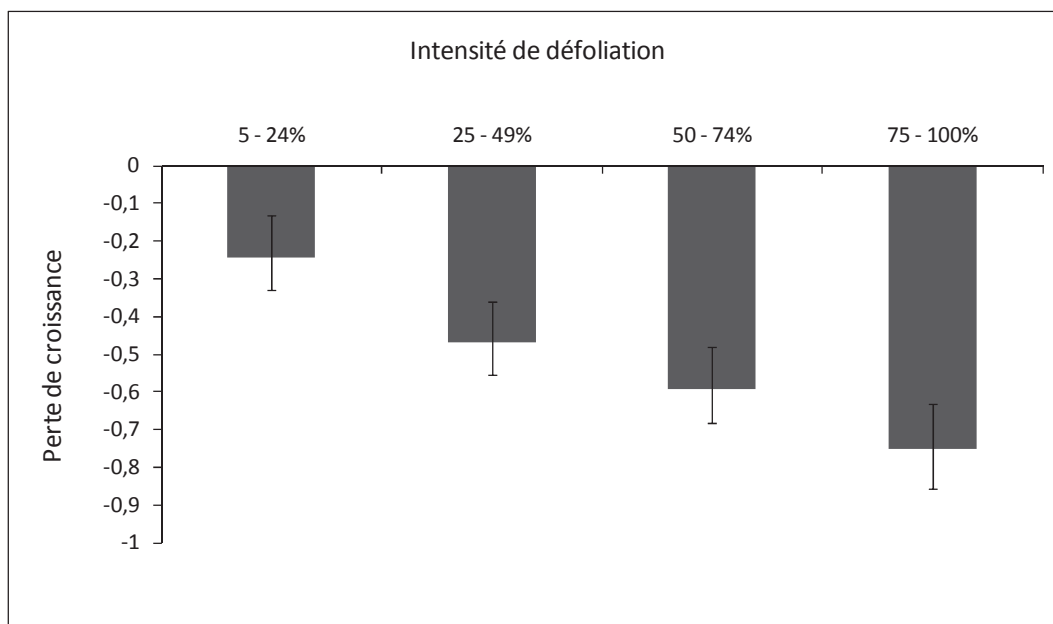


Figure 1. Méta-analyse de l'effet de l'intensité de défoliation par *Thaumetopoea pityocampa* sur la perte de croissance du pin maritime.

Cette nouvelle méta-analyse révèle toujours un effet significatif de la défoliation sur la perte de croissance ($df=3$, $Q_B=67$ et $P=0.001$). Cependant, on obtient cette fois une relation

linéaire entre la perte de croissance et l'intensité de défoliation confirmant le pattern obtenu dans notre étude expérimentale (**Chapitre 3**). Les pertes de croissance s'étalent de 25% pour des faibles défoliations (0-24%) à 75% pour des fortes défoliations (75-100%) (Figure 1).

Le pattern obtenu par la méta-analyse est basé sur des valeurs moyennes de perte de croissance sur des classes de défoliation assez larges. L'originalité et la force de notre étude expérimentale réside dans une meilleure précision et homogénéité de notre évaluation de ce niveau de défoliation. Nous avons réellement considéré le pourcentage de défoliation comme une variable continue (gradient) à 5 niveaux. Ces niveaux de défoliation correspondant aux bornes supérieures des classes considérées par la méta-analyse, il est logique que l'on obtienne un pattern similaire mais décalé, avec des pertes de croissances s'étalant cette fois de 32% (pour une défoliation de 25%) à 93% (pour une défoliation de 100%).

1.4 Effets des défoliations sur plusieurs années

Pour une évaluation des effets cumulés des défoliations sur la durée d'un cycle épidémique, il conviendrait de préciser la relation entre intensité de défoliation et perte de croissance de l'arbre hôte les années suivant la première infestation. Nous avons montré dans le chapitre 3 que les pertes de croissance la deuxième année suivant la défoliation sont toujours linéairement liées à l'intensité de défoliation. Ces pertes de croissances vont de 17% à 68% suggérant une récupération de l'arbre en deuxième année. Cependant, ces pertes de croissance sont supérieures à celles que l'on aurait pu prédire avec le modèle 2010 en tenant compte de la repousse des aiguilles de l'année. La réponse de l'arbre est donc complexe et il semble qu'il faille s'intéresser aux réponses écophysiologicals de l'arbre à la défoliation pour mieux réussir ce travail d'intégration temporelle. De même conviendrait-il de tenir compte des effets de défoliations répétées sur les mêmes arbres mais cette étude nécessiterait un très gros effort d'échantillonnage pour un dispositif expérimental testant toutes les combinaisons possibles de plusieurs intensités de défoliations successives (par exemple tester 5 intensités sur 3 années impliquerait $5^3 = 125$ modalités !)

Ce qu'il faut retenir :

- La productivité du pin maritime est affectée dès les plus faibles taux de défoliation de la processionnaire du pin pour au moins deux saisons de croissance.
- Une défoliation complète annule la croissance de l'arbre hôte et affecte le statut de l'arbre dès le début de la saison de croissance. L'arbre hôte est ensuite plus sensible aux attaques de scolytes.
- La relation entre l'intensité de défoliation par *Thaumetopoea pityocampa* et les pertes de croissance de *Pinus pinaster* est linéaire.
- A plus long terme, les pertes de croissance ne peuvent pas être seulement prédites via le taux de défoliation résiduel de l'arbre.

2 Comprendre la réponse physiologique du pin maritime à une défoliation

2.1 La réponse écophysiological de l'arbre hôte

La défoliation, affectant l'arbre dans un premier temps par une dégradation de l'appareil photosynthétique, se traduit par une diminution de la fixation du carbone. La relation proportionnelle entre l'intensité de défoliation et la perte de croissance observée dans notre étude expérimentale (**Chapitre 3**) suggère au premier abord que la réponse de l'arbre hôte s'explique tout simplement par la réduction d'une fixation carbonée considérée comme constante et proportionnelle au volume de feuillage en place (Marcelis et Heuvelink 2007, Franklin et al. 2012). Cependant, dans la même étude expérimentale (**Chapitre 3**), on constate que les pertes de croissance observées en deuxième année sont plus importantes que prédites lorsque l'on tient compte de la mise en place de la nouvelle cohorte d'aiguilles. Ce résultat suggère donc l'existence de mécanismes plus complexes sous-jacents pour la réponse du pin maritime à la défoliation.

Nos résultats confirment que la défoliation affecte également les réserves carbonées dans les différents organes de la plante (**Chapitres 3 et 4**). On observe en fin d'année une

réduction des sucres solubles dans le bois du tronc (**Chapitre 3**), ainsi qu'une réduction des sucres non-structuraux des aiguilles et des racines (**Chapitre 4**). D'autres études ont montré une réduction des réserves carbonées en réponse à la défoliation chez les essences sempervirentes (Hudgeons et al. 2007, Quentin et al. 2011). La défoliation provoquant à la fois une diminution de la fixation du carbone et une exportation significative de réserves carbonées des aiguilles chez les conifères (Li et al. 2002), les sucres non-structuraux, généralement considérés comme une réserve d'énergie et de biosynthèse, joueraient donc un rôle de tampon permettant un maintien de la croissance et de la fonctionnalité des différents organes (Eyles et al. 2009, Pinkard et al. 2011). Nous observons également un maintien des taux de croissance de début de saison pour des arbres défoliés jusqu'à 75% (**chapitre 3**), ce qui est compatible avec l'hypothèse d'une compensation au moins temporaire de la croissance du tronc par l'utilisation de réserves carbonées. En revanche, on observe que la réduction des sucres non-structuraux dans le tronc n'est que provisoire (jusqu'en Mai 2011, **chapitre 4**). Les sucres non-structuraux dans le tronc sont en effet restaurés en fin de saison même pour une défoliation forte (100%). Ces résultats sont cohérents avec la littérature rapportant qu'une restauration rapide des réserves carbonées après défoliation a été observée chez les conifères (*Pinus cembra*) (Li et al.2002; Roitto et al. 2003).

Nos résultats rapportent donc à la fois des pertes de croissances significatives et un maintien des réserves carbonées dans le tronc, même pour des défoliations de 100%. Deux interprétations sont possibles :

- Dans une vision « carbone centrée », il existerait une compétition pour le carbone entre la croissance radiale et d'autres processus tels que le maintien des réserves carbonées, la respiration de maintenance, la restauration du feuillage et la production de défenses chimiques. En effet, le stockage de carbone pourrait ne pas jouer simplement le rôle d'un tampon passif et être au contraire un processus prioritaire à maintenir (Silpi et al. 2007, Chantuma et al. 2009). En effet, son rôle potentiel pour l'entretien du système hydraulique (Sala et al. 2012) en ferait une priorité en cas de stress hydrique (comme souvent l'été dans le massif landais).
- Ces résultats suggèrent également que les réponses en croissance radiale ne dépendent pas directement des réserves carbonées. Le maintien (**Chapitres 3 et 4**) ou même l'augmentation (**Chapitre 4**) des stocks de carbone peuvent être considérés comme une conséquence d'une autre ressource limitante pour la croissance (minérale ?), ce

qui mène à une consommation réduite ou même à une accumulation des réserves de carbone.

Chez les conifères, la défoliation induit également une exportation significative du pool d'azote fonctionnel des aiguilles (Millard et al. 2001). La consommation des aiguilles de deuxième et troisième année, dont l'azote allait être remobilisé avant leur chute, notamment pour le fonctionnement des nouvelles aiguilles, est donc susceptible de créer un déficit azoté à court terme. De plus, la diminution du nombre d'aiguilles peut induire un moindre « appel » d'eau par le houppier, réduisant ainsi la circulation de l'eau dans la plante et donc l'apport de nutriments transportés par la sève brute dans les organes de l'arbre.

Ce déficit azoté peut faire défaut aux aiguilles encore en place ou nouvellement formées après défoliation (réduisant leur efficacité photosynthétique), à la croissance de l'arbre et au métabolisme secondaire. Nos résultats montrent que la défoliation n'a pas d'effet sur le contenu azoté des aiguilles de deuxième et troisième année, voire même augmente celui des aiguilles de l'année. La restauration des capacités photosynthétiques semble être donc un processus prioritaire. Il peut être expliqué par un ajustement des concentrations en azote pour le feuillage restant qui est plus exposé à la lumière après défoliation. Dans un contexte de limitation azotée, la diminution du pool de carbone des racines que nous avons observée (**Chapitre 4**) peut être considérée comme due à une consommation locale de carbone dans l'organe en question pour augmenter l'absorption de minéraux au niveau racinaire (Eyles et al 2009). L'efficacité de cette absorption dépend à la fois de l'extension spatiale des racines et de leur densité (Levitt 1980) et plusieurs processus peuvent avoir été impliqués tels que la prolifération de racines (Robinson 2001) et les interactions avec les mycorhizes (Marschner et al. 1994). Ces derniers sont des processus consommant du carbone.

2.2 Variabilité ontogénique de la réponse à la défoliation

Dans notre méta-analyse (**Chapitre 2**) et notre étude expérimentale, nous avons observé un effet significatif de l'âge de l'arbre sur la réponse de l'arbre à la défoliation. Dans la méta-analyse, l'effet « âge » a été traité en formant deux classes: les jeunes arbres (<15 ans) et les vieux arbres (>15 ans). Les résultats de notre méta-analyse révèlent des pertes de croissance plus importantes pour les jeunes arbres. Au contraire dans l'étude expérimentale les vieux arbres semblent plus impactés. Cependant, aucune des douze études retenues pour la méta-analyse ne traite individuellement à la fois de jeunes et de vieux arbres.

Une des originalités et des forces de notre étude expérimentale réside dans l'étude d'une chronoséquence de peuplements de pin maritime. L'effet âge a été étudié sur un gradient d'âge de 3 à 40 ans au sein du même dispositif expérimental. Pour chaque âge, l'effet de tous les niveaux de défoliation a été étudié avec une seule et même méthode de notation. Ces arguments portent à croire en la fiabilité et robustesse de nos résultats expérimentaux. Dans cette étude expérimentale, on obtient une relation curvilinéaire entre l'âge et la perte de croissance en 2010. Les plus fortes pertes de croissance ont été observées pour des arbres entre 15 et 30 ans, ce qui correspond à la période de complète fermeture du couvert.

D'un point de vue « carbone centré », notre première hypothèse est que la part relative du carbone utilisé pour la maintenance des tissus par rapport à celle mobilisée pour la croissance augmente avec l'âge (« coût de maintenance » plus élevé). C'est une première explication plausible qui est soutenue par le fait que les sucres solubles dans le bois du tronc sont eux aussi diminués par l'âge (de la même manière que la croissance radiale, chapitre 3). Cependant, Niinemets (2010) explique que les jeunes arbres ont des réserves carbonées moins importantes et qui dépendent plus directement des produits de la photosynthèse, ce qui potentiellement les rendraient plus sensibles à une défoliation.

D'un autre côté, la conductivité hydraulique chez les plus vieux arbres est moindre que chez les plus jeunes du fait de leur taille (Figure 2). Malgré un accès aux ressources minérales plus importantes chez les plus gros arbres (dû à leurs racines plus profondes), ils sont ainsi considérés comme plus rapidement limités en eau et en nutriments. La limitation en azote évoquée plus haut chez les arbres défoliés pourrait donc expliquer en partie cet effet « âge ». De plus, les jeunes arbres pourraient répondre avec plus de plasticité à une perte de biomasse car ils peuvent plus facilement modifier leur allocation en biomasse et favoriser des repousses (Stevens et Lindroth 2005, Niinemets 2010).

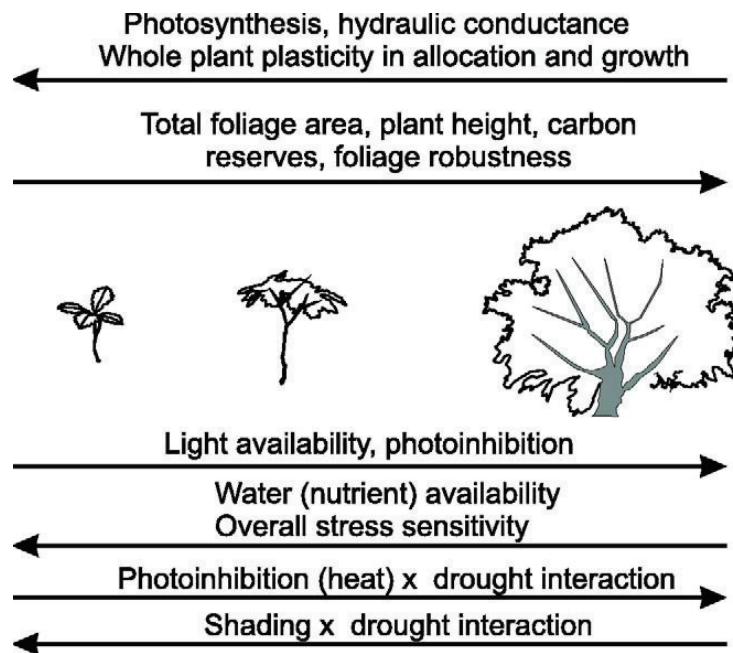


Figure 2. Variation de l'intensité des processus écophysio­logiques en fonction de l'âge des arbres (adapté de Niinemets 2010)

Ce qu'il faut retenir :

- L'effet de la défoliation ne peut se résumer à une diminution de la fixation de carbone via l'altération de l'appareil photosynthétique
- Les réserves carbonées dans le tronc joueraient un rôle de tampon provisoire en début de saison.
- L'effet de la défoliation sur la croissance pourrait s'expliquer par une compétition pour le carbone, considérant les « réserves » carbonées comme un puits de carbone.
- L'effet de la défoliation sur la croissance pourrait aussi s'expliquer par une limitation en nutriments (notamment azotés) car les réserves carbonées ne semblent pas être limitantes dans le tronc.
- Les arbres plus âgés (entre 15 et 30 ans) sont plus affectés par la défoliation en termes de croissance radiale.

3 L'effet combiné du stress hydrique et de la défoliation sur la croissance du pin maritime

3.1 Des effets additifs de la défoliation et du stress hydrique sur la croissance radiale du pin maritime

Nous avons observé des effets additifs de la défoliation et du stress hydrique sur la croissance radiale du pin maritime. En effet, individuellement, la défoliation et le stress hydrique réduisent la croissance radiale du pin maritime et nous n'observons pas d'interaction significative entre les deux facteurs. Les pertes de croissance liées aux effets additifs de la défoliation et du stress hydrique atteignent 91%. L'effet de la défoliation pourrait donc être aggravé par une sécheresse estivale. Nous contredisons ainsi l'hypothèse qu'une défoliation modérée limiterait l'effet du stress hydrique du fait d'une évapotranspiration réduite par la réduction de la surface foliaire. En revanche ce résultat est cohérent avec les revues écologiques et études observationnelles montrant que l'effet de la défoliation est plus sévère dans des conditions environnementales contraignantes (Valladares et al. 2007) et sur des sols pauvres en nutriments (Anttonen et al. 2002, Pinkard et al. 2007).

3.2 Les effets combinés de la défoliation et du stress hydrique via une limitation en ressource

Comme expliqué plus haut dans cette discussion, nous proposons dans le chapitre 4 l'hypothèse que la défoliation affecte la croissance radiale via une limitation en nutriments. En effet, le stock de carbone dans le tronc n'est affecté qu'en début de saison et ne semble pas être limitant. Cette limitation azotée s'expliquerait par une exportation de l'azote foliaire et une inhibition de la conductivité hydraulique, toutes les deux provoquées par la défoliation. Nous avons également montré une diminution du stock de carbone dans les racines qui suggère une consommation locale de réserves pour l'optimisation de la surface d'échange et de l'efficacité d'absorption.

Nous ajoutons dans l'étude rapportée au chapitre 4 un niveau de complexité supplémentaire avec un stress hydrique connu pour limiter par lui-même la croissance radiale de l'arbre (Breda et al. 2006). La sécheresse diminue la disponibilité de l'eau dans le sol. Un stress hydrique intervient lorsque la réserve en eau du sol passe en deçà d'un niveau critique qui induit la diminution de la croissance et de la transpiration de l'arbre. Cette disponibilité réduite en eau affecte les interfaces sol-racine et feuille-atmosphère et menace ainsi la

conductivité hydraulique de l'arbre, du sol aux aiguilles. Les flux d'eau et de CO₂ sont diminués, la croissance de l'arbre est limitée et même la survie de l'arbre peut être mise en cause en cas de forte diminution de l'eau du sol. Plus spécifiquement, la croissance radiale de l'arbre peut être affectée via :

- Une limitation de la turgescence des cellules ;
- Une diminution de la fixation carbonée par fermeture des stomates : en effet, pour la plupart des espèces, une fermeture des stomates a lieu pour limiter « l'appel » d'eau au prix d'une diminution de l'assimilation en CO₂ ;
- Une mort prématurée des racines et des tiges par embolie des vaisseaux lorsque l'intensité de la sécheresse augmente ;
- Une dégradation de l'efficacité photosynthétique due à l'augmentation des températures à la surface des feuilles ;
- Outre une limitation en eau, le stress hydrique peut donc mener également à la diminution des réserves carbonées et de l'assimilation des nutriments. Le stress hydrique n'ayant pas d'effet sur les réserves carbonées dans notre étude, nous concluons qu'il affecte probablement la croissance via une limitation en eau et en nutriments. Les effets des deux stress étant additifs, nous ne sommes pas dans une forme de réponse de type 'facteur limitant'. Nous penchons plutôt pour un effet similaire des deux stress sur la gestion par l'arbre des mêmes ressources: 1) la ressource en azote par perte du stock azoté des aiguilles et diminution de l'absorption racinaire et 2) la ressource en eau par diminution de l'évapotranspiration et perte de conductivité hydraulique (cavitation).

Ce qu'il faut retenir :

- La défoliation et le stress hydrique ont des effets additifs sur la croissance
- Les effets additifs de la défoliation et du stress hydrique sur la croissance de l'arbre s'expliquent probablement par des conséquences défavorables sur la conductivité hydraulique et/ou la disponibilité en ressources azotées.

4 Prédire l'impact des défoliations sur la productivité des forêts :

Ce travail de thèse a permis d'établir le lien entre l'intensité de défoliation et les pertes de croissance. Nous nous sommes placés à l'échelle de l'arbre pour quantifier sa réponse à la défoliation et en expliciter les mécanismes. Cependant, modéliser l'effet des défoliations de la processionnaire du pin sur la productivité des forêts requiert différents changements d'échelles, spatial et temporel.

4.1 Changement d'échelle spatiale :

La perte de croissance subie par un arbre peut être considérée comme la résultante 1) de sa probabilité d'être attaqué par la processionnaire du pin, 2) du niveau de défoliation infligé et éventuellement de l'effet combiné de facteurs édaphiques (ex. stress hydrique) et 3) de la réponse physiologique de l'arbre à ces stress. La prédiction des pertes de croissance à différentes échelles dépend donc de notre capacité à prédire comment ces trois composantes varient dans le temps et l'espace.

La réponse physiologique de l'arbre a été le sujet de ce travail de thèse. Nous avons notamment montré une relation linéaire entre l'intensité de défoliation et la perte de croissance mais qui peut varier en fonction de l'âge des arbres. Il convient donc maintenant d'étudier comment la probabilité d'être attaqué et l'occurrence de stress abiotiques peuvent être influencées par les conditions environnementales aux différentes échelles spatiotemporelles.

4.1.1 ... à l'échelle de la parcelle:

Pour estimer les pertes de croissance à l'échelle de la parcelle, il convient de tenir compte à la fois de la probabilité pour chacun des arbres d'être attaqué par la processionnaire du pin et ensuite de l'effet des défoliations sur leur croissance. Dans le cas de forêts équiennes on peut considérer que la relation entre défoliation et croissance est linéaire (cf. résultats de la thèse). Il reste donc essentiellement à prédire le risque d'attaque en fonction des caractéristiques de chacun des arbres. En effet ce risque semble dépendre: (i) **de sa position** (Samalens 2011, Dulaurent et al. 2012): les arbres en lisière sont plus fortement attaqués par le défoliateur (ii) **de son orientation** (les lisières exposées au sud et à l'ouest sont plus infestées) (iii) **de sa hauteur** (le choix de l'hôte par la femelle se porte préférentiellement sur ceux dont la silhouette se détache sur un fond clair, Démolin 1969). Il apparaît donc que les arbres les plus hauts et/ou les plus proches d'une lisière exposée au soleil seraient les plus

exposés à des attaques et par conséquent à des défoliations importantes de la processionnaire. Il conviendrait donc de tenir compte de la proportion relative de ces arbres pour prédire les dégâts à la parcelle à l'aide d'outils de simulation (type PP3, Meredieu et al. 2005) ou de prendre soin d'échantillonner aussi les arbres en lisière pour estimer les niveaux de défoliations moyens, comme le pratique actuellement le Département de la Santé des Forêts (Ministère de l'Agriculture) sur son réseau de suivi permanent des infestations de processionnaire du pin.

4.1.2 ... à l'échelle du massif

Pour élargir les prédictions à l'échelle du massif, il semble important de prendre en compte la structure du paysage (lisière, âge des peuplements) et les variations de conditions édaphiques pour mieux estimer les pertes de production.

Dans un premier temps, il faut considérer la structure du paysage pour bien estimer les niveaux d'infestation et donc de défoliation. En effet, la répartition des dégâts de la processionnaire du pin est fortement influencée par l'orientation des peuplements, la fragmentation du paysage (effet lisière) et la présence d'autres essences non hôtes. Dulaurent et al. (2012a et b) ont apporté quelques éléments clefs concernant l'effet de la diversité des essences sur les niveaux d'infestation par la processionnaire du pin : (i) la présence d'une haie de feuillus devant la lisière du peuplement de pin réduit significativement les infestations par *T. pityocampa* ; (ii) la présence d'une zone enherbée en bordure de peuplement favorise la survie des chrysalides et augmente donc la probabilité d'attaque par les papillons émergents.

Ensuite, nous avons montré dans ce travail de thèse que les conditions édaphiques et l'âge du peuplement étaient susceptibles d'influencer l'amplitude de la réponse de l'arbre à une défoliation.

Pour estimer une année donnée les pertes de croissance due à la processionnaire du pin à l'échelle d'un massif (par exemple le massif des Landes de Gascogne) il serait donc nécessaire de prendre en compte la distribution des fréquences de niveaux de défoliations en fonction des classes d'âge, des principaux types de station (ex. types de lande en Aquitaine) et des catégories de voisinage (voisinage d'un peuplement ou haie de feuillus, voisinage d'une coupe rase, d'un pare-feu ou d'une bande enherbée).

4.1.3 ... à l'échelle de la France et de l'Europe :

Pour une projection plus étendue des dégâts de *Thaumetopoea pityocampa* sur les forêts françaises, méditerranéennes ou européennes, il faut bien entendu en premier lieu prendre en compte l'aire de répartition de l'insecte (Battisti et al. 2005). Ensuite, les dégâts de processionnaire du pin affectant d'autres espèces hôtes, il faudrait également mener des études plus poussées sur leurs réponses spécifiques à la défoliation. En effet, notre méta-analyse purement *Thaumetopoea pityocampa/Pinus pinaster* (cf première partie de discussion) révèle un pattern de réponse différent de la méta-analyse globale suggérant un effet de l'essence hôte sur l'amplitude de réponse aux défoliations de la processionnaire du pin.

4.2 Changement d'échelle temporelle :

4.2.1 *Le caractère cyclique des niveaux de population de l'insecte et l'effet du changement climatique sur l'amplitude, la fréquence et l'intensité des pullulations de l'insecte.*

La dynamique des populations de la processionnaire du pin présente un caractère cyclique, avec des pullulations tous les 6-7 ans (Robinet 2006). La prévision des pertes de croissance sur la durée d'une révolution sylvicole requiert donc la prise en compte du nombre de cycles de pullulation pouvant s'accumuler pendant cette durée, avec des effets dépendant de l'âge des arbres qui évolue lui aussi pendant cette révolution.

Ensuite au cours de ces dernières décennies, l'aire de répartition géographique de la processionnaire du pin s'est étendue en latitude et longitude du fait de l'augmentation des températures. L'amélioration de la survie pendant la période de nutrition en hiver (Battisti et al. 2005) a permis la pullulation de l'insecte dans des forêts de pins précédemment inoccupées par l'insecte en France, en Italie, en Espagne et en Turquie. Cette expansion rapide de l'aire de répartition est également due à une meilleure dispersion des papillons femelles bénéficiant de plus chaudes nuits d'été pendant le vol (Battisti et al. 2006). Dans une perspective de prédiction des pertes de croissance sur une période de 40 à 50 ans, il conviendrait donc de prendre en compte une hypothèse d'augmentation progressive de l'intensité et de la fréquence des défoliations. Hodar et al (2012) ont notamment très récemment montré l'intérêt de considérer des indices climatiques tels que l'indice d'oscillation nord-atlantique (NAOI) (une

mesure clé de la variabilité du climat) pour anticiper l'évolution des niveaux de population du ravageur.

4.2.2 La susceptibilité et vulnérabilité de l'arbre hôte à des défoliations répétées et les caractéristiques de la résilience post défoliation de l'arbre à plus long terme.

Pour réaliser un changement d'échelle temporelle, il faudrait également prendre en compte la susceptibilité et la vulnérabilité de l'arbre hôte à l'accumulation de plusieurs évènements successifs de défoliations. Hodar (2004) rapporte que la survie des larves est supérieure chez les pins non précédemment défoliés, plus faible pour les pins ayant été défoliés deux années consécutives et intermédiaire pour les pins défoliés seulement une année, ce qui suggère une relation directe entre la défoliation antérieure de l'hôte et la survie des larves, sans doute via un changement de qualité alimentaire des aiguilles après défoliation. La diminution du nombre de larves qui en résulte réduirait alors directement le niveau de défoliation. Les défoliations antérieures n'empêcheraient donc pas mais limiteraient l'intensité des défoliations répétées.

Dans ce travail de thèse, nous n'avons pu étudier l'effet d'une défoliation que sur les deux années suivantes. Nous avons observé une récupération de l'arbre en deuxième année avec des pertes de croissance moins importantes qu'en première année. Cependant ces pertes de croissance en deuxième année étaient plus fortes qu'attendues et notamment beaucoup plus fortes que celles observées par Lemoine (1977). Si Lemoine prédit un retour à la normale de la productivité du pin maritime trois ans après la défoliation, nous pensons qu'une étude plus approfondie du temps de récupération de l'arbre et des mécanismes impliqués est nécessaire pour affiner nos prédictions.

4.2.3 La résilience de l'arbre face au cumul de stress biotiques et abiotiques

Nous pensons que la succession ou la superposition de stress de même ou différentes natures est un risque majeur pour les forêts dans le cadre des changements climatiques.

Nous avons montré dans ce travail de thèse que le cumul d'un stress biotique (la défoliation) et d'un stress abiotique (le stress hydrique) pouvait avoir des effets additifs sur la croissance de l'arbre et créer des limitations de ressources susceptibles de lui faire franchir un point de non retour. Nous avons ainsi observé qu'une forte défoliation de la processionnaire

augmentait fortement la probabilité pour un arbre de mourir des suites d'une attaque d'un agent biotique secondaire comme le scolyte sténographe.

La temporalité et la succession des différents stress biotiques semblent avoir une importance majeure sur la manière dont ils affectent les écosystèmes forestiers. D'autres exemples ont montré qu'une défoliation préliminaire peut fragiliser l'arbre hôte, le rendant plus vulnérable aux organismes secondaires, ou modifier la structure du peuplement le rendant plus vulnérable à des événements climatiques. Par exemple le bupreste *Agrilus bilineatus* (Weber) est un xylophage secondaire ayant causé des mortalités significatives dans les forêts de l'Est américain (Wargo 1977, Dunbar et Stevens 1975, Dunn et al. 1986) à la suite d'un épisode de défoliation. De plus, Taylor et MacLean (2009) ont constaté que les peuplements les plus touchés par les pullulations de la tordeuse de l'épinette étaient ensuite les plus touchés en termes de dégâts de tempête pendant plus de 20 ans après la défoliation.

Nous concluons donc sur l'importance de l'étude des effets cumulés de différents stress et de leurs interactions. En effet, les peuplements forestiers sont et seront exposés aux effets de stress de différentes natures et il est impossible de prédire l'impact d'une combinaison de stress de l'étude de stress individuels. Il conviendrait donc à l'avenir de mettre en place des expérimentations et des observations à long terme pour tester l'effet de ces stress multiples sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers.

5 Références :

- Anttonen, Seija, Riikka Piispanen, Jari Ovaska, Pia Mutikainen, Pekka Saranpää, et Elina Vapaavuori. 2002. Effects of defoliation on growth, biomass allocation, and wood properties of *Betula pendula* clones grown at different nutrient levels. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 498-508. doi:10.1139/x01-217.
- Arnaldo Ps., Chacim S., Lopes D. 2010. Effects of defoliation by the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* on biomass growth of young stands of *Pinus pinaster* in northern Portugal. *iForest - Biogeosciences and Forestry* 3: 159-162. doi:10.3832/ifor0553-003.
- Barrento MJ, Santos H, Santos H, Branco M, et Paiva MR. 2008. Monitorização da processionaria do pinheiro, *Thaumetopoea pityocampa*. In *Monitorização e estimava de estragos*, capítulo 2.

- Battisti, A., M. Stastny, S. Netherer, C. Robinet, A. Schopf, A. Roques, et S. Larsson. 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications* 15: 2084–2096.
- Battisti, A., M. Stastny, E. Buffo, et S. Larsson. 2006. A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology* 12: 662–671.
- Bréda, Nathalie, Roland Huc, André Granier, et Erwin Dreyer. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63: 625-644. doi:10.1051/forest:2006042.
- Chantuma, P., A. Lacoïnte, P. Kasemsap, S. Thanisawanyangkura, E. Gohet, A. Clement, A. Guilliot, T. Ameglio and P. Thaler. 2009. Carbohydrate storage in wood and bark of rubber trees submitted to different level of C demand induced by latex tapping. *Tree Physiology* 29: 1021-1031. doi:10.1093/treephys/tpp043.
- Démolin, G. 1969. Bioécologie de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidences des facteurs climatiques. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales*, 23 : 1–14.
- Dulaurent, A.-M., A.J. Porté, I. van Halder, F. Vétillard, P. Menassieu, et H. Jactel. 2011. A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *Forest Ecology and Management* 261 (6) (mars 15): 1069-1076. doi:10.1016/j.foreco.2010.12.029.
- Dulaurent, Anne-Maimiti, Annabel J. Porte, Inge van Halder, Fabrice Vetillard, Pierre Menassieu, et Herve Jactel. 2012. Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agricultural and Forest Entomology* 14: 19-27. doi:10.1111/j.1461-9563.2011.00549.x.
- Dunbar D.M. and Stephens G.R.1975. Association of two-lined chestnut borer and shoestring fungus with mortality of defoliated oak in Connecticut. *For Sci* 22:169-174
- Dunn JP, Kimmerer TW and Nordin GL (1986a) The role of host tree condition in attack of white oaks by the twolined chestnut borer, *Agrilus bilineatus* (Weber) (Coleoptera: Buprestidae). *Oecologia* (Berlin) 70: 596-600

- Dunn JP, Kimmerer TW, Nordin GL (1986b) Attraction of the twolined chestnut borer, *Agrilus bilineatus* (Weber) (Coleoptera: Buprestidae) and associated borers to volatiles of stressed white oak. *Can Entomol* 118:503-509
- Eyles, Alieta, Elizabeth A Pinkard and Caroline Mohammed. 2009. « Shifts in biomass and resource allocation patterns following defoliation in *Eucalyptus globulus* growing with varying water and nutrient supplies ». *Tree Physiology* 29: 753-764. doi:10.1093/treephys/tpp014.
- FAO, 2002. Evaluation et surveillance des forêts. UNASYLVA n°210, Revue internationale des forêts et des industries forestières, Vol. 53 2002/3.
- FAO - FRA 2005, Evaluations des Ressources Forestières Mondiales en 2005 : progrès vers la gestion forestière durable. Etude FAO - Forêts 147, 351 p.
- Franklin, O., J. Johansson, R. C Dewar, U. Dieckmann, R. E McMurtrie, \AA Brännström, et R. Dybzinski. 2012. « Modeling carbon allocation in trees: a search for principles ». *Tree Physiology*.
<http://treephys.oxfordjournals.org/content/early/2012/02/15/treephys.tpr138.short>.
- Harris, J. A. 1974. The gum leaf skeletonizer *Uraba lugens* in Victoria. *For. Comm. Vict. For. Tech. Pap.* 2 1: 12-18
- Hedges L.V., Gurevitch J., Curtis P.S. 1999. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* 80:1150–1156.
- Hódar, J. A., R. Zamora, J. Castro, et E. Baraza. 2004. Feast and famine: previous defoliation limiting survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in Scots pine *Pinus sylvestris*. *Acta oecologica* 26: 203–210.
- Hódar, José A., Regino Zamora, et Luis Cayuela. 2011. « Climate change and the incidence of a forest pest in Mediterranean ecosystems: can the North Atlantic Oscillation be used as a predictor? » *Climatic Change* 113 (3-4) (décembre 7): 699-711. doi:10.1007/s10584-011-0371-7.
- Hudgeons, J.L., A.E. Knutson, K.M. Heinz, C.J. DeLoach, T.L. Dudley, R.R. Pattison, et J.R. Kiniry. 2007. Defoliation by introduced *Diorhabda elongata* leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) reduces carbohydrate reserves and regrowth of *Tamarix* (Tamaricaceae). *Biological Control* 43: 213–221.

- Kulman, H M. 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees . Annual Review of Entomology 16 (1) (janvier): 289-324. doi:10.1146/annurev.en.16.010171.001445.
- Lemoine, B. 1977. Contribution à la mesure des pertes de production causées par la chenille processionnaire *Thaumetopoea pityocampa* Schiff au pin maritime dans les landes de Gascogne. Annales des Sciences Forestieres 34: 205-214.
- Levitt J., Responses of plants to environmental stresses. II. Water, radiation, salt, and other stresses, Academic Press, New York, 1980, 607 p.
- Li, Ming-cai, Gao-qiang Kong, Jiao-jun Zhu. 2009. Vertical and leaf-age-related variations of nonstructural carbohydrates in two alpine timberline species, southeastern Tibetan Plateau. Journal of Forest Research 14: 229-235. doi:10.1007/s10310-009-0132-x.
- Marcelis, L. F. M, et E. Heuvelink. 2007. Concepts of modelling carbon allocation among plant organs. In Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production, éd par. J. Vos, L. F. M. Marcelis, P. H. B. DeVisser, P. C. Struik and J. B. Evers, 22:103-111. Dordrecht: Springer.
- Markalas, S. 1998. « Biomass production of *Pinus pinaster* after defoliation by the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.) ». USDA, Forest Service General technical Report, NE-247. <http://iufro-archive.boku.ac.at/iufro/wu70307/banska/markalas.PDF>.
- Marschner, H. and B. Dell. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. Plant and soil 159:89–102.
- McNaughton S.J. 1983. Compensatory Plant Growth as a Response to Herbivory. Oikos 40: 329. doi:10.2307/3544305.
- MCPFE, 2007. State of Europe's Forests 2007. The MCPFE Report on Sustainable Forest Management in Europe. 5th Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe jointly prepared by the MCPFE Liaison Unit Warsaw, UNECE and FAO, Warsaw, 247 p.
- Meredieu C., Labbé T., Orazio C., Bucket E., Cucchi V., de Coligny F., 2005. New functionalities around an individual tree growth model for Maritime pine: carbon and nutrient stock, windthrow risk, log yield, wood quality, and economical criteria. Oral presentation for the IUFRO Working Party S5.01-04 conference (11/2005), New Zealand.

- Millard P., A. Hester, R. Wendler, G. Baillie. 2001. Interspecific defoliation responses of trees depend on sites of winter nitrogen storage. *Functional Ecology* 15: 535-543. doi:10.1046/j.0269-8463.2001.00541.x.
- Niinemets, Ü. 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management* 260 (10): 1623–1639.
- Pinkard, E.A., M. Battaglia and C.L. Mohammed. 2007. Defoliation and nitrogen effects on photosynthesis and growth of *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiol.* 27:1053–1063.
- Pinkard, E. A., M. Battaglia, S. Roxburgh and A. P. O’Grady. 2011. Estimating forest net primary production under changing climate: adding pests into the equation. *Tree Physiology* 31 (7) (juillet 11): 686-699. doi:10.1093/treephys/tpr054.
- Quentin A.G., Beadle C.L., O’Grady A.P. and Pinkard E.A. 2011. Effects of partial defoliation on closed canopy *Eucalyptus globulus* Labillardière: Growth, biomass allocation and carbohydrates. *Forest Ecology and Management* 261: 695-702. doi:10.1016/j.foreco.2010.11.028.
- Reich P.B., Walters M.B., Krause S.C., Vanderklein D.W., Raffa K.F. and Tabone T. 1993. Growth, nutrition and gas exchange of *Pinus resinosa* following artificial defoliation. *Trees*. 7: 67–77.
- Robinet, C., 2006. Modélisation mathématique des phénomènes d’invasion en écologie: exemple de la chenille processionnaire du pin. Ph.D. thesis, Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales, Paris.
- Robinson, D. 2001. Root proliferation, nitrate inflow and their carbon costs during nitrogen capture by competing plants in patchy soil. *Plant and Soil* 232: 41–50.
- Roitto, Marja, Annamari Markkola, Riitta Julkunen-Tiitto, Tytti Sarjala, Pasi Rautio, Karita Kuikka, et Juha Tuomi. 2003. Defoliation-induced responses in peroxidases, phenolics, and polyamines in scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles. *Journal of chemical ecology* 29: 1905-1918.

- Sala, A., D. R. Woodruff and F. C. Meinzer. 2012. Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology*.
<http://treephys.oxfordjournals.org/content/early/2012/02/01/treephys.tpr143.short>.
- Samalens, J. C., et J. P. Rossi. 2011. « Does landscape composition alter the spatiotemporal distribution of the pine processionary moth in a pine plantation forest? » *Population ecology* 53: 287–296.
- Silpi, U., A. Lacoïnte, P. Kasempsap, S. Thanysawanyangkura, P. Chantuma, E. Gohet, N. Musigamart, A. Clement, T. Ameglio, et P. Thaler. 2007. « Carbohydrate reserves as a competing sink: evidence from tapping rubber trees ». *Tree Physiology* 27: 881-889.
- Stevens, Michael T., et Richard L. Lindroth. 2005. « Induced resistance in the indeterminate growth of aspen (*Populus tremuloides*) ». *Oecologia* 145: 297-305. doi:10.1007/s00442-005-0128-y.
- Taylor, S. L., et D. A. MacLean. 2009. « Legacy of insect defoliators: increased wind-related mortality two decades after a spruce budworm outbreak ». *Forest Science* 55: 256–267.
- Vanderklein, Dirk W., et Peter B. Reich. 1999. « The Effect of Defoliation Intensity and History on Photosynthesis, Growth and Carbon Reserves of Two Conifers with Contrasting Leaf Lifespans and Growth Habits ». *New Phytologist* 144: 121–132. doi:10.1046/j.1469-8137.1999.00496.x.
- Valladares, Fernando, Ernesto Gianoli, et José M. Gómez. 2007. « Ecological Limits to Plant Phenotypic Plasticity ». *New Phytologist* 176: 749–763. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x.
- Wargo, P. M., J. Parker, et D. R. Houston. 1972. Starch Content in Roots of Defoliated Sugar Maple. *Forest Science* 18: 203–204.