

THÈSE PRÉSENTÉE
POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS
SPÉCIALITÉ ÉCOLOGIE ÉVOLUTIVE, FONCTIONNELLE ET DES
COMMUNAUTÉS

Par Alex STEMMELEN

**Résistance des forêts mélangées aux insectes ravageurs
exotiques envahissants.**

Sous la direction de : Hervé JACTEL & Bastien CASTAGNEYROL

Soutenue le 08/11/2022

Membres du jury :

Mme. SCHIMANN, Heidi	Chargée de recherches	INRAE, Bordeaux	Présidente
Mme. BRANCO, Manuela	Professeure	ISA, Lisbonne	Rapporteuse
M. BOUGET, Christophe	Directeur de recherches	INRAE, Paris	Rapporteur
M. GOSSNER, Martin	Directeur de recherches	WSL, Birminsdorf	Examineur
M. JACTEL, Hervé	Directeur de recherches	INRAE, Bordeaux	Directeur
M. CASTAGNEYROL, Bastien	Chargé de recherches	INRAE, Bordeaux	Co-directeur

Titre : Résistance des forêts mélangées aux insectes ravageurs exotiques envahissants

Résumé :

L'augmentation des échanges commerciaux et les changements globaux ont conduit à une croissance exponentielle des invasions par des insectes ravageurs exotiques envahissants qui mettent en danger les forêts et les services écosystémiques qu'elles fournissent.

De nombreuses études suggèrent que les forêts mélangées sont plus résistantes aux attaques d'herbivores que les forêts pures – un phénomène appelé « résistance par association » – mais très peu de preuves expérimentales de la résistance par association existent dans le cas d'herbivores exotiques envahissants. À l'aide de synthèse de la littérature et d'expériences sur le terrain, nous avons cherché à montrer dans cette thèse si la réponse des ravageurs exotiques envahissants à la diversité des forêts était similaire à celle des ravageurs natifs.

Nous avons exploré deux des principaux mécanismes à l'origine de la résistance par association, en s'intéressant au rôle des ennemis naturels des insectes exotiques en forêt (*hypothèse des ennemis naturels*), ainsi qu'à celui de la composition des forêts et de son impact sur la localisation des ressources par les ravageurs (*hypothèse de la concentration des ressources*). Nous avons réalisé une méta-analyse de l'effet de la diversité des forêts sur les ennemis naturels des herbivores (oiseaux, araignées, chauve-souris, etc.). Nous avons également testé l'effet de la diversité des arbres sur les dégâts de la cécydomie du Douglas *Contarinia pseudotsugae* sur le sapin Douglas *Pseudotsugae menziesii* au sein d'un dispositif expérimental sur la diversité forestière. Enfin, nous avons évalué l'effet combiné de la diversité et de la densité en arbres, ainsi que l'effet des ennemis naturels sur les dégâts d'un ravageur exotique urbain, la mineuse du marronnier *Cameraria ohridella*.

Ensemble, ses résultats nous ont permis de mieux comprendre l'effet de la diversité des arbres sur les ravageurs exotiques envahissants et mettent en avant un effet globalement positif de la diversification des forêts sur la réduction des performances des ravageurs exotiques. Bien que des études supplémentaires soit nécessaires pour consolider nos résultats, nos études indiquent que la diversification des forêts pourrait être une piste prometteuse dans la lutte contre les invasions biologiques d'insectes herbivores exotiques.

Mots clés : Espèces invasives, Forêt, Résistance par association, Insectes

Title: Associational resistance to non-native forest pests.**Abstract :**

Increased trade and global change have led to an exponential growth in invasions by non-native forest pests that threaten forests and the ecosystem services they provide. Several studies have already suggested that mixed forest suffers from less damage from pest than pure forest – a phenomenon called « associational resistance » – although very few studies have been conducted on associational resistance against non-native pests. By using literature review and field experiments, we tried to test whether invasive exotic pests would respond similarly to tree diversity than native pests.

We explored two of the main mechanisms underlying associational resistance, focusing on the role of natural enemies of exotic insects in forests (the natural enemies hypothesis), as well as the role of forest composition and its impact on resource location by pests (the resource concentration hypothesis). We conducted a meta-analysis of the effect of tree diversity on natural enemies of herbivores (birds, spiders, bats, etc.). We also tested the effect of tree diversity on the damage of the Douglas fir needle midge *Contarinia pseudotsugae* on the Douglas fir *Pseudotsugae menziesii* in an tree diversity experiment in Belgium. Finally, we evaluated the combined effect of the tree environment and natural enemies on the damage of an exotic urban pest, the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*.

Together, these results led to a better understanding of the effect of tree diversity on non-native invasive pest and point to an overall positive effect of forest tree diversity on the reduction of invasive exotic pest performance. Although further studies are needed to consolidate our results, our studies indicate that forest diversification could be a promising solution to tackle the threat represented by biological invasions of exotic herbivorous insects.

Keywords : Invasive species, Forest, Associational resistance, Insects

Unité de recherche

INRAE – Institut National de la Recherche Agronomique
UMR 1202 – Biodiversité, Gènes et Ecosystèmes
Site de Recherches Forêt Bois de Pierroton – Domaine de l’Hermitage
69, route d’Arcachon
33612 CESTAS Cedex-France

Et voilà, c'est l'heure des remerciements !

C'est probablement la partie de ma thèse la plus importante pour moi et c'est peut-être pour ça que j'ai mis tellement de temps à l'écrire, de peur d'oublier quelqu'un. Mais bon, un grand sage a dit un jour "A un moment, faut lâcher le bébé", alors j'me lance.

Tout d'abord merci au projet européen HOMED, qui a financé ma thèse et sans qui rien n'aurait été possible. Merci à toutes les personnes impliquées dans ce projet, que j'ai eu l'occasion ou non de rencontrer, et qui ont tant fait pour moi. C'était un véritable honneur d'avoir pu travailler à vos côtés !

Merci Hervé, pour ta confiance, pour m'avoir ouvert tellement de portes, pour m'avoir permis de rencontrer tellement de super chercheurs et chercheuses à travers le projet HOMED et de m'avoir offert l'autonomie qui m'a tant permis de progresser. Merci aussi pour ton enthousiasme et ta passion communicative pour l'écologie, que j'ai toujours trouver si stimulante. J'espère avoir pu être à la hauteur de tes attentes pendant ces 3 ans ! Merci Bastien, pour m'avoir pris en stage et m'avoir lancé sur le chemin de la recherche et pour être revenu à la charge au cours de ma thèse. Merci d'avoir vu le geek en moi dès les premiers jours et de m'avoir encouragé dans cette voie. Merci d'avoir été si souvent à l'écoute et attentif, d'avoir cru en moi et d'avoir été systématiquement là toutes les fois où j'avais besoin d'aide. Merci pour les bières, les rires et les chansons de Céline Dion dans le bureau (*Et merci pour le vélo, aussi, allez*).

Merci à tous les deux pour cette thèse qui s'est si bien passé et pour tout ce que vous m'avez aidé à accomplir et à devenir. Je n'aurai jamais pu le faire sans vous.

Merci Audrey. Je pourrai l'écrire en majuscules, en rouge, en bleu ou en vert, je trouverai jamais le moyen de transmettre de façon satisfaisante toute la reconnaissance que j'ai pour toi. Merci d'avoir toujours été là, du stage à la thèse, de m'avoir fait danser (*intérieurement*) avec ta bonne humeur, pour tous les ragots et les fous rires, pour m'avoir tellement souvent rappelé que j'avais oublié mon thé ou que j'avais pas badgé. Je sais pas dans combien d'univers parallèles des Alex ont fait des thèses, mais s'ils l'ont fait sans toi dans le même bureau, ils sont passés à côté d'un sacré paquet de bonheur. Alors merci du fond du cœur, pour tout, et bonne fin ! Merci Laura d'avoir rapporté un peu de notre Alsace natale au bureau ! Merci pour toutes ses heures et ses journées de discussion qui ont contribuées si peu à la recherche sur les ravageurs exotiques, mais tellement à mon envie de revenir travailler le lendemain. Merci pour ton incroyable sens de l'humour qui a apporté tant de soleil dans notre bureau de vampire et pour

m'avoir permis de partager ma passion R avec quelqu'un d'autre. Je serai toujours disponible pour une bonne conversation et des mochi avec toi !

Merci Elena et Thomas, vous avez été des modèles de docteur fantastiques pour le petit Alex de M2 que j'étais (*et Thomas, tout est pardonné, évidemment*). Merci aussi Tania, pour avoir été une modèle incroyable de docteur et pour avoir pu partager avec moi ton enthousiasme pour les stats (*et pour m'avoir permis de parler à Julia Koricheva, je l'aurai jamais fait sinon, soyons honnête*.)

Merci Yasmine, d'avoir porté cette thèse de la première manip' avant même que je sois là jusqu'à la dernière en Belgique où on n'est même pas allé ! Merci Inge, Yannick, Olivier, JB. Savoir que je pouvais compter sur des personnes aussi compétentes et bienveillantes pendant ces 3 années, ça a vraiment pas de prix !

Merci Véronique, Florence, Léa, Ophélie et Brigitte pour le soutien administratif sans faille. La thèse serait sans doute venue à bout de moi sans vous.

Merci Domitille, Victor, Adélaïde, Amandine, Nattan, Théo, Cloée, Arnaud pour tout le temps que je vous ai sauvagement pris pour papoter (*et j'avoue j'ai aucun remords, vous aviez qu'à pas être aussi sympa*). Il y a pas eu une semaine pendant laquelle j'ai pas eu envie de venir travailler et c'est en grande partie grâce à vous.

Merci Tom, Tanguy, Mathilde, Benoit, Lucas et Théophile, pour la plupart si loin et en même temps toujours si près. Merci pour votre bienveillance infinie, pour votre amour, votre soutien et vos petits schémas dans mes articles. Si j'ai eu le courage de me jeter à l'eau, c'est parce que je savais que j'avais un phare aussi solide et lumineux que vous pour m'aider à me diriger. Love always.

Merci Lucie, d'avoir partagé les bons moments avec moi et de m'avoir aidé à supporter les moins bons. Merci d'avoir toujours été à l'écoute de tous mes tracas, merci pour les chats, merci pour les memes et merci pour l'escalade, sincèrement, t'assures ! (*Je devais faire la blague, désolé*). Merci Violette, d'être arrivé dans ma vie de façon si lumineuse. Merci d'avoir toujours eu du temps pour m'écouter quand ça allait pas, pour m'avoir mis à Terraria (*J'te remercie pas pour Phasmophobia, sorry*) et pour m'avoir ouvert à tellement de monde grâce à Discord et ton extravertisme légendaire. J'aurai toujours du thé chaud et une oreille attentive de disponible pour vous deux, qu'importe le moment ou la raison !

Merci Yann et Valentin, d'avoir été là pour moi et de m'avoir supporté pendant 3 ans (*J'aimerais vous dire que vous me verrez plus souvent hors de ma chambre maintenant que la thèse est finie, mais on sait tous les trois que c'est faux*). Merci Luffy, Nami, Salome et Omnia, changez rien, z'êtes parfaits.

Merci à Jim et Tess, pour m'avoir offert un refuge hors du temps quand j'avais besoin de souffler (*Vous pourrez fuir où vous voulez, j'trouverai toujours le moyen de venir vous voir*).

Merci aux goodies, Alice, Lara, Nico, Léa, Lucas, Pauline, Thomas, Roxane, Jahno, Roxanne, ... Je sais pas comment j'ai pu avoir tellement de chance dans mon tirage en vous rencontrant mais vous faites vraiment partie de ce que l'humanité a fait de mieux. Merci pour tout !

Et merci à mes parents, mes frères et sœurs et à toute ma famille pour le soutien inconditionnel et la confiance que vous avez eu en moi pendant toutes ses années que j'ai passé à l'école. Merci pour la chance que vous m'avez donné, infiniment.

Finalement merci à toutes les personnes qui, de près ou de loin, m'ont donné l'envie de faire une thèse ou la force de la finir ! Je serai jamais suffisamment exhaustif pour transmettre complètement toute la reconnaissance que j'ai pour chacune des personnes qui m'ont tendu la main pendant cette thèse, mais, du plus profond de mon cœur, merci pour tout ce que vous avez fait pour moi.

Sommaire

1. Introduction	10
1.1. Les forêts et les insectes, un équilibre fragile	11
1.1.1. L'importance des forêts	11
1.1.2. L'herbivorie hors de contrôle.....	11
1.2. Le succès des ravageurs exotiques envahissants	13
1.2.1. Changement globaux et augmentation des invasions biologiques	13
1.2.2. Mécanismes impliqués dans le succès des ravageurs exotiques.....	14
1.2.3. Les villes aux fronts des invasions d'insectes exotiques	15
1.3. La diversité, une force pour les forêts.....	16
1.3.1. L'effet ascendant : L'hypothèse de la concentration des ressources et l'apparence des hôtes	16
1.3.2. L'effet descendant : L'hypothèse des ennemis naturels	17
1.4. Problématique de la thèse.....	18
2. Quels sont les effets de la diversité des forêts sur les ennemis naturels des herbivores ?	22
2.1. Introduction	24
2.2. Material & Methods	26
2.3. Results	29
2.4. Discussion	31
3. Quels sont les effets ascendants de la diversité des forêts sur les dégâts d'un insecte et d'un pathogène exotique envahissant ?.....	35
3.1. Introduction	37
3.2. Material & Methods	39
3.3. Results	43
3.4. Discussion	47
4. Comment la diversité en arbres affecte les dégâts et l'abondance d'un ravageur exotique envahissant en milieu urbain ?	51
4.1. Introduction	53
4.2. Material & Methods	55
4.3. Results	60

4.4. Discussion	63
5. Discussion	67
5.1. Le rôle des ennemis naturels dans la régulation des ravageurs invasifs...	69
5.1.1. Est-ce que la diversité en arbres favorise les ennemis naturels des ravageurs exotiques 5.1.1. envahissants ?.....	69
5.2. Le rôle des arbres sur les ravageurs	72
5.2.1. Les forêts monospécifiques, des milieux plus attractifs pour les ravageurs ?	72
5.2.2. Diversité des forêts et diversité des facteurs affectant les ravageurs exotiques	74
5.3. Futures recherches et applications pratiques.....	76
5.4. Conclusion.....	78
6. Références	80

1. Introduction

Les forêts et les insectes, un équilibre fragile

L'importance des forêts

Les forêts font parties des écosystèmes les plus importants de la planète et sont considérées comme étant les berceaux les plus abondants de biodiversité au monde (Brockerhoff et al., 2017; Gibson et al., 2011; Lindenmayer, 2009). Il a déjà été démontré que les forêts contribuent grandement à la régulation du changement climatique, à la production et la purification de l'eau, à la pollinisation ou encore à la mise à disposition de nombreuses niches écologiques pour des espèces animales (Cudlín et al., 2013; Ricketts & Lonsdorf, 2013; Sánchez et al., 2021). Malheureusement, les changements globaux et les activités humaines menacent de plus en plus la stabilité et l'intégrité des forêts (Nesha et al., 2021). En plus des implications que cela engendre pour la conservation de la biodiversité en forêt, cela représente également une menace pour tous les services écosystémiques que fournissent les forêts à l'Homme. En effet, en plus de ces bénéfices écologiques, les forêts sont aussi un important pilier économique. Selon le Ministère de l'Agriculture, la forêt française réaliserait un chiffre d'affaires moyen de 60 milliards d'euros par an – 10 milliards de plus que le budget alloué à l'armée chaque année en France –, à travers les activités des scieries, des fabricants de papier, de meubles ou encore de bois de chauffage (Source : Agreste.gouv.). Finalement, de nombreuses études ont mis en avant l'importance sociale et culturelle des forêts, ainsi que les bénéfices sur la santé physique (Marseille et al., 2021) mais aussi mentale des habitants (Foo, 2016). Il apparaît donc évident que protéger les forêts est un enjeu majeur, en lien direct avec l'intensification des changements globaux.

L'herbivorie hors de contrôle

Les insectes herbivores ont un rôle prépondérant dans le fonctionnement des écosystèmes forestier. En consommant la matière végétale, qu'il s'agisse du bois, des feuilles ou des racines, ils contribuent au recyclage de la matière organique et ils remettent à disposition dans le sol des composés nécessaires à la croissance des arbres. De plus, ils servent eux-mêmes de ressources pour les insectivores qui les consomment et qui constituent le niveau trophique supérieur. Leurs activités façonnent les forêts et la présence d'insectes herbivores est une pièce fondamentale des nombreuses interactions biotiques que l'on peut y observer. Cependant, lorsque leurs populations augmentent trop rapidement, ils peuvent également se révéler néfastes. Le terme « ravageur » désigne alors ses insectes dont l'activité est considérée comme nuisible pour les cultures, les jardins, les forêts ou tout autre type de végétation. Les insectes ravageurs sont

particulièrement préoccupants lorsque le nombre d'individu composant leurs populations augmente et que les capacités de régulation à l'œuvre normalement sont temporairement dépassés. Ils causent alors de sévères dégâts sur les arbres, compromettant le bon fonctionnement des écosystèmes directement, ou en les rendant plus vulnérable à d'autres facteurs biotiques ou abiotiques comme la sécheresse ou les pathogènes (Boyd et al., 2013). On les considère alors comme des ravageurs « envahissants » (Pyšek et al., 2020). On peut citer par exemple le scolyte *Ips typhographus*, qui, à la fin des années 90 et suite aux nombreuses tempêtes qui ont frappées l'Europe Centrale, a entraîné des dégâts massifs sur les forêts d'épicéa. Encore aujourd'hui, il s'agit du plus important ravageur de l'épicéa dans plusieurs pays du monde et ses pullulations peuvent conduire à une mortalité importante dans les forêts (Netherer et al., 2021; Wermelinger, 2004). De la même façon, la chenille processionnaire du chêne *Thaumetopoea processionea* est un insecte ravageur causant de sérieux dégâts aux peuplements de chênes en Europe (Baker et al., 2009). L'augmentation croissante des populations de ce lépidoptère ainsi que les phénomènes de pullulations intensifs observés fréquemment dans son aire de répartition ont conduit à le considérer comme un insecte ravageur envahissant. (Pocock et al., 2017; Wagenhoff & Veit, 2011). Finalement, il est important de noter qu'une grande majorité des insectes ravageurs considérés comme envahissants sont également exotiques, à savoir qu'ils ne proviennent pas initialement de l'aire de répartition dans laquelle ils pullulent (E. G. Brockerhoff et al., 2017; Pyšek et al., 2020). Pour illustrer ceci, on peut prendre comme exemple l'agrile du frêne, *Agrilus planipennis*, natif de l'Asie et détecté en Amérique du Nord en 2002, où il a déjà entraîné le dépérissement de plusieurs millions de frênes (Herms & McCullough, 2014; Poland & McCullough, 2006) ou encore le puceron *Adelges tsugae*, accidentellement introduit en Amérique du Nord depuis le Japon, et qui a causé tellement de dégâts au Tsuga du Canada qu'il a presque à lui-seul inversé la succession écologique des espèces d'arbres de la région (Brockerhoff & Liebhold, 2017; Orwig et al., 2012).

De par l'importance que représentent les forêts pour l'Homme et face à la menace que constituent les insectes ravageurs exotiques envahissants, mieux comprendre les facteurs responsables de leurs succès pourrait s'avérer être le premier pas vers le développement de méthode de gestion adapté.

Le succès des ravageurs exotiques envahissants

Changement globaux et augmentation des invasions biologiques

Le nombre de signalement de nouvelles espèces d'insectes exotiques à travers le monde ne cesse d'augmenter, avec notamment plus de 600 nouveaux signalements par tranche de 5 ans depuis les années 2000 (Seebens et al., 2017) et leurs impacts économiques, sociaux et écologiques ont suscité un intérêt de plus en plus croissant pour les techniques permettant le ralentissement de leurs établissements. Des rapports sur les 50 dernières années estiment que le coût global des dégâts entraînés par les invasions biologiques s'élèverait à au moins 1.288 trillions de dollars – 25 fois le chiffre d'affaires de la forêt en France –, un nombre qui n'a cessé d'augmenter (Diagne et al., 2021; Zenni et al., 2021). Le succès de l'invasion d'un nouvel environnement par un insecte passe par plusieurs phases. Tout d'abord, l'insecte doit être transporté, via ses propres capacités de dispersion ou par le biais d'un autre mode de transport, comme le transport de marchandises ou le vent, dans un nouvel environnement. Il doit par la suite s'établir dans la nouvelle zone envahie et sa population doit croître à des niveaux suffisants pour que l'extinction devienne très peu probable. Finalement, il doit se disperser et coloniser la zone nouvellement envahie. (Blackburn et al., 2011; Liebhold & Tobin, 2008). Sur cette base, plusieurs raisons expliquent alors la montée si importante des invasions par des insectes exotiques ces dernières années.

Pour commencer, l'augmentation croissante des échanges commerciaux internationaux et des voyages lors des dernières décennies a grandement accéléré le rythme d'introduction de nouveaux ravageurs exotiques (Brockerhoff et al., 2006; Roques, 2010). Le commerce de plante vivante, d'emballage en bois (comme les caisses de stockages), de bois de chauffage ou de bois traité sont considérés comme les principaux modes de transport facilitant le déplacement à longue distance d'insectes exotiques envahissants (Hulme, 2009) et ses insectes « auto-stoppeurs » peuvent alors être introduits dans de nombreux pays par voie aérienne ou maritime. De la même façon, l'augmentation du nombre de transports aériens et la réduction des temps de trajet a rendu la survie et l'introduction des espèces exotiques transportées plus fréquentes (Meurisse et al., 2019).

Cependant, si les changements globaux ont conduit à une augmentation importante des introductions d'insectes exotiques, les phases d'établissement des populations de ravageurs ne rencontrent pas forcément le même succès. Effectivement, la plupart des insectes introduits échouent à s'établir dans les milieux dans lesquelles ils arrivent (Simberloff & Gibbons, 2004;

Williamson & Fitter, 1996). Les populations fondatrices introduites ont généralement des effectifs très faibles et font donc face à de forts risques d'extinction. Que ce soit à cause d'une difficulté à localiser des partenaires sexuels (Hopper & Roush, 1993), d'un déficit de consanguinité (Lande, 1993) ou d'une trop forte prédation par les ennemis naturels (Gascoigne & Lipcius, 2004), l'établissement des insectes introduits est souvent un échec que même la réintroduction fréquente d'individus de la même espèce peine à enrayer. Cependant, de nombreux traits d'histoires de vies peuvent permettre à certaines espèces de s'établir plus facilement, suite à quoi elles acquièrent le statut de ravageurs exotiques. Par exemple, les espèces pouvant se reproduire asexuellement, par parthénogenèse, sont capables de passer outre la difficulté de localiser des partenaires sexuels lors de leurs introductions. C'est le cas par exemple de nombreux Hémiptères, un ordre d'insecte surreprésenté parmi les insectes ravageurs envahissants (Kiritani & Yamamura, 2003; Liebhold et al., 2016). D'une autre façon, les espèces d'insectes généralistes, qui peuvent se nourrir d'une grande gamme d'hôtes, ont plus de facilité à trouver des ressources nutritives dans les territoires nouvellement envahis, mais font face à plus de compétition que des ravageurs spécialistes.

Mécanismes impliqués dans le succès des ravageurs exotiques

Plusieurs mécanismes ont été cités comme étant responsables du succès des invasions biologiques des insectes (Hufbauer & Torchin, 2007). Tout d'abord, les ravageurs exotiques sont très souvent confrontés à des hôtes locaux « naïfs ». L'absence de co-évolution de ces hôtes aux nouveaux ravageurs introduits entraînent fréquemment une incapacité à se défendre efficacement contre des herbivores qu'ils n'ont jamais rencontrés auparavant (Mech et al., 2019). C'est par exemple une des raisons du succès de l'agrile du frêne *Agrilus planipennis*, introduit en Amérique du Nord depuis l'Asie et qui ravage les populations locales de frênes (Herms & McCullough, 2014). Il est cependant important de noter que ce facteur ne s'applique que dans le cas d'insectes « pré-adaptés », qui peuvent se développer adéquatement dans le nouvel environnement qu'ils colonisent. Par ailleurs, les ravageurs exotiques peuvent échapper au contrôle par leurs ennemis naturels comme des oiseaux ou des araignées, qui ne sont pas introduits avec eux. L'hypothèse de la libération des ennemis (« *The enemy release hypothesis* », Keane & Crawley, 2002) postule qu'un envahisseur aura du succès dans un nouvel environnement tant que ses « anciens » ennemis naturels ne sont pas présents. Cette hypothèse est considérée comme une des principales raisons du succès des insectes ravageurs exotiques (Colautti et al., 2004). Par exemple, le cynips du châtaigner *Dryocosmus kuriphilus*, un hyménoptère parasite originaire de Chine, a causé des ravages au Japon lors de son introduction,

avant l'introduction d'un de ses ennemis naturels, le parasitoïde *Torymus sinensis* (Gibbs et al., 2011).

Les villes aux fronts des invasions d'insectes exotiques

Les principales voies d'introduction des espèces invasives, comme le commerce d'arbres vivants ou le transport de biens par containers, se concentrent le plus souvent dans les villes. La forte concentration d'habitants et la proximité de nombreux réseaux de transport tel que les ports ou les aéroports facilite grandement l'introduction d'espèces d'insectes invasifs et une récente publication a indiqué que 88% des premiers signalements des ravageurs envahissants y ont lieu (Branco et al., 2019). En effet, les milieux urbains réunissent de nombreuses caractéristiques propices à l'établissement et au développement des populations d'insectes introduits. Tout d'abord, les introductions et réintroductions fréquentes d'espèces exotiques en ville permettent le maintien des populations initiales d'insectes introduits, limitant les risques d'effondrement des populations nouvellement établies (Francis & Chadwick, 2015). De plus, un grand nombre de parcs et d'espaces verts urbains contiennent des espèces de plantes exotiques, plantées intentionnellement ou non, qui pourront faciliter l'établissement d'insectes exotiques associés à ses plantes introduites (Liebhold et al., 2018). Il est par exemple estimé que la moitié des insectes exotiques introduits en Europe se nourrissent encore exclusivement de leurs hôtes exotiques introduits avec eux (Roques, 2010). Les conditions environnementales des villes sont également souvent favorables aux insectes introduits, qui peuvent profiter de température plus élevée résultant des îlots de chaleur urbain et qui contribue à accélérer leurs développements (Dale & Frank, 2014, 2018). Les arbres en villes sont aussi fréquemment confrontés à des facteurs stressants comme le manque d'eau ou la pollution, qui fragilise leurs défenses contre les attaques de ravageurs (Sjöman & Busse Nielsen, 2010). Finalement, les modes de gestion des déchets verts ou les transports de matières végétales au sein des villes contribuent largement au transport et à la colonisation des milieux urbains par les insectes exotiques.

Les changements globaux ont exacerbé l'introduction et les impacts des insectes ravageurs exotiques envahissants et le rythme des invasions ne montre pas de signe de ralentissement. Les villes, qui concentrent la majeure partie de la population humaine, sont les premiers écosystèmes touchés. Il devient crucial de développer des méthodes de gestion efficace pour limiter les dégâts qu'ils causent aux forêts, urbaine ou non, et de caractériser les processus écologiques susceptibles de limiter leurs effets sur les arbres.

La diversité, une force pour les forêts

Le contrôle des ravageurs a historiquement été basé sur l'utilisation de produits phytosanitaires, qui sont généralement plus utiles pour la gestion à court terme et qui sont parfois non-spécifique aux insectes ravageurs. Cependant, en plus de l'opinion publique de plus en plus défavorable à l'utilisation intensive de pesticides, ces produits ont entraîné de sévères problèmes environnementaux en s'accumulant dans l'air, le sol ou l'eau (Holmes & MacQuarrie, 2016). L'Union Européenne a par conséquent recommandé l'utilisation de méthodes préventives et respectueuses de l'environnement pour gérer les ravageurs en forêt (Jactel et al., 2019).

Au début des années 1970, Root et al. (1973) mentionne pour une des premières fois l'importance des associations entre différentes espèces de plantes face aux attaques d'insectes herbivores (Root, 1973). Les études s'intéressant à ces associations sont initialement majoritairement conduites en milieu agricole, et mettent en avant le fait que des plantes possédant des voisins hétérospécifiques sont moins susceptibles de subir des dégâts d'insectes herbivores que des plantes poussant dans des monocultures. Ce phénomène, appelé « Résistance par association », a été très largement étudié en milieu agricole (Barbosa et al., 2009; Letourneau et al., 2011) et forestier (Jactel et al., 2017, 2021). Deux mécanismes principaux ont été proposés pour expliquer les phénomènes de résistance par association : Un effet ascendant, basé sur les impacts des mélanges d'essences forestières sur la facilité d'accès et la qualité des ressources nutritives utilisés par les herbivores, et un effet descendant, basé sur les impacts des mélanges forestiers sur les ennemis naturels qui contrôlent les populations d'insectes.

L'effet ascendant : L'hypothèse de la concentration des ressources et l'apparence des hôtes

L'hypothèse de la concentration des ressources prédit que les ravageurs ont plus de probabilité d'immigrer vers (et moins de probabilité d'émigrer hors) des parcelles de forêts qui contiennent une forte concentration des espèces hôtes dont ils se nourrissent (Hambäck & Englund, 2005; Root, 1973). Un des principaux mécanismes associés avec cette hypothèse est l'utilisation par les herbivores d'indices visuels (Dulaurent et al., 2012) ou olfactifs (Jactel et al., 2011) pour repérer et se diriger vers les arbres hôtes qu'ils consomment. Un arbre entouré de voisins d'une autre espèce et/ou de plus grandes tailles offrira par conséquent moins de signaux utilisables par les herbivores pour le repérer (Castagneyrol et al., 2013). Des études ont par exemple

montré que des pins maritimes de plus grandes tailles ont plus de risques d'être attaqués par la chenille processionnaire du pin *Thaumetopoea processiona* que les pins de plus petites tailles (Régolini et al., 2014), mais aussi que la probabilité d'attaque était diminuée lorsque les pins étaient entourés de bouleau de plus grande taille (Damien et al., 2016). Ce sont par conséquent les caractéristiques de l'arbre attaqué combinées à celles de ses voisins directs qui sont à prendre en compte.

Cet effet du mélange d'essences forestières est particulièrement important dans le cas de ravageurs spécialistes, ne se nourrissant que d'une seule espèce ou d'espèces proches phylogénétiquement. En effet, les ravageurs généralistes, se nourrissant d'une gamme plus variée d'hôtes, pourront plus aisément exploiter les diverses espèces d'arbres qui composent les forêts mélangées et qui seront, fonctionnellement parlant, des sources d'alimentation homogènes. L'hypothèse de la concentration des ressources peut toutefois toujours conduire à une réduction des dégâts en forêt mélangées lorsque les espèces présentes sont suffisamment distantes phylogénétiquement pour ne pas être indifféremment consommées par le ravageur généraliste impliqué. Finalement, la présence de voisins d'espèces différentes peut entraîner une modification des traits foliaires des arbres et ainsi modifier la qualité de la nourriture des ravageurs herbivores (Walter et al., 2012). Dans la mesure où l'herbivorie par les insectes dépend de facteurs comme le contenu en carbone ou en azote des feuilles ou encore la quantité de métabolites secondaires impliqués dans les défenses de la plante (Pearse, 2011), les phénomènes de compétition ou de facilitation avec des arbres voisins d'espèces différentes modifiant ses facteurs viendront également affecter les dégâts d'insectes (Moreira et al., 2014).

L'effet descendant : L'hypothèse des ennemis naturels

L'hypothèse des ennemis naturels postule que les ennemis naturels des insectes herbivores sont plus abondants et diversifiés dans les environnements diversifiés en plantes par rapport aux environnements monospécifiques (Root, 1973; Russell, 1989). Plusieurs raisons ont été avancées pour expliquer ce contrôle plus efficace des populations d'herbivores dans les milieux diversifiés. D'un côté, une plus grande diversité de plantes conduirait à une plus grande diversité de proies exploitables par les ennemis naturels tout au long de l'année (Castagneyrol & Jactel, 2012; O'Brien et al., 2017), ainsi qu'à des ressources complémentaires comme du pollen ou du nectar, qui serait moins disponibles ou absent de communauté monospécifiques (Simmons et al., 1975). De cette façon, des communautés plus stables d'ennemis naturels seraient capables de se maintenir dans ses habitats, en exploitant une plus grande variété

d'herbivores et de ressources complémentaires disponibles à différents moments de l'année et dans divers micro-habitats. D'un autre côté, le nombre de micro-habitats fournissant des lieux de repos, d'hibernations ou de nidification augmenterait avec la diversité des forêts et favoriserait ainsi les communautés d'ennemis naturels par rapport à des milieux moins diversifiés (Asbeck et al., 2019; Finke & Denno, 2003).

Cette relation positive entre diversité des forêts et abondance/diversité des ennemis naturels a été validée par de nombreuses études se concentrant sur une grande variété d'ennemis comprenant les oiseaux (Nell et al., 2018), les fourmis (Kaitaniemi et al., 2007), les araignées (Riihimäki et al., 2005) ou encore les parasitoïdes (Fernandez-Conradi et al., 2018). Une augmentation de l'abondance et de la diversité des ennemis naturels dans les forêts mélangées ne garantit cependant pas une plus grande efficacité du contrôle des populations d'insectes ravageurs. En effet, un meilleur contrôle des populations d'insectes herbivores par leurs ennemis naturels requiert que les prédateurs et les parasitoïdes impliqués soient capables de se développer en diminuant effectivement l'abondance des ravageurs et doivent être capables de toujours localiser ses derniers dans les environnements plus complexes que représentent les forêts mélangées. Un certain nombre d'études ont toutefois bien montré une diminution de l'abondance des insectes ravageurs avec l'augmentation de l'abondance et de la diversité des ennemis naturels (Kaitaniemi et al., 2007; Muiruri et al., 2016; Quayle et al., 2003), malgré l'existence d'études rapportant des effets contrastés (Herz & Heitland, 2013; Legault & James, 2018).

Les nombreuses études conduites en milieu forestier sur la résistance par association tendent donc à montrer que diversifier les forêts est une solution prometteuse pour limiter les dégâts des insectes ravageurs et qu'elle semble déjà faire ses preuves dans le cas d'insectes natifs.

Problématique de la thèse

Les insectes ravageurs exotiques envahissants représentent peut-être un des challenges les moins médiatisés associés aux changements globaux. Les conséquences économiques, écologiques et sociales qu'ils pourraient avoir dans le futur sont majeures et se font parfois déjà sentir (Andersen et al., 2004; De Ros et al., 2015).

La diversification des forêts comme moyen de réduire les dégâts causés par les insectes ravageurs a déjà reçu beaucoup d'attention et de support dans la littérature scientifique. L'hypothèse de la résistance biotique (*the « biotic resistance hypothesis »*, Levine, 2000)

postule que les communautés diversifiées sont plus résistantes aux invasions d'espèces exotiques. Cependant, cette hypothèse a majoritairement été étudiée dans le cas d'invasions par des plantes exotiques et un nombre trop faible d'études se sont concentrés sur le potentiel de la diversification des forêts dans la mitigation des dégâts de ravageurs exotiques (Nunez-Mir et al., 2017).

La diversité des essences forestières favoriserait l'installation d'espèces d'insectes exotiques à l'échelle régionale, en fournissant d'avantage d'arbres hôtes potentiels. Cependant, ces ravageurs exotiques auraient plus de difficulté à développer des populations abondantes dans des peuplements forestiers mélangés. Ces effets contradictoires à différentes échelles constituent le « paradoxe de l'invasion » (Fridley et al., 2007) et n'a encore reçu que peu d'attention dans la littérature scientifique. De la même façon, les spécificités associées aux ravageurs exotiques envahissant rendent les prédictions des effets de la diversité des forêts sur leurs dégâts difficiles. L'absence de coévolution avec les arbres locaux pourrait entraîner une résistance plus faible des hôtes « naïfs » contre les ravageurs exotiques et ces derniers pourraient échapper au contrôle par des populations d'ennemis naturels qui n'auraient pas été importés avec eux. Cependant, les mélanges d'essences forestières pourraient limiter leurs capacités à repérer les hôtes dont ils se nourrissent et les populations locales de prédateurs et de parasitoïdes pourraient adapter leurs régimes alimentaires pour inclure les ravageurs nouvellement introduit.

Le but de cette thèse est d'évaluer les effets de résistance par association appliqués aux ravageurs exotiques envahissants. Spécifiquement, il s'agit de tester, expérimentalement ou à travers des synthèses de la littérature scientifique, la validité de l'hypothèse de la concentration des ressources et des ennemis naturels en forêt, dans le cas d'insectes ravageurs exotiques envahissant.

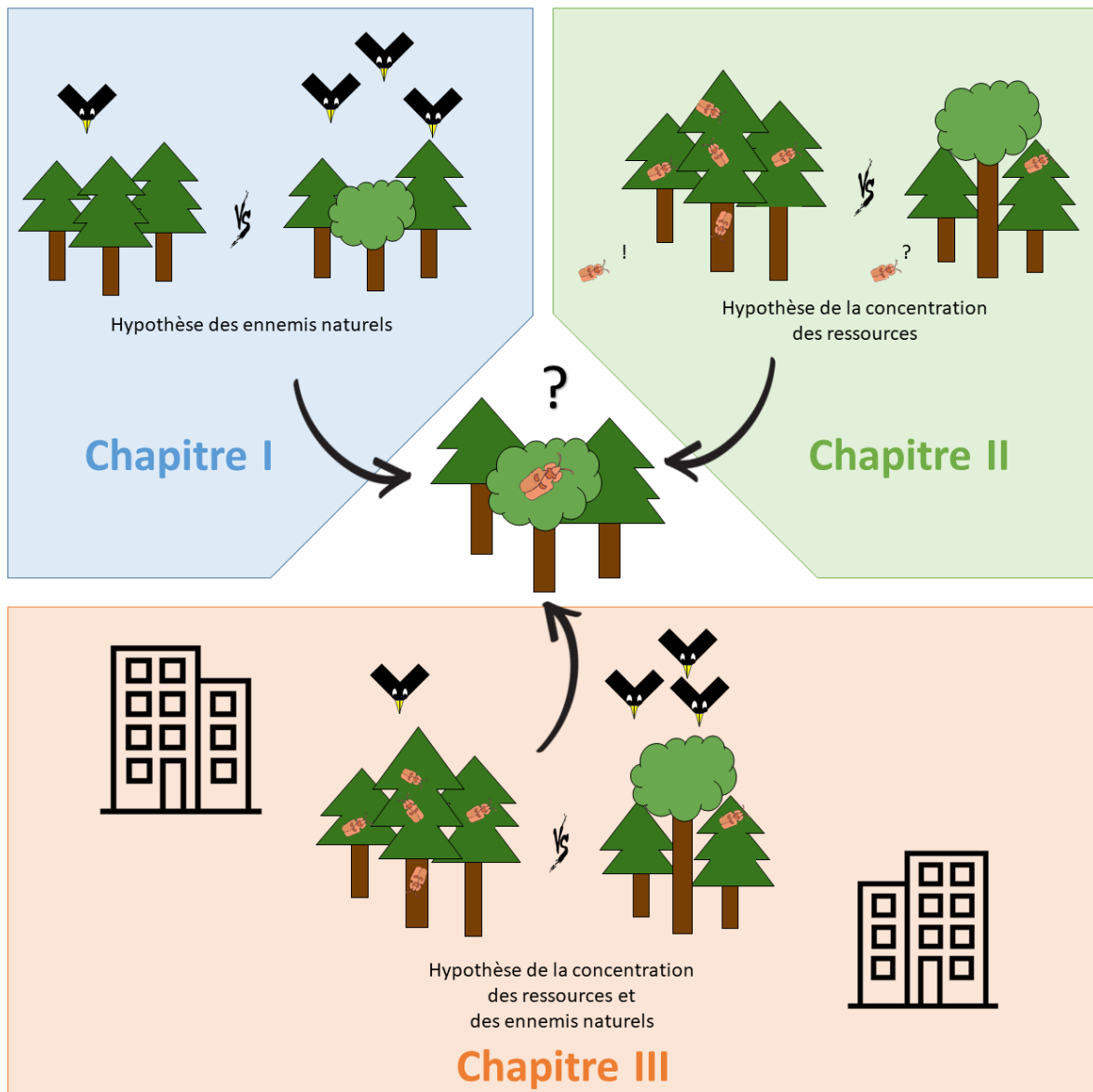


Figure 1. Schéma récapitulatif des différentes hypothèses testées dans cette thèse et expliquant la résistance des forêts mélangées aux ravageurs exotiques envahissants.

Dans un premier chapitre, nous avons réalisé une méta-analyse de la littérature scientifique pour évaluer l'effet de la diversité des forêts sur l'abondance, la diversité et l'activité des ennemis naturels des insectes herbivores. De cette façon, malgré le faible nombre d'études publiées concernant les ennemis naturels spécifiques aux ravageurs exotiques, nous avons pu vérifier la validité de l'hypothèse des ennemis naturels en forêt à travers le monde. De même, nous avons pu investiguer l'effet des mélanges forestiers sur les prédateurs et parasitoïdes généralistes, plus à même d'inclure les ravageurs exotiques envahissants dans leurs régimes alimentaires lors de leurs introductions.

Dans un deuxième chapitre, nous avons utilisé le dispositif expérimental de diversité des arbres FORBIO, en Belgique, pour tester la validité de l'hypothèse de concentration des ressources et d'apparence des hôtes sur les dégâts d'un insecte et d'un pathogène exotique envahissant, la cécydomie du Douglas *Contarinia pseudotsugae* et la rouille suisse *Phaeocryptopus gaeumannii*, sur le sapin Douglas. Cette étude nous a permis d'évaluer les effets de la diversité des forêts sur deux ravageurs nouvellement introduits et d'explorer les interactions entre un insecte et un pathogène exotique envahissant, pour mieux comprendre les dynamiques interspécifiques impliqués dans les invasions biologiques.

Finalement, dans un dernier chapitre, nous avons testé expérimentalement l'effet de la diversité et de la densité des arbres sur les dégâts d'un ravageur exotique envahissant, la mineuse du marronnier *Cameraria ohridella*. Nous avons évalué l'effet de la diversité en arbres sur le taux de parasitisme de cet insecte exotique par ses ennemis naturels. Cette étude a été menée dans un milieu urbain, principal écosystème concerné par les invasions de ravageurs exotiques envahissants. Cette étude nous a permis d'explorer conjointement les hypothèses de concentration des ressources et des ennemis naturels sur un ravageur exotique déjà bien installé, dans une zone urbaine qui constitue les principaux fronts d'invasions d'espèces envahissantes.

2. Quels sont les effets de la diversité des forêts sur les ennemis naturels des herbivores ?

Alex Stemmelen, Hervé Jactel, Ekehard Brockerhoff & Bastien Castagneyrol (2021) – **Meta-analysis of tree diversity effects on the abundance, diversity and activity of herbivores' enemies** – *Basic and Applied Ecology* 58:130-138.

Abstract

The natural enemies hypothesis predicts that the abundance and diversity of antagonists such as predators and parasitoids of herbivores increases with the diversity of plants, which can lead to more effective top-down control of insect herbivores. However, although the hypothesis has received large support in agricultural systems, fewer studies have been conducted in forest ecosystems and a comprehensive synthesis of previous research is still lacking.

We conducted a meta-analysis of 65 publications comparing the diversity, abundance or activity of various groups of natural enemies (including birds, bats, spiders and insect parasitoids) in pure vs. mixed forest stands. We tested the effects of forest biome, natural enemy taxon and type of study (managed vs experimental forest).

We found a significant positive effect of forest tree diversity on natural enemy abundance and diversity but not on their activity. The effect of tree diversity on natural enemies was stronger towards lower latitudes but was not contingent on the natural enemy taxon level.

Overall, our study contributes toward a better understanding of the “natural enemies hypothesis” in forest systems and provides new insights about the mechanisms involved. Furthermore, we outline potential avenues for strengthening forest resistance to the growing threat of herbivorous insects.

Keywords: Associational resistance ; Herbivory ; Meta-analysis ; Natural enemies ; Top-down control ; Tree diversity ; Pest control

Introduction

Forest ecosystems offer a wide variety of ecosystem services that benefit the economy and human wellbeing (E. G. Brockerhoff et al., 2017; de Groot et al., 2002). However, in the context of global change, forests are facing increasing threats including herbivory by native and invasive pest species (Grünig et al., 2020; Seidl et al., 2014). It is generally accepted that mixed forests are less vulnerable to insect herbivory than single-species forests (Jactel et al., 2021), a phenomenon commonly referred to as ‘associational resistance’ (Barbosa et al., 2009; Jactel et al., 2017; Letourneau et al., 2011) – though the opposite, ‘associational susceptibility’, may also occur (Schuldt et al., 2014; White & Whitham, 2000). Associational resistance is usually explained by two main mechanisms, driven by the presence of heterospecific neighboring trees: (i) a bottom-up effect (*sensu* Hunter & Price, 1992) on focal host accessibility, with insect herbivores being more likely to find and remain on hosts that are growing in dense single-species stands (the resource concentration hypothesis) and (ii) a top-down effect, corresponding to the control of herbivores population by their natural enemies, supposed to be more abundant in more diverse habitats (*the natural enemies hypothesis*). The “natural enemies hypothesis” was first presented by Root (1973) and postulates that more diverse habitats provide predators and parasitoids with more abundant and predictable resources (*i.e. prey, breeding and nesting sites, refuge and shelter, etc.*) across spatial and temporal scales, increasing natural enemy abundance and diversity and thus leading to more efficient top-down control of herbivorous pest populations. This hypothesis is well-supported in agricultural systems where it has been shown that crops growing in mixture generally support higher level of predation of herbivores and suffer less loss from herbivory than crops growing in monoculture (Russell, 1989; Letourneau, 1987, Bianchi et al., 2006; Wan et al., 2020). On the other hand, the applicability of the natural enemies hypothesis in forests is still a matter of discussion (Staab & Schuldt, 2020), as studies are reporting positive (e.g. Esquivel-Gómez et al., 2017; Novais et al., 2017), neutral (e.g. Klapwijk & Björkman, 2018; Schuldt et al., 2008) or negative (e.g. Nixon & Roland, 2012) effects of tree diversity on insect parasitism or predation.

Inconsistencies in studies having tested the natural enemies hypothesis in forest ecosystems may arise from multiple sources. Firstly, the natural enemies hypothesis, as it was initially presented, proposed that an increase in abundance and diversity of natural enemies would lead to greater top-down control of herbivores populations. However, relationships between abundance, diversity and actual biological control that natural enemies exert on insect herbivores in forests have not been examined thoroughly.

Furthermore, different studies assessing the relevance of the natural enemies hypothesis have used different proxies for top-down control by natural enemies which could lead to different results due to methodological issues. For example, Esquivel-Gómez et al. (2017) found that the *richness* of spiders was significantly higher in mixed stands than in pure stands in a forest of south Mexico. On the contrary, Schuldt et al. (2008) found no effect of tree species mixing on the *abundance* of spiders in a deciduous forest of central Germany. Both studies assessed the response of natural enemies to tree diversity, but used different metrics (i.e. richness vs. abundance) which may have led to the difference in the results observed. In recent years, studies using direct measures of predation and parasitism while testing for an effect of tree diversity have increased (Abdala-Roberts et al., 2016; Bellone et al., 2020) but they cannot be directly compared to those measuring only predator abundance. Methodological issues can also arise from the type of study used to test the effect of tree diversity on natural enemies. Tree diversity experiments, where the number of tree species per area is manipulated (e.g. in TreeDivNet, Paquette et al., 2018), are used increasingly because they allow for better, more controlled tests of the mechanisms behind natural enemy responses to tree diversity. However, these mainly recent experiments often include mixtures of rather low levels of tree diversity and they typically lack the features of mature forest such as deadwood and diverse microhabitats (Staab & Schuldt, 2020). Therefore, it was hypothesized that these different sources of heterogeneity in studies of natural enemies in mixed forests may make it difficult for clear patterns to emerge (Staab & Schuldt, 2020).

Second, experimental tests of the natural enemies hypothesis in specific locations fail to account for the effect of biogeographical gradients such as latitude, which is known to influence the biodiversity of natural enemies and the strength of various biological interactions (Pennings & Silliman, 2005; Roslin et al., 2017). For example it has been shown that ectothermic arthropod predators such as spiders, ants or carabids are more active under warm climate (Becerra, 2015; Björkman et al., 2011).

Third, it has been found previously that the effect of tree diversity on natural enemies differed between taxa. An experiment conducted in Germany on 150 forest plots showed that the species richness of birds and bats was not related to tree diversity, while that of forest-dwelling predatory arthropods was (Penone et al., 2019). Therefore, discrepancies could exist between studies conducted in different forest biomes or focusing on different natural enemy taxa.

To assess the relevance of the natural enemies hypothesis in forests, we conducted a meta-analysis of 65 published studies from 1993 to 2020 that involved more than 200 case studies. We addressed methodological issues arising from the broad definition of the natural enemies hypothesis by testing whether the effect of tree diversity on natural enemies varied with the metrics used (*abundance, richness and activity*) and the type of study (*tree diversity experiment vs mature forest*). We also evaluated the importance of the type of natural enemy (*birds, bats, arthropod predators vs. parasitoids*) as well as the forest biome (*tropical, temperate or boreal forest*) to account for the importance of ecological features and biogeographical gradients. Specifically, and albeit the potential effect of the metrics used to assess natural enemy responses to tree diversity, we predict that, following the work of Roslin et al. (2017), the strength of trophic interactions would be higher towards the tropics, which would result in stronger effect of tree diversity on natural enemies at lower latitudes. Additionally, we expect that more generalist natural enemies would benefit more from the diversity of forests, being able to exploit complementary host or prey resources.

Material & Methods

Data collection

We conducted an extensive literature search focusing on the effect of tree diversity on natural enemies (hereafter referred to as “NE”) of herbivores. We searched the Web of Science and Scopus databases using the following combination of relevant keywords: [forest OR woodland OR “planted forest”] AND [tree NEAR (diversity OR richness OR composition OR gradients) OR (monoculture OR polyculture OR (pure OR mix*) NEAR stand)] AND [enem* OR predat* OR prey OR parasit* OR top-down OR control* OR bird* OR bat* OR chirop* OR spider* OR ant* OR carab* OR hoverfly OR syrph* OR ladybird OR ichneum* OR hymeno* OR dipter* OR “enemies hypothesis”] AND [diversity OR richness OR abundance OR density OR activity]. We limited the search to papers published in English, between 1950 and 2021. We then screened the title, abstract and full text when appropriate of each previously returned article and included them in the meta-analysis if they met the following criteria:

1. Studies focused on the activity (e.g., predation rate, predation attempts on prey models, percentage of parasitism), abundance or species richness or diversity of NE as a response variable (hereafter “NE response to tree diversity”) in pure vs mixed forest stands or along a gradient of tree species richness or diversity.

2. Studies had to report the mean of the response variable, any measure of variability around means (standard deviation, standard error or 95% confident interval) and the sample size used in the study, or a correlation coefficient between one of the response variables and a gradient of tree species richness or diversity. Wherever necessary, we retrieved that information by digitizing the figures using WebPlotDigitizer version 4.2 (Rohatgi, 2019).

Our literature search yielded a total of 4666 candidate primary studies (last accessed in February 2021), of which we discarded 87% (4083 studies) that did not satisfy our inclusion criteria. We then completed our dataset by checking for any relevant articles present in the cited references of each article retained after the first initial search or in recent reviews. A case study corresponded to any type of NE response to tree diversity, such that there could be more than one case study per primary study. We gave each primary study and case study a single ID. We finally gathered a dataset including 245 case studies from 65 primary studies that were published between 1993 and 2020 across 26 scientific journals (Fig. 1).



Figure 1. Map of study sites of the 65 articles included in the meta-analysis. Dot sizes are proportional to the number of studies conducted at the same study site.

Calculating effect sizes

For each case study, we calculated Hedges' d effect size (Hedges & Olkin, 1985) as the standardized differences between NE responses to tree diversity in mixed vs. pure stands. Hedges' d was used because it can account for small sample sizes and uneven variance between control and treatment groups. A positive d value corresponds to a positive effect of tree diversity

on NE, meaning that NE were more abundant, diverse or active in mixed stands as compared to pure stands. Negative d value indicate the opposite. When authors reported correlations between tree diversity and NE responses, we extracted Pearson's coefficient correlation and sample size from which we calculated Fisher's z-score. Positive value of Fisher's z mean that there is a positive correlation between the NE response variable and tree diversity. We then converted Fisher's z to Hedges' d (Koricheva et al., 2013). All effect sizes were calculated with the "metafor" package, using R version 3.6.1 (R Core Team, 2016; Viechtbauer, 2010).

Moderators

We modeled heterogeneity among effect sizes using four moderators (covariates).

Natural enemy response type

We first explored whether the type of response of NE to tree diversity was consistent across several methodological approaches. We categorized NE response as 'abundance', 'diversity' and 'activity'. Abundance was assessed using visual identification, trapping or other devices such as ultrasound detectors and included relative and absolute abundance of NE as well as mean number of NE per tree or per trapping device. NE diversity included species richness or Shannon index values. NE activity referred to proportion of real or model hosts or prey that were missing, killed, or had evidence of parasitism or predation attempts.

Forest biome

For each primary article, we extracted the geographic coordinates of forest stands, from which we classified each system as 'boreal', 'temperate' or 'tropical' forest ecosystem.

Taxa of NE

We distinguished between three categories of NE: Birds and bats (predatory vertebrates), arthropods (generalist predatory invertebrates such as spiders, ants, carabids) and insect parasitoids (specialist predatory invertebrates). When such a classification could not be made from data reported by the authors of primary papers, we categorized NE as 'unspecified'. When multiple and undiscerned NE taxa were involved, NE were categorized as 'Multi-taxon'.

Type of study

For each study, we classified the forest in which the study was conducted as either "experimental forest", where the tree diversity gradient was experimentally manipulated (e.g. TreeDivNet), or "natural forest" for other cases.

Statistical analysis

We first calculated a grand mean effect size (Gurevitch & Hedges, 1999) across all studies to assess the effect of tree diversity on NE. This effect was considered significant if the 95% confidence interval around the grand mean effect size did not include zero. Following Cohen's guidelines (Cohen, 1988), an effect size of 0.2 or smaller is considered a 'small' effect size, 0.5 represents a 'medium' effect size and 0.8 or higher a 'large' effect size. We estimated consistency among studies by calculating between-study heterogeneity (τ^2 and associated Q statistics) as well as I^2 , the standardized estimate of total heterogeneity ranging from 0 to 1 (Koricheva et al., 2013; Nakagawa et al., 2017). As we detected a large amount of residual heterogeneity in the grand mean effect size, we accounted for this using three moderators: NE response type, NE taxa and the forest biome.

We first addressed methodological issues by considering NE response type as a moderator, in interaction with NE taxa or forest biome. The interaction terms were not significant (NE response type \times Biome: $k = 247$, $Q_M = 0.50$; $P = 0.97$; NE response type \times NE taxa: $k = 247$, $Q_M = 3.14$, $P = 0.53$). We therefore tested each moderator separately. We reported the results of the omnibus test and interpreted the model coefficients and confidence intervals of each moderator level separately. We considered that model coefficient parameter estimates were significantly different from zero if the 95% CI around each effect size did not overlap zero.

We ran each model using the *rma.mv* function of the "metafor" package and accounted for potential non-independence between case study by including Case ID nested within Study ID as random factors. The use of multiple comparisons to the same control was controlled by using a variance-covariance matrix among effect sizes.

Preliminary analyses testing for an effect of study type (experimental vs natural forest) showed that this factor did not significantly affect NE responses to tree diversity ($Q_M = 0.005$, $P = 0.94$) and therefore was not included in the following results section.

Finally, we used several complementary approaches (funnel plot, leave-one out meta-analysis, Rosenberg fail-safe number and cumulative meta-analysis) to evaluate the robustness and sensitivity of our results to several sources of bias (see supplementary material 2)

Results

Of the 245 cases studies we analyzed, 159 were associated with arthropods (56 of which were associated with parasitoids), 56 with birds, 16 with bats and 14 with mixed or unidentified NE.

NE abundance and richness were assessed 112 and 85 times respectively, while only 48 cases studies assessed NE activity. Studies were mostly conducted in temperate forest ($n = 30$), followed by tropical ($n = 25$) and boreal forests ($n = 10$).

The grand mean effect size ($\pm 95\%$ CI) was significantly positive ($0.41 \pm [0.17, 0.65]$, sample size: $k = 245$, indicating that, overall, NE responded moderately and positively to tree diversity in forest (Fig. 2A). However, there was a large and significant amount of total heterogeneity ($\tau^2 = 1.76$, $Q_T = 2899.32$, $P < 0.001$), mainly attributed to between-study heterogeneity ($I^2 = 0.91$).

We found a significant effect of the metric (i.e. abundance, diversity or activity) used to characterize NE response to tree diversity ($Q_M = 8.34$, $P = 0.015$, $k = 247$). Both NE abundance ($0.46 \pm [0.14, 0.79]$) and diversity ($0.68 \pm [0.36, 1.01]$) were significantly higher in mixed than in pure forests, while NE activity did not significantly influence NE response to tree diversity ($-0.16 \pm [-0.61, 0.30]$) (Fig. 2B).

We found a significant effect of the forest biome in which studies took place ($Q_M = 19.64$, $P = 0.04$, $k = 247$). Mean effect size was large, positive and significantly different from zero in tropical forests ($1.43 \pm [0.72, 2.14]$) but non-significant in temperate forests ($0.08 \pm [-0.09, 0.95]$) and in boreal forests ($-0.16 \pm [-0.84, 0.50]$) (Fig. 2C).

Model coefficient parameter estimates were positive for birds/bats ($0.77 \pm [0.05, 1.49]$) and arthropods (excluding parasitoids) ($0.68 \pm [0.10, 1.25]$), almost null for parasitoids ($0.09 \pm [-0.78, 0.97]$) and negative for “mixed” taxa ($-0.56 \pm [-1.76, 0.64]$). However, the identity of the NE taxon did not influence NE response to tree diversity in forest ($Q_M = 2.11$, $P = 0.54$, $k = 247$).

Finally, we found no significant two or three-way interaction between NE response type, forest biome and NE taxa.

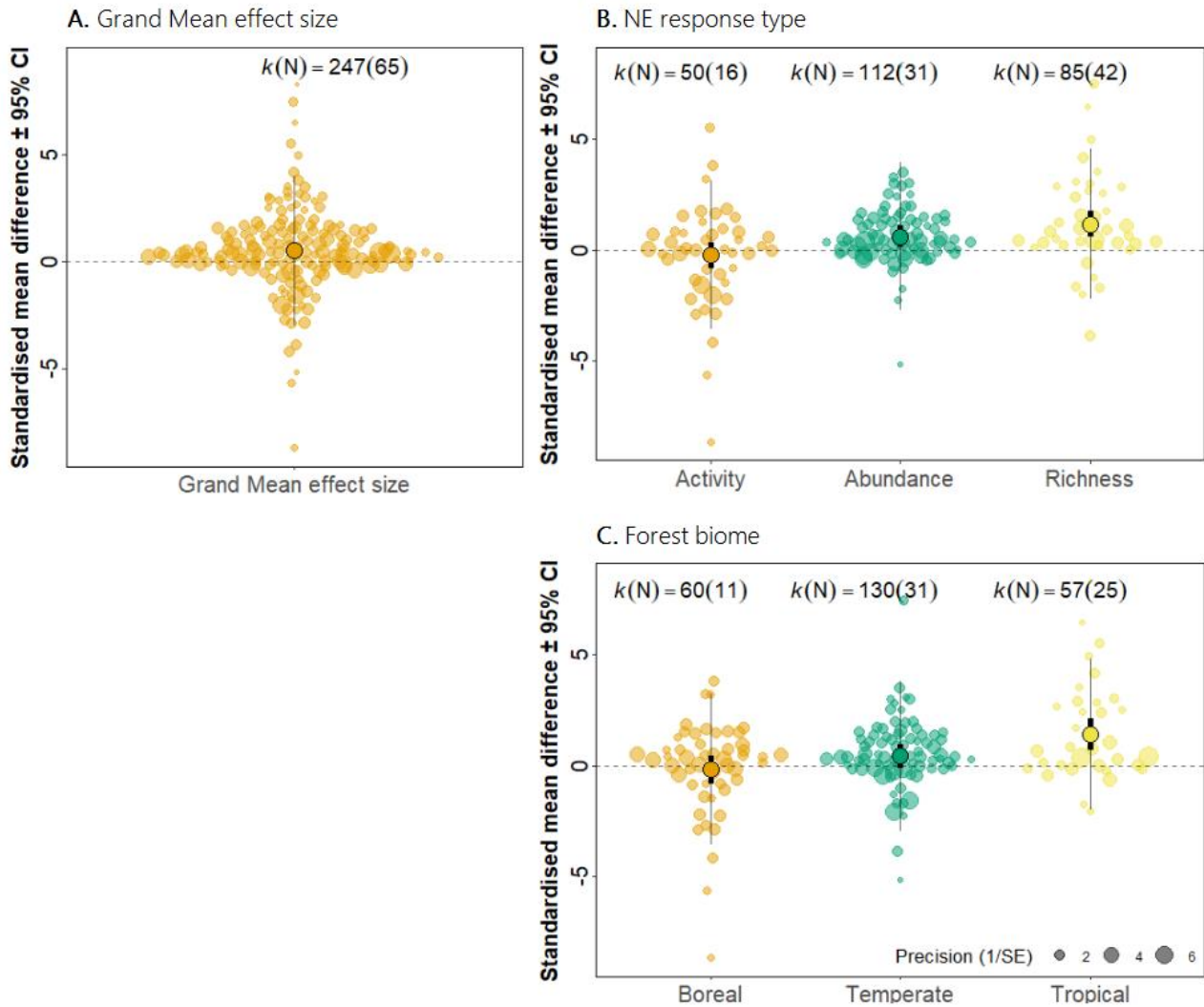


Figure 2. Summary of tree diversity effects on natural enemies (NE). (a) Grand mean effect size. (b) Effect of NE responses type. (c) Effect of the forest biome. Dots and error bars represent model parameter estimates and corresponding 95% confidence intervals. Black circled dots represent the mean effect size for each moderator. Vertical thick lines represent the 95% confidence interval. Thin vertical lines represent the prediction interval, which is the expected range of true effects in similar studies. K (n) represent the number of case studies (K) and the number of primary studies (n) for each moderator level.

Discussion

Our meta-analysis provides the first quantitative and up-to-date assessment of the effect of tree species diversity on natural enemies of insect herbivores in forest ecosystems. Overall, NE abundance and diversity were higher in mixed than in pure forests, but not their activity, thus providing positive although partial support to the natural enemies' hypothesis in forest. This also suggest that increasing forest tree diversity may not automatically lead to stronger top-

down control of herbivores by natural enemies and this is corroborated by the large amount of between-study heterogeneity found in our quantitative meta-analysis. Those findings are also consistent with recent studies assessing the effect of tree diversity on natural enemies in forest (reviewed by Staab & Schuldt, 2020) and indicates that this hypothesis may not apply universally in forests. However, we were able to identify some key factors explaining the variation in response of NE to tree diversity in forest.

Consistent with the predictions of the natural enemies hypothesis, we confirm that the abundance and diversity of NE are higher in mixed species forests. Two main non-exclusive mechanisms may explain this pattern. First, diverse forests are expected to host more stable populations of herbivores throughout the year (Lawton & Strong, 1981; Siemann et al., 1998; Vehviläinen et al., 2007) and are thus more likely to provide natural enemies with abundant and various prey and hosts, allowing them to maintain stable populations. In addition, more diverse habitats can offer a better supply of complementary food such as pollen or nectar which can improve the fitness of natural enemies and lead to higher abundance (Cappuccino et al., 1999; Russell, 1989) as well as more microhabitats for nesting or resting (Asbeck et al., 2019; Batáry et al., 2014), and shelter against adverse conditions. In turn, tree diversity had no overall effect on NE activity. One possible ecological explanation could be that intraguild competition, which arises when natural enemies filling the same ecological niche co-occur and share the same prey population (Finke & Denno, 2003; Rosenheim, 1998), or when intraguild predation (e.g. super predators or hyperparasitoids) weakens top-down control of host or prey (REF), even though the abundance or richness of natural enemies increases in mixed forests. For example, Sanders et al. (2011) found that increasing spider richness did not influence prey control and that the overall outcome strongly depends on the interference between the predators species involved. Another explanation could be that, just as host trees are more difficult to locate and colonize by herbivorous insects in mixed forests because they are physically or chemically hidden by their heterospecific neighbours (Jactel et al. 2021), prey may be more difficult to find by their predators in more complex forests (Nell et al., 2018; Tarbox et al., 2018). Lastly, it is technically much more difficult to properly estimate predation or parasitism of forest insect herbivores than to estimate NE abundance. We could retrieve only 15 papers on NE activity and most of them were based on the use of sentinel caterpillars (38% of all methods used to assess NE activity). There is therefore a need for more studies assessing concomitantly natural enemy abundance/richness and activity in order to properly understand the link between NE abundance and richness and the actual biological control they exert on herbivores.

Natural enemy responses to tree diversity were stronger towards lower latitudes. In a recent review, Staab & Schuldt (2020) already pointed out that latitude and climate could be an important factor shaping NE response to tree diversity in forest and, because tree diversity is much higher in tropical than in temperate and boreal forests, it could have stronger effects on natural enemies. Additionally, previous work highlighted an increase in natural enemy activity or abundance with decreasing latitude (Roslin et al., 2017; Zvereva et al., 2020). Many natural enemies of herbivores are ectothermic arthropods such as spiders, wasps, carabids or ants, and temperature is known to be a key abiotic factors affecting their metabolism and activity (Deutsch et al., 2008; Zvereva & Kozlov, 2006). As such, higher activity of natural enemies, associated with higher overall tree species diversity and stronger trophic interactions for all NE taxa in tropical forests (Gaston, 2000; Hargreaves et al., 2019; Hillebrand, 2004), may explain why the natural enemies responses to tree diversity was stronger in tropical forests than in temperate or boreal forests.

Finally, we found no significant difference of natural enemy responses to tree diversity between NE taxa. Several studies suggest that natural enemy responses to tree diversity are species-specific (Ampoorter et al., 2020; Riihimäki et al., 2005; Staab & Schuldt, 2020; Wan et al., 2020), and some species may not respond to tree diversity, even though the overall effect is positive. For example, Kaitaniemi et al. (2007) found that abundance of predatory ants was higher in mixed forests stands and lead to higher predation of the European pine sawfly, but the abundance of other predators such as spiders and predatory heteropterans did not change between mixed and pure stands. Additionally, the natural enemies hypothesis predicts that generalist natural enemies may benefit more from an increase in tree diversity than specialists, as generalists would be able to make better use of the greater number of alternative prey and host species found in mixed habitats. For example, Legault et al. (2018) found that tree diversity had a positive effect on the generalist parasitoid of the spruce budworm *Apanteles fumiferanae* but did not affect parasitism rate by the specialist parasitoid *Glypta fumiferanae*. Consequentially, and given the fact that NE responses to tree diversity can be closely linked to NE identity, it is not surprising that no overall pattern have been found. Finally, it is important to note that studies using multi-taxon approaches to test the responses of different natural enemies to tree diversity under standardized methods were rare (only 6 studies among the 65 included in the meta-analysis). The availability of more such multi-taxon studies would help to unfold global patterns that may otherwise remain unexplored. Our results indicate that natural enemy abundance and richness respond positively to an increase in tree diversity in forests,

providing at least partial support for the natural enemies hypothesis in forest ecosystems. However, considering that tree diversity does not seem to influence natural enemy activity consistently, it is not yet clear how this effect of tree diversity will affect the ability of natural enemies to exert biological control of herbivore populations. While mixed forests might sustain more abundant and diverse communities of natural enemies, more attention is needed to further understand how this could lead to stronger biotic interactions with their hosts or prey. We therefore recommend that studies assessing NE abundance or richness as a proxy of biological control includes accurate measures of NE activity as well, in order to reach a better understanding of the mechanisms involved in the natural enemies hypothesis in forests.

3. Quels sont les effets ascendants de la diversité des forêts sur les dégâts d'un insecte et d'un pathogène exotique envahissant ?

Alex Stemmelen, Bastien Castagneyrol, Quentin Ponette, Simone Prospero, Gilles San Martin, Salome Schneider & Hervé Jactel, (2022) – **Tree diversity reduces co-infestation of Douglas fir by two exotic pest and pathogen** – *NeoBiota* – Submitted 26/08/2022

Abstract

The number of non-native invasive pests and pathogens has increased dramatically in recent years, with disastrous consequences for health of forests worldwide. Multiple studies have shown that mixed forests may suffer less damage from insect pests than single species forest. This “associational resistance” can be notably explained by the fact that heterospecific neighbors make it more difficult for herbivores to locate and then exploit their host tree. However, the validity of these findings in the case of non-native, invasive pests and pathogens remains to be demonstrated.

In this study, we monitored over two hundred Douglas firs in pure and mixed plots of a tree diversity experiment to assess the damage from the non-native gall midge *Contarinia pseudotsugae* and the non-native needle cast *Nothophaeocryptopus gaeumannii*.

The probability of Swiss needle cast infection was lower in Douglas fir trees surrounded by heterospecific neighbours. Gall midge damage was lower on Douglas firs surrounded by taller neighbours, consistent with the hypothesis of reduced host apparency. Douglas fir trees that were more damaged by *C. pseudotsugae* were also more often infected by *N. gaeumannii*.

Our study thus provides partial support of the associational resistance hypothesis of mixed forests against exotic pests and pathogens. Promoting forest species diversity at the stand level could therefore offer interesting prospects for reducing the impact of biological invasions, especially those involving both pests and pathogens.

Keywords: Associational resistance; Herbivory; Resource concentration; Tree apparency; Tree diversity; Pathogen

Introduction

In the last decades, climate change and increasing global trade and travel have led to a dramatic increase in invasion by non-native forest insects and pathogens (Jactel et al., 2020; Simler-Williamson et al., 2006). Many of those invasive alien species such as the emerald ash borer (Poland & McCullough, 2006), Asian longhorn beetle (Haack et al., 2010), pinewood nematode (Kim et al., 2020) or Swiss needle cast (Hansen et al., 2000) are often responsible for tremendous damage in forests around the world. Invasive pests and pathogens are of great concern not only because of the severe economic damage they generate (Aukema et al., 2011; Haight et al., 2011; Zenni et al., 2021), but also because they threaten the integrity and vitality of forests, thereby limiting the provision of important ecosystem services, such as climate change mitigation, habitat for forest species, pollination or biomass production (Brockerhoff et al., 2017; Griscom et al., 2017; Mori et al., 2017). Hence, while there is a need to reduce the rate of introduction of non-native species, it is also essential to improve our knowledge of the mechanisms that can help mitigate their damage in forests.

Studies from agricultural systems have shown that plant diversity can lead to a decrease in insect damage (Barbosa et al., 2009). This phenomenon, called “associational resistance”, has also received consistent support in forests, where trees are less prone to herbivory when growing in mixtures compared to monocultures (Guyot et al., 2019; Jactel et al., 2021; Ward et al., 2022). Two non-exclusive hypotheses have been proposed to explain associational resistance (Jactel et al. 2021): the natural enemies hypothesis (Root, 1973; Stemmelen et al., 2022) and the resource concentration hypothesis (Hambäck & Englund, 2005). The natural enemies hypothesis states that richer plant communities can favor herbivore’s natural enemies by increasing the availability of suitable microhabitats and the amount of complementary prey or alternative resources such as pollen or nectar, and will result in a better control of herbivores. On the other hand, the resource concentration hypothesis states that herbivores will be more likely to immigrate to and less likely to emigrate from monospecific forest patches due to higher resource availability. Another consequence of growing trees in monoculture is that host trees are more accessible, i.e. more easily located by their herbivores. Following the “host apparency” theory (Castagneyrol et al., 2013), host trees surrounded by non-host trees that are taller or emit repellent volatile organic compounds are less likely to be colonized by specialist herbivores (Castagneyrol et al., 2013; Haase et al., 2015).

The mechanisms driving associational resistance effects are further complicated by overlooked horizontal interactions between herbivores, and between herbivores and plant pathogens. For example, a meta-analysis by Fernandez-Conradi et al. (2018a) reports that, on average, plant infestation with pathogenic fungi alters host foraging behavior and reduces insect herbivore performance. Yet, pathogenic fungi are also influenced by tree diversity, which has been well documented in the case of the interaction between oaks and powdery mildew (Field et al. 2020). It follows that any effect of tree diversity on fungal pathogens likely alters the strength and direction of associational effects on insect herbivores (Field et al. 2020). However, since many plant pathogens are vectored by insects, or simply benefit from mechanical injuries made by insect mouthparts to plants, the inverse relationship may also be true. It is unsure whether the same mechanisms that are effective against native herbivores are symmetrically efficient against introduced pests. On the contrary, the fact that introduced species have not co-evolved with trees, herbivores and enemies in their introduced range likely alter the effect of tree diversity (Brockerhoff and Liebhold 2017; Nunez-Mir et al. 2017). For example, biological control can be expected to be enhanced in mixed forests only if native predators or parasitoids are generalist enough to switch to exotic preys (Fernandez-Conradi et al., 2018b). If not, then even an increase in the diversity of herbivores' enemies in mixed stands may not be sufficient to increase biological control of exotic pests. On the other hand, the dilution or diversion effect of host trees by non-host trees in mixed species forests can be expected to be more powerful against exotic herbivores that have not co-evolved with these native tree species.

Contarinia pseudotsugae Condrashoff (Cecidomyiidae) is an exotic invasive forest pest in Western Europe, which originates from North America where it causes damage on Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco), a coniferous tree species also originated from North America (Condrashoff, 1961; Roques et al., 2019). In Europe, it was first reported in Belgium and the Netherlands in 2015, from where it spread to France and Germany in 2016 (EPPO, 2019, Wilson et al., 2020). Adults lay eggs within opening buds. Few days later, eggs hatch and larvae enter the needles, inducing the formation of galls (Fischer, 2015). Damaged needles tend to bend, gradually change color and to fall prematurely. Although it is not considered a mortality-inducing factor on its own, heavy infestation by *C. pseudotsugae* can lead to severe defoliation, in association with other pests or pathogens and could threaten the health of Douglas fir trees, or impair their growth (EPPO, 2019; Wilson et al., 2020, Ligot et al., 2020).

One of the main pathogens frequently co-occurring with *C. pseudotsugae* on Douglas fir is the fungus *Nothophaeocryptopus gaeumannii* (T. Rohde) Videira, C. Nakash., which causes a

foliar disease called Swiss needle cast. Although discovered in Switzerland in 1925, this pathogen is native to North America – hence its misleading common name – and is nowadays present in Europe and Australasia (Hood & Kimberley, 2005; Kimberley et al., 2011). Symptoms develop slowly, but lead to chlorosis, necrosis and premature fall of the infected needles (Black et al., 2010; Wilson et al., 2020). It is well known that insects can act as vectors for fungal pathogens, either directly, or indirectly by wounding the plants and promoting the infection (Purcell & Almeida, 2005). Larvae of *C. pseudotsugae* induce the production of new plant tissue during the cecidogenous process and might alter the ability of fungi to invade needle tissues. However, and despite the fact that *C. pseudotsugae* and *N. gaeumannii* symptoms often co-occur on Douglas fir, no study so far has investigated the potential interaction dynamics between the pest and the pathogen.

In this study, we assessed the effect of forest mixtures on damages caused to Douglas fir by the exotic pest *C. pseudotsugae* and the exotic pathogen *N. gaeumannii*, as well as the potential effect of *C. pseudotsugae* damage on the co-occurring infection by *N. gaeumannii*. We used a long-term tree diversity experiment to sample 207 Douglas firs of various height, located in plots of increasing tree diversity from monoculture to four species mixtures. We measured needle damage by the Douglas fir needle midge and infection by the Swiss needle cast to test the following hypotheses: (1) Needle damage by *C. pseudotsugae* and *N. gaeumannii* increases with increasing proportion of Douglas fir in forest plot (host concentration hypothesis); (2) Douglas firs taller than neighbouring trees suffer more needle damage than smaller ones (host apparency hypothesis); (3) Damage by *C. pseudotsugae* increases the probability of infection by *N. gaeumannii*. In doing so, our study aimed at a better understanding of the ecological factors driving primary and subsequent invasion by exotic pests and pathogens in pure vs. mixed forests.

Material & Methods

Study site and tree selection

The study was conducted in Belgium, six years after the first detection of *C. pseudotsugae* in the country, in the tree diversity experiment FORBIO (Verheyen et al., 2013), belonging to the larger network TreeDivNet (Paquette et al. 2018). Specifically, the experiment took place on the site of Gedinne, located in the Ardennes (Belgium, 49°59'N, 4°58'), and consisting of two sub-sites c. 2 km apart (Gribelle and Gouverneurs). At each sub-site, the same pool of 5 species

was planted: sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), European beech (*Fagus silvatica* L.), hybrid larch (*Larix x eurolepis*), sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) and Douglas fir. Each sub-site is composed of 42 (Gribelle) to 44 (Gouverneurs) plots of increasing tree species richness, ranging from 1 to 4 tree species (Fig. 1), with a total of twenty different compositions: all five monocultures, all five possible four-species combinations and a random selection of five two- and five three-species combinations (For more details on plot composition, see Verheyen et al., 2013).

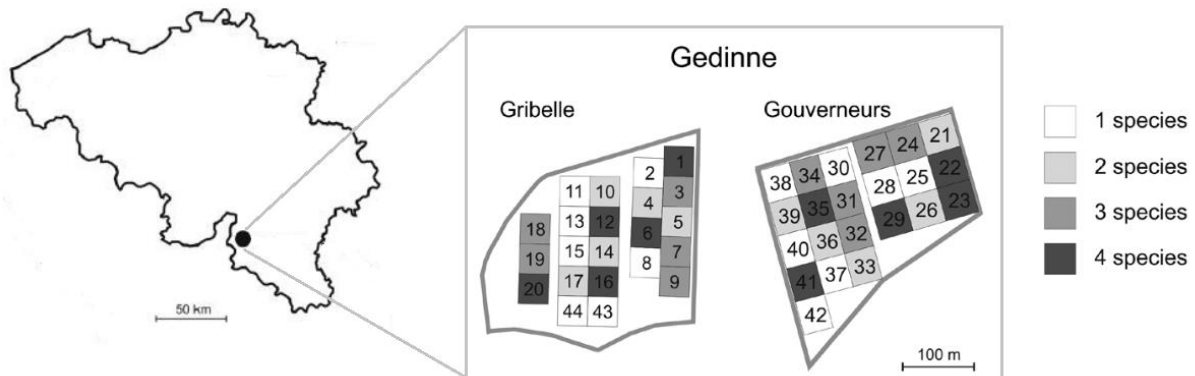


Figure 1. Map of Belgium with the location and experimental set up of the FORBIO Gedinne sub-sites. The tree species diversity per plot ranged from one species (white) to four species (dark grey).

Tree species were planted at equivalent proportion in mixtures (e.g. 50:50 in two-species mixtures). Even in mixture, trees were planted in monospecific patches of 3×3 trees, with patches arranged in a checkerboard pattern in the two-species mixtures and randomly distributed in the three- and four-species mixtures. Therefore, individual trees were surrounded by a varying number of conspecific neighbours, even in mixed plots in which the central tree of each monospecific patch was always surrounded by conspecific neighbours. Finally, four subplots were delimited in each plot and consisted in a 4×4 tree patches, where tree height and circumference are measured yearly.

In each of the 20 plots containing Douglas fir (10 plots in each sub-site), we randomly selected three of the four sub-plots in which tree height and circumference had been measured in the current year (2021). We sampled every Douglas fir present in those subplots, for a total of 207 trees. Finally, we calculated the mean height difference between each selected Douglas fir and their direct neighbours, regardless of whether they were other Douglas firs or trees of the other three species (henceforth called “Apparency”), setting tree height to zero when neighbours of sampled Douglas fir were missing (dead).

Needle damage by Contarinia pseudotsugae

On each sampled Douglas fir, we selected a branch, at mid-height of tree crown and collected five current-year shoots, starting with terminal shoot, then picking up every second lateral shoot down to the base of the branch. Shoots were then placed in paper bags, sealed and sent to Bordeaux (France) for damage assessment by a single observer (AS), blind to treatment (plot) identity.

We estimated “needle damage” as the percentage of needles on a shoot that turned dark-brown because of the presence of *Contarinia pseudotsugae* galls, following the methodology developed by the Walloon Forest Health Observatory (OWSF). We used an ordinal scale of six percentage classes of damage: 0%; 1 – 10%; 11 – 20%; 21 – 40%; 41 – 60%; 61 – 90%; 91 – 100%, assigning each of the five shoots to one damage class. Finally, we estimated needle damage at the level of individual tree by averaging the median values of defoliation class across the five shoots. Five needles per trees were collected and used to detect the presence or absence of *N. gaeumannii*.

Infection by Nothophaeocryptopus gaeumannii

For DNA extraction, the collected needles were placed in 2ml Eppendorf Tubes containing a sterile metal bead (4mm diameter). Tubes were closed with an AirPore tape, stored at -20°C and lyophilized in an Alpha 2-4 LD plus freeze dryer (Christ, Osterode am Harz, Germany) for 1.5 days. After lyophilization, the needles were crushed in a MM400 Retsch Mill (Retsch, Haan, Germany) at 30 Hz for 2 min. Further steps in DNA extraction were done using the Sbeadex Plant kit (LGC Genomics GmbH, Berlin, Germany). Lysis was performed by adding 300 µl Lysis Buffer PVP (LGC Genomics GmbH) containing 40 µl/ml Debris capture beads (LGC Genomics GmbH), 0.3 µg/µl Proteinase K (LGC Genomics GmbH) and 1.3% 1-thioglycol (Sigma-Aldrich, Buchs, Switzerland) to each sample and subsequent mixing until the samples were well suspended. After incubation at 60°C for 1 hr, samples were centrifuged at 5,700 g for 5 min and 200 µl of lysate added to a 96-well deep-well plate (Thermo Fisher Scientific, Waltham, USA) containing 420 µl Binding Buffer PN (LGC Genomics GmbH) and 10 µl Sbeadex Particles (LGC Genomics GmbH). The following steps were conducted using the automated KingFisher™ Flex Purification 96 System (Thermo Fisher Scientific). After mixing for 30 min, the Sbeadex Particles with the DNA attached were collected and transferred to 400 µl Wash Buffer PN1 (LGC Genomics GmbH) and mixed for 6 min. This step was repeated before the particles were transferred into 400 µl Wash Buffer PN2 (LGC Genomics GmbH). After mixing for 6 min, the particles were transferred to 50 µl Elution Buffer AMP

(LGC Genomics GmbH) and mixed for 7 min to elute the DNA attached to the particles. All DNA purification steps were performed at room temperature. The DNA extracts were stored at -20°C before dilution and further analyses.

To detect *N. gaeumannii* we performed a multiplex quantitative real-time PCR (qPCR) with a specific primer pair targeting the beta tubulin gene, and the corresponding dual-labelled probe (Winton et al., 2002). An universal 18S primer pair with the corresponding dual-labeled probe 18S uni-P (Ioos et al., 2010) was also used, targeting a highly conserved region of the 18S ribosomal rDNA, to assess DNA quality. The concentrations of the universal primers and probes were reduced in the multiplex reaction mixture to avoid any competition for reagents with the other primers and probes. Quantitative PCR conditions established by Winton et al. (2002) were adapted for high-throughput analyses using the qPCR Takyon core kit NO ROX (Eurogentec, Seraing, Belgium). Reaction volumes of 20 µl contained 5 µl of the 1:10 diluted needle DNA extracts, 1× reaction buffer (Eurogentec), 5.5 mM MgCl₂ (Eurogentec), 0.4 mM dNTPs (Eurogentec), 0.1 x ROX reference dye (Invitrogen, Waltham, USA), 0.5 µM of the specific forward and reverse primer, 0.15 µM each of the universal primers, 0.3 µM of the specific probe, 0.05 µM of the universal probe, 0.5 U Takyon enzyme (Eurogentec), and LiChrosolv® Water (Merck, Darmstadt, Germany). Cycling conditions were 3 min of initial denaturation at 95°C, followed by 40 cycles of 10 s of denaturation at 95°C and 60 s of annealing and extension at 61°C. All qPCRs were performed in a QuantStudio 5 Real-Time PCR System (Applied Biosystems, Rotkreuz, Switzerland). As a standard in the qPCR assay, a plasmid construct (pUC57 derivat, Eurogentec) containing the sequence obtained by the PGBT primers, was used in a 10-fold serial dilution from 5 x 10⁷ to 5 copies per µl. Five µl of the serial dilution were used for each dilution step and standard curve reactions were performed in triplicate.

Explanatory variables

To test the hypothesis that taller trees are more damaged by *C. pseudotsugae* or more exposed to infection by *N. gaeumannii* we used Douglas fir absolute (*Height*) and relative (*Apparency*) height. We also included the density of Douglas fir in the plot and in the direct neighborhood – Douglas fir in the direct contact with studied Douglas fir – of a focal tree to investigate the potential validity of the resource concentration hypothesis. Density of Douglas fir corresponded to the number of Douglas fir either in the plot or in the direct neighborhood of a focal Douglas fir. Finally, as damage by *C. pseudotsugae* could alter the biology of the needle or weaken

Douglas fir prior an infection by the Swiss needle cast, we included *C. pseudotsugae* damage as an additional explanatory variable only in the model built to explain the probability of infection by *N. gaeumannii*.

Statistical analyses

We built two different models to test for the effect of explanatory variables on needle damage by *C. pseudotsugae* and infection by *P. gaeumannii*.

First, we used a linear mixed model to test the effect of Douglas fir absolute (*Height*) and relative (*Apparency*) height, and Douglas fir density in the plot (*Density plot*) and in the direct neighborhood (*Density neigh.*) as well as the interaction between height and apparency on mean *C. pseudotsugae* damage per tree. Subplot (*Subplot_ID*), nested within Plot (*Plot_ID*), were included as random factor to account for spatial autocorrelation. Response variable was square-rooted to satisfy model assumptions of normality and homogeneity of residuals, and predictors were scaled. Variance inflation factors were checked for every explanatory variables used in the model and were never > 5 , the usual cutoff values used to check for multicollinearity issues (Miles, 2014). As the interaction between height and apparency had no significant effect, we removed it from the final model during the model simplification process.

Second, we used a generalized linear model with a binomial error distribution family to analyse sources of variation in the probability of Douglas fir infection by the Swiss needle cast. We used the same model structure as in Eq. 1, adding *C. pseudotsugae* spp. damage as an additional covariate. Again, the interaction between height and apparency had no significant effect and we removed it from the final model during the model simplification process. Statistical analyses were performed using R software version 4.1.0 (R Core Team 2019), with the package lme4 (Bates et al., 2015).

Results

Height of focal Douglas fir studied ranged from 175 to 954 cm, with a mean (\pm SE) of 559.6 ± 13.0 cm. Mean height (\pm SE) of European beech, sycamore maple, sessile oak and hybrid larch were 357.8 ± 9.2 , 364.0 ± 16.3 , 407.6 ± 14.2 and 948.8 ± 13.6 cm, respectively (Supplementary material). Height difference between a Douglas fir and its closest neighbours was on average (\pm SE) -14.2 ± 13.8 cm, i.e. Douglas firs were on average shorter than their neighboring trees. Maximum differences were recorded in plots 20 and 22 (Species composition: Beech, maple,

larch and Douglas fir, in the Gribelle and Gouverneurs blocks, respectively), where Douglas fir was 400 cm shorter and 520 cm taller than their neighbours, respectively.

Mean needle damage by *C. pseudotsugae* was on average $16.25 \pm 1.25\%$ needles attacked, ranging from no damage at all on 12 Douglas firs to 91.5% of damage on the most impacted Douglas fir. Infection by the Swiss needle cast was confirmed on 118 (57%) of the 207 sampled Douglas firs.

Taller Douglas firs (absolute height) suffered significantly more damage by *C. pseudotsugae* than smaller ones (average standardized model coefficient parameter estimate \pm standard error: 1.10 ± 0.24 , $n = 192$, Fig. 2, Table 1, model 1). Mean needle damage by *C. pseudotsugae* also significantly increased with Douglas fir apparency. Douglas firs that were taller than their neighbours suffered from higher damage than Douglas fir that were smaller than their neighbours (0.59 ± 0.22 , $n = 192$, Fig. 3, Table 1, model 1), but the coefficient parameter estimate for this effect was almost twice lower than the one of tree absolute height. Lower Douglas fir apparency seems to occurred more frequently in mixed species plots including *Larix x eurolepis*, the tallest species in the experiment (Supplementary material). None of other predictors had a significant effect on mean needle damage by *C. pseudotsugae*. Fixed predictors explained 12.1% of the variance in mean needle damage. Fixed plus random predictors explained 19.7% of the variability in mean needle damage by *C. pseudotsugae*.

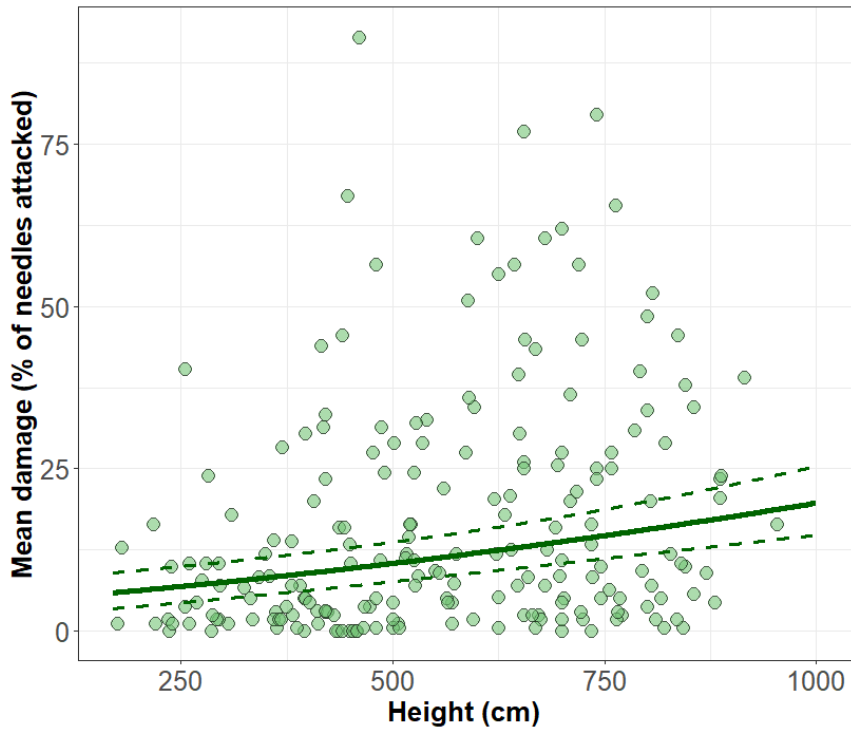


Figure 2. Effect of tree height of a focal Douglas fir on mean damage by *Contarinia* spp. Green dots represent individual trees. Solid and dashed lines represent prediction and adjusted standard error of the model 1, with values of other model variables set at average (Table 1).

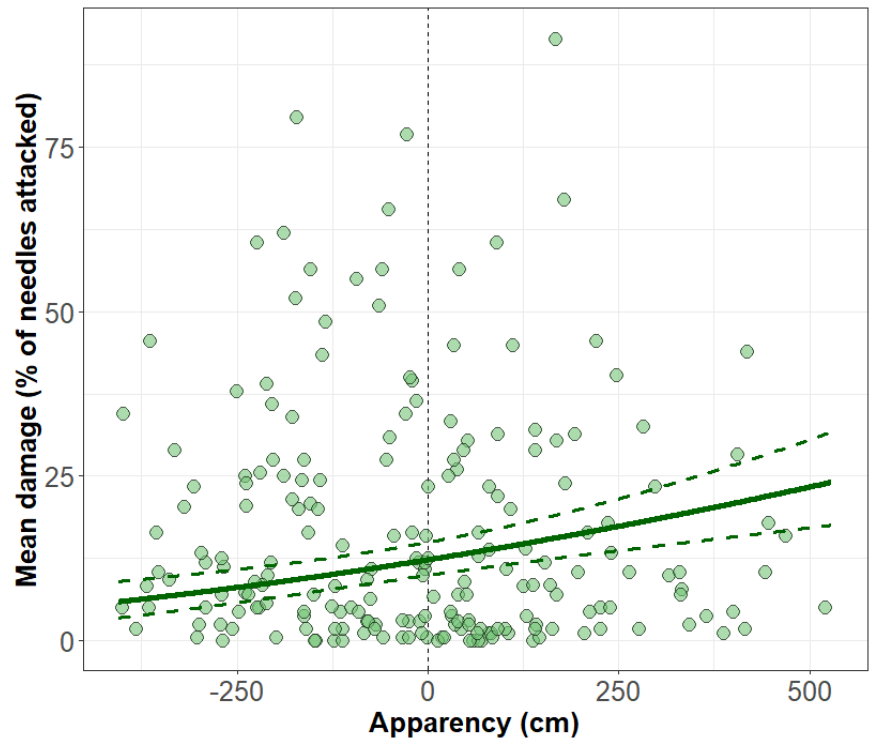


Figure 3. Effect of Douglas fir apparency on the mean damage by *Contarinia* spp. Apparency is the mean height difference between a focal Douglas fir and its direct neighbours. Dots at the right and at the left of the vertical dashed line are Douglas fir tree that are taller and smaller than their neighbours, respectively. Solid and dashed lines represent prediction and adjusted standard error of the model 1, with values of other model parameters set at average (Table 1).

The probability of presence of *N. gaeumannii* increased significantly with the density of Douglas firs at the neighbouring scale (0.70 ± 0.22 , $n = 192$, Fig. 4B, Table 1, model 2), but not at the plot scale. Additionally, the probability of a Douglas fir being infected by the Swiss needle cast pathogen increased with increasing mean needle damage by *Contarinia* (0.65 ± 0.23 , $n = 192$, Fig. 4A, Table 1, model 2). In this model, fixed predictors and fixed plus random predictors explained 19.6% and 51.8% of the variability in the probability of infection by *N. gaeumannii*, respectively.

Figure 4. Effects of **(A)** the density of Douglas fir in the direct neighborhood of a focal Douglas fir and **(B)** of mean damage by *Contarinia* spp on the probability of a Douglas fir being infected by *Nothophaeocryptopus gaeumannii*, the causal agent of Swiss needle cast. Solid and dashed lines represent prediction and adjusted standard error of model 2 (Table 1). Dots at probability 0 and 1 represents Douglas fir that were (1) or were not (0) infected.

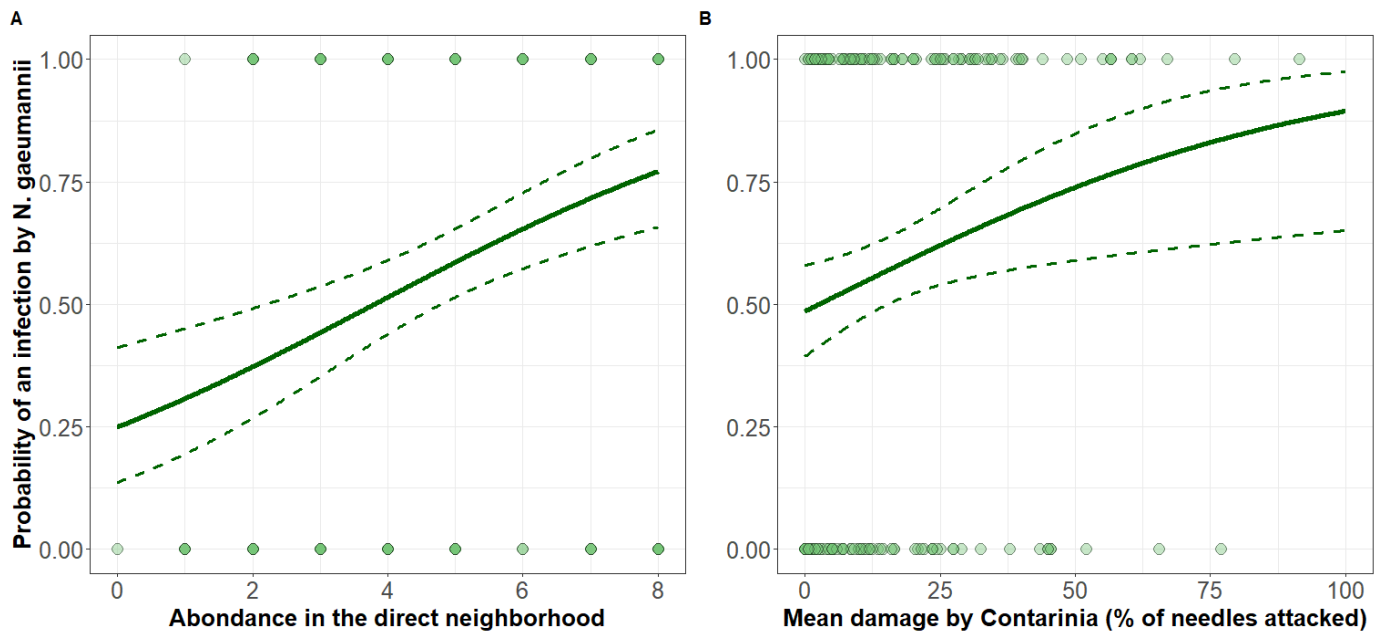


Table 1. Summary of model coefficients for the two models presented in this study. Bold characters indicate that parameters are significant. R^2m and R^2c represent R^2 of fixed and fixed plus random factors, respectively.

Models					
Parameter	Estimate	Standard Error	95% CI	P value	R^2m (R^2c)
Model 1 - Mean needle damage					0.121 (0.197)
(Intercept)	3.47	0.19	(3.10; 3.83)	< 0.001	
Apparency	0.59	0.22	(0.16; 1.04)	0.008	
Height	1.10	0.24	(0.63; 1.60)	< 0.001	
Density neigh.	-0.01	0.15	(-0.31; 0.29)	0.919	
Density plot	0.08	0.19	(-0.29 0.45)	0.668	
Model 2 - Infection rate					0.196 (0.518)
(Intercept)	0.29	0.36	(-0.48; 1.09)	0.420	
Apparency	-0.12	0.34	(-0.83; 0.53)	0.711	
Height	-0.54	0.42	(-1.46; 0.26)	0.201	
Density neigh.	0.70	0.22	(0.27; 1.17)	0.002	
Density plot	0.61	0.37	(-0.15; 1.45)	0.105	
Contarinia damage	0.65	0.23	(0.21; 1.16)	0.006	

Discussion

Our study shows that tree height and apparency were two main drivers of needle midge *C. pseudotsugae* on Douglas fir. Douglas firs taller than their neighbours exhibited more needle damage. We found no effect of Douglas fir concentration, nor at the plot level, nor at the direct neighbors' scale, on damage by *C. pseudotsugae*. However, there was a significant, positive effect of Douglas concentration at the local scale on the probability of infection by the Swiss needle cast fungus *N. gaeumannii*. Douglas fir suffering more needle damage by *C. pseudotsugae* also had higher probability of being infected by the fungal pathogen.

Tree apparency is a component of tree diversity. The concept was initially coined to describe the probability of a plant being identified by its herbivores (Endara & Coley, 2011; Feeny, 1970; Strauss et al., 2015). This definition was then refined to include not only the plant own characteristics (size, color and odor) but also those of its neighbours, ultimately determining

how much a plant is prone to be found by herbivores (Castagneyrol et al., 2013). In this study, we found that more apparent Douglas firs suffered from more needle damage by the Douglas fir needle midge *C. pseudotsugae* than less apparent trees. Taller, non-host neighboring trees are known to contribute to the disruption of visual (Dulaurent et al., 2012) or olfactory cues (Jactel et al., 2011) used by herbivorous insect. Although no studies so far have been done to identify the mechanisms used by *C. pseudotsugae* to locate Douglas fir trees, it has been shown that midges of the same *Cecidomyiidae* family are using both visual and olfactory cues to find potential hosts (Harris & Rose, 1990; Sharma & Franzmann, 2001). It could be then possible that taller neighbors would have made Douglas fir trees more difficult to locate by the Douglas fir needle midge, thus leading to a lower level of attacks. Those findings would be consistent with other studies having reported lower herbivore damage on tree concealed by non-host neighbors (Floater & Zalucki, 2000; Hughes, 2012). The apparency of Douglas fir trees was calculated based on the height of their neighbors, regardless of their species. It should be noted, however, that the reduction in this apparency was more often achieved in the presence of larch trees next to Douglas-firs, as *Larix x eurolepis* grows in height faster than Douglas fir at the juvenile stage (Supplementary material). This suggests that mixed stands of Douglas fir and larch might be less attacked by the midge, although not explicitly tested in this study, and will be consistent with the associational resistance hypothesis. Conversely, Douglas fir was consistently more apparent in mixtures with slow-growing oaks, and could have resulted in more gall midge damage, i.e., associative susceptibility. This leads to suggest that it might not be species richness per se that confers greater resistance to mixed-species forests, but the identity and functional traits of the associated species included in the mixture (Jactel et al. 2021).

In addition to the effect of tree apparency, we also found a positive effect of absolute tree height, with taller Douglas firs suffering from more needle damage than smaller ones. This result confirms the outcome of a study conducted by Castagneyrol et al. (2013) in a similar tree diversity experiment in France, showing that both tree apparency and absolute tree height were positively correlated with damage by herbivorous insects on oaks. A simple explanation of this finding could be that taller trees are more likely to intercept insects moving in the environment than smaller trees. This effect will add up to the increase apparency of taller Douglas firs giving more visual cues than smaller ones. Another, although more speculative explanation of this pattern is related to the growth-differentiation balance hypothesis (Glynn et al., 2007; Herms & Mattson, 1992), which suggests a physiological trade-off between growth and production of

secondary metabolites in trees. Secondary metabolites in plants are often involved in defense mechanisms and as such, fast growing trees are expected to produce fewer secondary metabolites, henceforth having lower defense and exhibiting higher level of herbivory (Lerdau et al., 1994; Massad, 2013). Since all trees on the FORBIO tree diversity have the same age, it could be then possible that taller, fast-growing Douglas firs, had lower amount of chemical defenses and thus represented more suitable hosts for *C. pseudotsugae*. On the other hand, the Douglas fir midge belongs to the guild of gall makers that are known to manipulate the flow of photosynthetic products in the tree for their own benefit. Thus, the largest and therefore most vigorous Douglas-fir trees may be the best hosts for *C. pseudotsugae* as a primary pest.

Unexpectedly, we did not find any effect of Douglas fir density on mean damage by *C. pseudotsugae*. Plots with more abundant resource for the invasive pest were not more infested than plots with a lower concentration of host trees, contradicting the resource concentration hypothesis. This might be due to the small size of the plots in the FORBIO experiment (42 m × 42 m) (Bommarco & Banks, 2003), the low level of active dispersion behavior of the Douglas fir needle midge, or the overriding effect of Douglas fir apparency that depends more on the species composition of the plots than on Douglas-fir density.

By contrast, the probability of a Douglas to be infected by *N. gaeumannii* was positively correlated with the density of Douglas fir in its direct neighborhood. This results is consistent with recent studies that linked host tree proportion and pathogen transmission among neighboring individuals (Field et al., 2020; Pautasso et al., 2005). Increased resource availability has been theorized to be a key factor in the augmentation of infection by fungal pathogens among co-occurring, neighboring, host trees (García-Guzmán & Dirzo, 2004; Keesing et al., 2006 but see Hantsch et al., 2014). For example, Hantsch et al. (2013) found in a tree diversity experiment in Germany that pathogen loads of several biotrophic fungi of European beech were higher when host trees were surrounded by conspecific neighbors. Ascospores of the Swiss needle cast are wind and water-splash dispersed (Ritóková et al., 2016). As such, it is likely that the transmission of the pathogen was facilitated by the shorter distances between infected and recipient neighbouring Douglas firs in pure plots.

Finally, we found that damage by *C. pseudotsugae* increased the probability of an infection by *N. gaeumannii*. Interactions between two or more invasive species in an area can result in invasion meltdown (O'Loughlin & Green, 2017; Simberloff & Von Holle, 1999), where a non-native species may facilitate the arrival or establishment of a subsequent invader. It is possible that the presence of *C. pseudotsugae* had indirect effects on the probability of infection by the

fungal pathogen, by making Douglas fir more susceptible to colonization. For example, Meyer et al. (2015) showed that abandoned galls of the chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus* could be colonized by the virulent form of the chestnut blight fungus *Cryphonectria parasitica*, which could lead to increased load of virulent inoculum in forests. Gossner et al. (2021) also showed that feeding damage by the weevil *Orchestes fagi* led to higher infection rates of beech leaves by the pathogenic fungus *Petrakia liobae*, by providing entry ports for fungal colonization. In line with these studies, Douglas firs with higher amount of galls could be more prone to a subsequent infection by the Swiss needle cast fungus *N. gaeumannii*. However, the opposite may also occur, with the Douglas fir needle midge causing more damage on Douglas firs infected by *N. gaeumannii*. Indeed, numerous studies have already shown that infections by pathogens can lead, directly or indirectly to a greater susceptibility of trees to insect damage (Fernandez-Conradi, Jactel, et al., 2018; Moreira et al., 2018; Stout et al., 2006). Since the experimental design of this study did not allow us to determine precisely which of the pest or the pathogen initially affect focal Douglas fir trees, it would be interesting to better investigate the temporal dynamic behind the invasion by those two pest and pathogen and the effect that tree diversity could have on the mitigation of invasion meltdown.

Conclusions

Our study provides indirect support of the associational resistance hypothesis of mixed forests against exotic pests and pathogens. In the case of Douglas-fir Swiss needle cast, the effect was mediated by host dilution among heterospecific, non-host tree neighbors. In the case of Douglas-fir midge the resistance effect was due to a reduction in host tree appearance by taller neighbors. It should be noted, however, that the reduction of infestations by these exotic organisms was not general in mixed stands and might depend on the species composition of the mixtures. In particular, the need to incorporate tree species growing faster than Douglas-fir, such as hybrid larch, could be investigated as a mean of reducing pest damage. We also demonstrated for the first time a positive interaction between Swiss needle cast and Douglas fir needle midge. This underlines the necessity to develop a holistic approach to the problem of biological invasions in forests and in particular to look for generic prevention methods, among which the increase of forest diversity appears to be promising.

4. Comment la diversité en arbres affecte les dégâts et l'abondance d'un ravageur exotique envahissant en milieu urbain ?

Alex Stemmelen, Hervé Jactel & Bastien Castagneyrol (2022) – **Tree diversity and density affect damage caused by the invasive pest *Cameraria ohridella* in urban areas** – *Urban Forestry and Greening* – Minor revision – 19/08/2022

Abstract

Invasive, non-native invasive pests pose a growing threat to urban trees and the services they provide to urban residents. With the reluctance to use chemical insecticides in cities, environmentally friendly methods of pest management are needed. Tree diversity is known to affect insect herbivory in forest, with higher tree species diversity leading to lower level of damage. However, the validity of those findings for a non-native insect in an urban environment remains to be demonstrated.

We monitored 54 horse chestnut trees attacked by the invasive horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella* in the city of Bordeaux, France. We analyzed the effects of neighboring tree diversity and density on the abundance, damage and parasitism rate of these leafminers.

We showed that the abundance and damage of *C. ohridella* significantly increased with higher local tree canopy cover. We found that the parasitism rate of *C. ohridella* increased with the species diversity of neighboring trees. However, this increase in parasitism rate was not associated with a decrease in leaf area damaged.

Our results pave the way for the management of exotic insect pests in cities based on the manipulation of spatial distribution and species diversity of urban trees.

Keywords: Associational resistance; Herbivory; Resource concentration; Natural enemies; Tree diversity; Urban areas

Introduction

Invasive insect pests represent a growing threat to forest health worldwide (Kenis et al., 2009; Venette & Hutchison, 2021), which has been exacerbated by increasing global trade and climate change (Roques, 2010). These biological invasions have a long lasting effect on the vitality and functioning of forest ecosystems and entail considerable economic costs (Zenni et al., 2021). Introduction of non-native forest insect pests is primarily driven by trading of live trees, imports of timber or use of wood packaging (Meurisse et al., 2019). As a result, nearly 90% of the first detections of non-native forest insects in Europe were made in urban forests, which are close to transportation hubs and concentrate high human populations (Branco et al., 2019). In cities, insect forest pests has been shown to compromise ecological and aesthetics values of trees and can pose a risk to the health of inhabitants, for example, through skin and respiratory irritation caused by the hairs of some herbivorous caterpillars (Tomlinson et al., 2015; Tooker & Hanks, 2000). Once established in an urban environment, these insects also benefit from favorable development conditions with higher temperatures that accelerate their development and water stresses that make the trees more vulnerable (Dale & Frank, 2017, Dale & Frank, 2018). Therefore, measures need to be taken to mitigate the damage caused by non-native forest pests in urban area and to better understand the ecological drivers likely to slow their spread before they escape out of cities and colonize nearby rural forests.

Due to their adverse impact on the environment (Mahmood et al., 2016) and human health (Blair et al., 2015; Margni et al., 2002), chemical insecticides are increasingly banned from urban areas worldwide (Kristoffersen et al., 2008) and priority is now given to preventive methods of pest management. In particular, many studies have shown that herbivorous insect are less abundant and inflict less damage on trees surrounded by heterospecific neighbors (Guyot et al., 2019; Jactel et al., 2021). This phenomenon, called associational resistance, can be explained by two main non-exclusive mechanisms. First, the presence of heterospecific neighboring trees may limit the ability of an herbivorous insect to locate its host tree (the resource concentration hypothesis, Hambäck & Englund, 2005; Root, 1973). Second, higher tree diversity can favor herbivore's natural enemies (Stemmelen et al., 2022), by increasing the availability of suitable habitats or alternative resources such as prey for predators, pollen or nectar for parasitoids, leading to a better control of insect pest population (the natural enemies hypothesis, Risch et al., 1983; Root, 1973). However, while associational resistance and the hypothesis mentioned above have received large support in forests ecosystems (Field et al.,

2020; Poeydebat et al., 2021; Tudoran et al., 2021; Jactel et al., 2021), evidence of its validity in urban environments remain scarce. Urban environments greatly differ from natural forest environments. Urban trees are often more patchily distributed and urban forest patches are often separated by large hostile non-forest habitats. Thus, the high fragmentation of urban forests could limit colonization capacities of herbivorous insect or result in increased insect mortality during the prolonged dispersal phase required to locate isolated hosts trees, which could eventually reduce insect herbivory. An alternate, although non-exclusive prediction, is that insect herbivores, once established on the fewer available host trees, would limit their dispersal and keep damaging the same isolated host trees, thus increasing local damage.

Cameraria ohridella Deschka & Dimić is an invasive forest pest from the Gracillariidae family firstly discovered in Macedonia in 1984 (Deschka & Dimić, 1986). It rapidly invaded all Europe and mainly feeding on horse-chestnut *Aesculus hippocastaneum* L., an important ornamental tree in many European cities. The larvae mine the leaves, creating brown lesions that can eventually cover the entire leaf area and cause early defoliation. Although mature trees are rarely endangered by such defoliations, they can result in serious loss in radial growth and aesthetic values (Jagiello et al., 2019; Myśkow et al., 2021), while mortality may occur in highly infested young trees (Salleo et al., 2003). Past studies in urban areas have shown that *C. ohridella* can be parasitized by insects (Girardoz, Quicke, et al., 2007a; Grabenweger et al., 2010; Volter & Kenis, 2013) and preyed by birds (Grabenweger, Kehrli, et al., 2005b). Parasitoids are the most studied natural enemies of *C. ohridella*, with more than 30 indigenous species found in Europe (see <https://www.cabi.org/isc/datasheet/40598>). Parasitism rate usually varies between 1% and 20% (Freise et al., 2002; Girardoz, Quicke, et al., 2007a; Grabenweger, 2003; Grabenweger et al., 2010) and occurs mainly on the pupae stage. It has been also reported that some parasitoids (e.g. *Baryscapus nigroviolaceus*, *Cirrospilus elegantissims*) parasitizing leaf miners of the sycamore maple *Acer pseudoplatanus* can shift to *C. ohridella* (Girardoz et al., 2007b). *C. ohridella* is now widely distributed in Europe and has been present for many years, which may have increased the likelihood to recruit local enemies that were generalist enough to switch on this new host.

In this study, our goal was to assess the role of neighbouring trees on the abundance of the non-native insect pest *C. ohridella*, its damage to the host *A. hippocastaneum*, and the top-down control by natural enemies in an urban environment. To address this, we measured leaf area damaged by *C. ohridella* larvae and abundance of *C. ohridella* flying adults on 54 horse chestnuts of the city of Bordeaux, France. We concomitantly assessed the parasitism of *C.*

ohridella pupae and linked levels of herbivory and parasitism to tree neighborhood variables, namely density and diversity. In particular, we predicted that leaf damage would be lower in more diverse tree neighborhood, in accordance to the resource concentration and natural enemies hypotheses. Additionally, we predicted that herbivory would decrease with increasing tree density and number of conspecific horse chestnut in the neighborhood, following the dilution of damage when host density is higher. Finally, we expected that tree density of sycamore maple in the neighborhood of focal horse chestnuts would increase the parasitism rate by parasitoids, resulting in lower leaf damage by *C. ohridella*. In doing so, our study seeks to advance knowledge of the ecological drivers of urban tree resistance to invasive pests and provides insights into the management of their populations in urban forests.

Material & Methods

Study system

The study was conducted in the city of Bordeaux (France, 44°50'N, 0°34'W), with an average temperature of 13.8°C and average annual rainfall of 803 mm. Horse-chestnut is one of the most common tree species in the city, being the 10th most planted in the public domain. *Cameraria ohridella* has three generations per year in the study area. Adults emerge in May from pupae overwintering in dead leaves. Larval development lasts for 25-35 days and passes through four (occasionally five) feeding instars and two spinning instars (Skuhravý, 1998). Specialized mouthparts allow the larvae to mine the leaf parenchyma. Then larvae go through two spinning instars. Adults of the first generation emerge in June, while adults of the second and third generations emerge in early August and in September. Depending on the weather conditions, a fourth generation can sometimes occur. A fraction of insects of each generation overwinters as pupae on dead leaves and emerge the next year to (re)colonize horse chestnut trees (Fig. 1).

Study site and tree selection

In 2020, we estimated canopy cover in a 100m buffer, and tree diversity using tree species richness and Shannon diversity index in a 20m buffer around the 772 horse chestnuts of the public domain of Bordeaux. We then made a selection of horse chestnuts based on the following three criteria: (1) lack of significant correlation between tree diversity and tree density in the buffers, (2) lack of spatial autocorrelation and (3) largest distance between selected trees (*minimum pairwise distance: 2m; max.: 7240m; mean: 1903m*). Horse chestnut in the city of

Bordeaux have not been treated by insecticides prior to the experiment (Information given by Bordeaux municipality). The final tree selection consisted in 54 horse chestnuts distributed along two orthogonal gradients of tree density and diversity (Supplementary material).

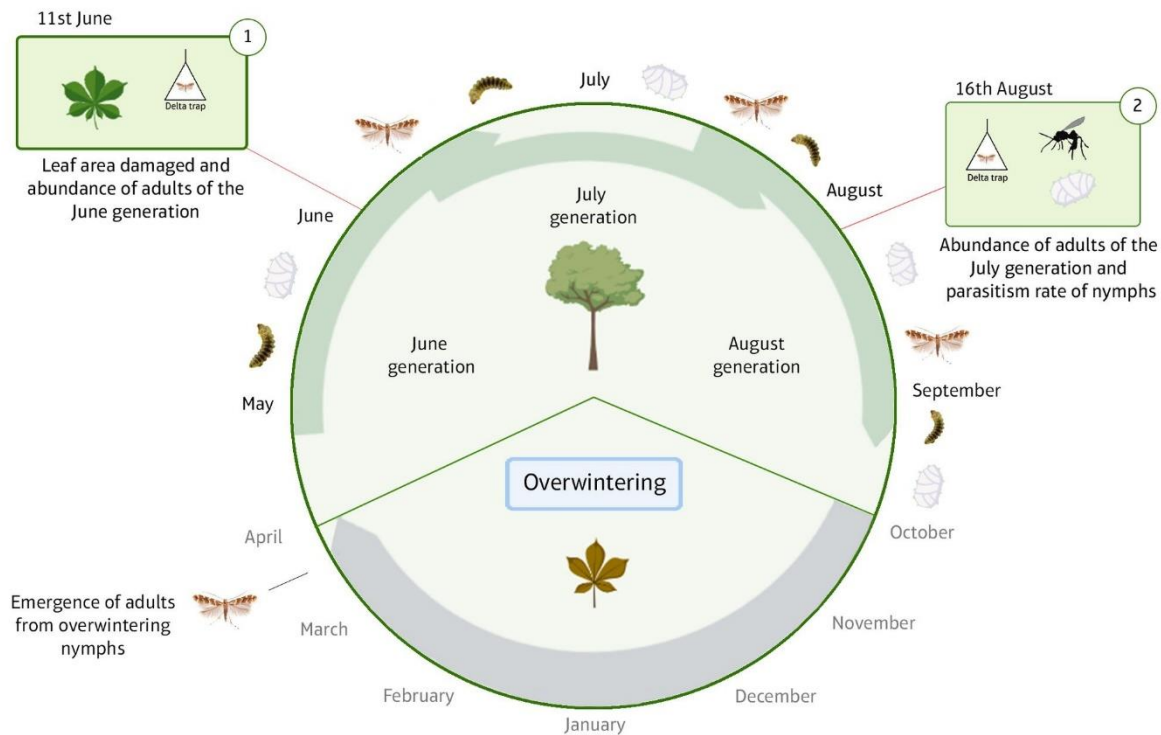


Figure 1. Simplified life cycle of *C. ohridella* in Bordeaux, from the emergence of adults and the development of each generation in the canopy of horse chestnut in late March to the overwintering in leaf litter in October. The two green frames indicate when (1, June) leaves were sampled for leaf damage assessment and adults of the 1st generation were trapped and (2, August) adults of the 2nd generation were trapped and chrysalis collected for parasitism rate assessment.

Tree neighborhood

Every tree of the public domain of Bordeaux is geolocalized, identified to the species level and has its age and height referenced. This information is available through the city database for urban trees (https://opendata.bordeaux-metropole.fr/explore/dataset/bor_arbres/information/). We described tree neighborhood around each focal horse chestnut by assessing tree density, tree diversity, number of conspecific horse-chestnuts and number of maple trees. Canopy cover was assessed in buffer of 100m. Tree diversity was assessed in buffer of 20m around each focal

tree, both using tree species richness and Shannon diversity index. Number of conspecific horse chestnut and number of sycamore maple *Acer pseudoplatanus* were assessed in buffer of 100m. Buffer sizes were chosen in regard to *C. ohridella* poor flight dispersal capacity – Although adults moths can be carried away with the wind over long distances – (Augustin et al., 2009) and in order to get a precise estimation of tree diversity in the neighborhood. We verified *a posteriori* that no trees in private properties – which were not included in the data base – were included in the 20m buffers. These variables were assessed using Geographical Information System (QGIS Development Team, 2018) and R software version 3.4.4 (R Core Team 2019).

Abundance of C. ohridella and associated damage

In June 2020, we haphazardly collected 30 leaves on each sample trees. The leaves were collected at a height of roughly 3m with a pole pruner by rotating around the tree so as not to favor one aspect over another. We preserved the leaves in paper bags and brought them back to the lab for herbivory estimation. We estimated the damage caused by the horse-chestnut leafminer by evaluating the leaf area covered by mines. We took pictures of each leaves and processed them using the Inkscape software. Mines were manually cropped on the images and the percentage of leaf area damaged was calculated as the ratio between the area covered by mines and the total leaf area. Mean leaf area damaged was calculated across the 30 leaves collected on each tree.

Additionally, we conducted two surveys to estimate the number of flying adults of the first and second generation around each sample horse chestnut. We used delta sticky traps combined with the sex pheromone of *C. ohridella* (Pherobank B.V.) to capture and count flying adults. Traps were hung to low branches of chestnut trees and left in place for 6 days in late spring (First survey, from June 11st to June 16th, 2020) and for 8 days in summer (Second survey, from August 18th to August 25th, 2020, Fig. 1). Traps were assessed once at the end of each survey and adults were counted by a single observer (AS).

Parasitism by natural enemies

In August 2020, we collected 30 additional leaves with mines visible from the ground on each sample tree. Attacked leaves were sealed in plastic bags and brought back to the lab. We dissected the mines under a binocular magnifier, extracted the pupae and placed them in Petri dishes. We keep the Petri dishes sealed, in a room at 25°C, and waited for a year for all the parasitoids to hatch. After the parasitoids hatched from the pupae, we counted the rate of

parasitism across all leaves (Fig. 1). A single observer (AS) conducted pupae extraction and parasitoid sighting.

Statistical analyses

We used model selection coupled with model averaging to identify the best model fitting our data and used it to estimate model coefficient parameters (Grueber, Nakagawa, Laws & Jamieson, 2011). We first built a full model using all explanatory variables of interest (predictors). We excluded all sub-models that included correlated predictors and we standardized explanatory variables using Gelman's approach (Gelman, 2008) to ease interpretation of parameter estimates after modal averaging. We then applied a procedure of model selection by running every model nested within the full model. We used Akaike's criterion corrected for small sample size (AICc) as information criterion. We ranked all models based on difference in AICc between each model and the top ranked model with the lowest AICc (ΔAICc). When multiple models had a $\Delta\text{AICc} < 2$, we used a model averaging approach to build an average model including all variables found in the set of best models. A given predictor was considered significant if the 95% confidence interval of its parameter estimate did not overlap zero. We assessed the relative importance of each parameter retained in models. The relative importance is a measure of the prevalence of each parameter in each model used during the model-averaging process. Finally, we systematically checked that model assumptions were respected using visual representations. We used this approach three times, for the following three models:

Model 1: Mean leaf area damaged

We used a linear model to explain the variability in mean leaf area covered by mines using tree neighborhood variables and parasitism rate. The full model included the following explanatory variables: Tree canopy cover in 100m buffer (*Canopy*), tree diversity (*Shannon* and *Richness*), number of sycamore maples (*Acer density*) and horse chestnuts (*Aesculus density*) in a 100m buffer and parasitism rate (*Parasitism*). It is important to note that parasitism rate has been assessed in August while mean leaf area damaged has been assessed in June. However, it is likely that tree with a high level of parasitism in August had similar level of parasitism in June, making the inclusion of parasitism rate in this model relevant.

$$\begin{aligned} \text{Mean leaf area damaged} \sim & \beta_0 + \beta_1 \times \text{Canopy} + \\ & \beta_2 \times \text{Shannon} + \beta_3 \times \text{Richness} + \beta_4 \times \text{Acer density} + \beta_5 \times \text{Aesculus density} + \beta_6 \times \text{Parasitism} + \\ & \varepsilon \end{aligned}$$

(1)

Where β are model coefficient parameters and ε the residuals. Richness and Shannon were auto-correlated and as such, did not appear together in sub-models.

Model 2: Abundance of *C. orhridella* adults of the first generation

We modeled the abundance of adults as a function of tree neighborhood density and diversity, while using the damage made by the larval stage as a covariate. By doing this, we can control that the adults captured come mainly from the same tree on which damage has been caused. We used a generalized linear model with a gamma distribution with an identity link function. The full model included the following explanatory variables: Tree canopy cover in 100m buffer (*Canopy*), tree diversity (*Shannon* and *Richness*), number of sycamore maples (*Acer density*) and horse chestnuts (*Aesculus density*) in a 100m buffer and mean leaf area damaged (*Leaf area damaged*).

$$\text{Abundance of first gen. adults} \sim \beta_0 + \beta_1 \times \text{Canopy} + \beta_2 \times \text{Shannon} + \beta_3 \times \text{Richness} + \beta_4 \times \text{Acer density} + \beta_5 \times \text{Aesculus density} + \beta_6 \times \text{Leaf area damaged} + \varepsilon$$

(2)

Model 3: Parasitism rate

We tested the effect of tree neighborhood density and diversity on parasitism rate while controlling for potential density-dependent effects by accounting for the abundance of adults of the previous generation. In 12 trees, leaf-miner infestation rate was so low that we could not sample 30 leaves with visible damage by mines. We only included in this analysis trees from which we could extract 5 pupae or more ($n = 42$). As the number of pupae parasitized did not follow a Normal or Poisson distribution, we chose to treat it as binomial variable (0 = no pupae parasitized; 1 = at least one pupae parasitized). We used a generalized linear model with a binomial distribution family with logit link function. The full model included the following explanatory variables: Tree canopy cover in 100m buffer (*Canopy*), tree diversity (*Shannon* and *Richness*), number of sycamore maples (*Acer density*) and horse chestnuts (*Aesculus density*) in a 100m buffer and abundance of flying adults of the second generation (*Second gen. adults*).

$$\log \left[\frac{P(\text{Parasitism}=1)}{1-P(\text{Parasitism}=1)} \right] \sim \beta_0 + \beta_1 \times \text{Canopy} + \beta_2 \times \text{Shannon} + \beta_3 \times \text{Richness} + \beta_4 \times \text{Acer density} + \beta_5 \times \text{Aesculus density} + \beta_6 \times \text{Second gen. adults} + \varepsilon$$

(3)

Statistical analyses were performed using the R software version 3.4.4 with packages lme4 (Bates, Mächler, Bolker, & Walker, 2015) and MuMIn (Barton 2019).

Results

Canopy cover ranged from 7.20% to 68.44% of the total area in 100m buffers around focal chestnut trees, with a mean \pm SE of $37.38 \pm 2.52\%$. Tree species richness in a 20m buffer was on average 4.53 ± 0.41 and ranged from 1 to 13 tree species while Shannon diversity of trees ranged from 0 to 2.44, with a mean of 1.13 ± 0.098 . Number of neighboring horse chestnut in a 100m ranged from 1 to 43 with a mean of 12.33 ± 1.40 and number of neighboring maple in a 100m ranged from 0 to 17 with a mean of 2.29 ± 0.56 .

Abundance of C. ohridella and associated damage

On average, pheromones traps caught 572.6 ± 89.8 (median: 228) flying adults of the first generation and ranged from 23 to 2838 adults caught. They caught 87.5 ± 14.2 (median: 46) adults of the second generation. We observed the presence of mines *C. ohridella* in 48 (89%) of the the 54 trees selected. Mines of horse-chestnut leaf-miner covered on average $5.3 \pm 1.0 \%$ of the leaf area. Among trees with mines, the percentage of leaf area covered by mines varied from 0.014% to 34.6%.

Mean leaf area damaged by mines significantly increased with the canopy cover in a 200m buffer around focal trees (average model coefficient parameter estimate \pm CI : $8.9 \pm [4.8; 12.9]$, $n = 54$, Fig. 2, Table 1, model 1). Predictors explained 20% of the variation of mean leaf damage ($R^2 = 0.200$).

Once leaf area damaged was accounted for in the model, the abundance of first generation flying adults was correlated with tree cover in a 100 m buffer zone around each focal tree ($-2.79 \pm [-4.3; -1.24]$, $n = 54$, Table 1, model 2). Leaf area damaged was correlated with abundance of adults of the second generation ($-0.57 \pm [-1.05; -0.09]$, $n = 54$, Table 1, model 2). Predictors explained 38.3% of the variation of abundance of flying adults ($R^2 = 0.383$).

Parasitism rate

Of the 909 pupae extracted from the mines of *C. ohridella*, 49 were parasitized (5.4%). Parasitized chrysalises were found in 22 horse chestnut trees (out of 42, *i.e.*, 40.7%). Five models had a $\Delta AICc < 2$ in comparison to the top ranked model (Supplementary material 2); they included Shannon diversity, canopy cover, tree height and number of neighboring maple

as predictors. The probability of a pupae being parasitized significantly increased with increasing tree diversity in a 20m buffer ($1.6 \pm [0.2; 3.0]$ $n = 42$, Fig. 3, Table 1, model 3). The coefficients of other predictors retained in the range of models with $\Delta AICc < 2$ were not statistically different from zero. Predictors explained 10.3% of the variation of the probability of a pupae being parasitized.

Table 1. Summary of model coefficients estimated through model averaging of the models with $\Delta AICc < 2$. Bold characters indicate that parameters are significant. Estimate and SE of the model 1 and 2 are based on a generalized linear model with a Gamma distribution family with an identity link function. Estimate and SE of the model 3 is based on a generalized linear model with a binomial distribution family with a logit link function.

Models					
Parameter	Estimate	Adjusted SE	95% CI	Relative importance	P value
Model 1 - Leaf area damage					
(Intercept)	5.560	1.00	(3.58; 7.54)		< 0.001
Canopy cover	6.950	2.15	(2.74; 11.17)	1	< 0.001
Acer density	0.360	1.20	(-2.69; 6.30)	0.3	0.716
Model 2 - Abundance 1st generation adults ¹					
(Intercept)	2.910	0.49	(1.95; 3.88)		< 0.001
Canopy cover	-2.770	0.78	(-4.3; -1.24)	1	< 0.001
Leaf area damage	-0.570	0.24	(-1.05; -0.097)	1	0.018
Aesculus density	-0.140	0.54	(-2.57; 1.25)	0.23	0.78
Richness	-0.069	0.29	(-1.42; 0.77)	0.21	0.81
Model 3 - Parasitism rate					
(Intercept)	-0.440	0.31	(-1.04; 0.16)		0.154
Shannon	1.610	0.67	(0.27; 2.94)	1	0.017
Canopy cover	0.150	0.41	(-0.69; 1.85)	0.26	0.716
Acer density	0.080	0.32	(-0.79; 1.58)	0.21	0.794

¹ Estimate, SE and 95% CI value have been multiplied by 1000.

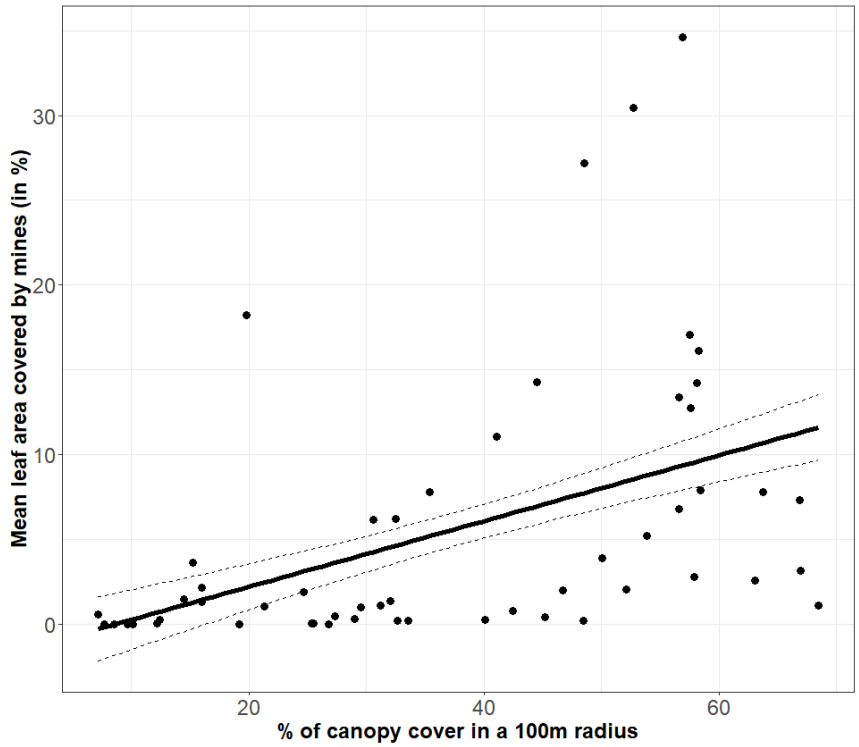


Figure 2. Effects of canopy cover in a 100m radius on mean leaf area covered by mines. Dots represent individual trees. Solid and dashed lines represent prediction and adjusted standard error of the average model (Table 1).

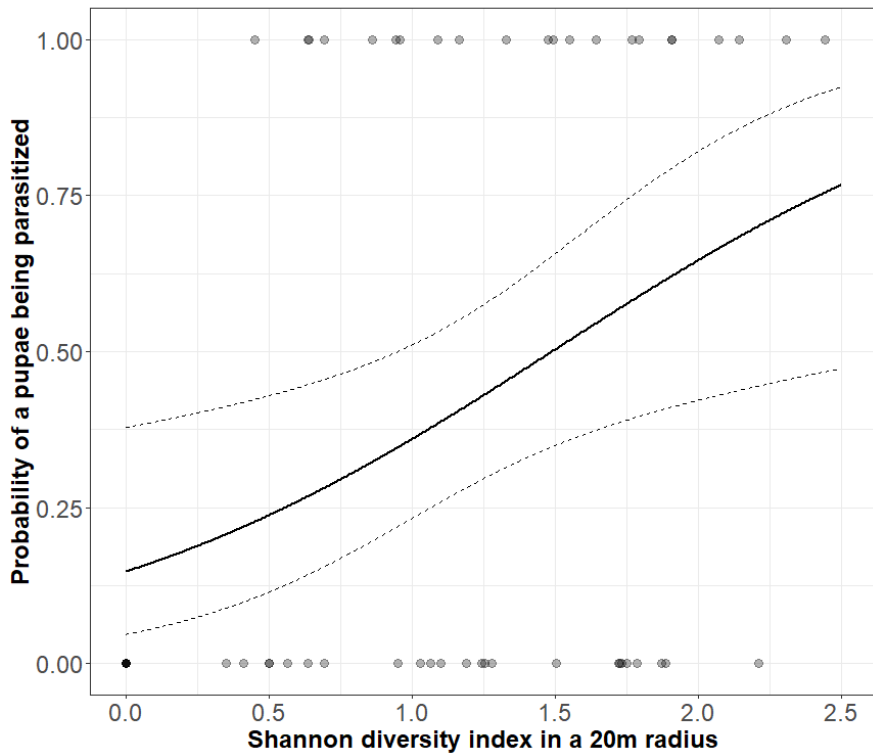


Figure 3. Effects of tree diversity on the probability of a pupa to be parasitized. Solid and dashed lines represent prediction and adjusted standard error of the average model (Table 1).

Discussion

We showed that tree neighborhood can influence insect herbivory by an invasive tree pest in urban environments. Specifically, tree canopy cover, a proxy of tree density, had a significant and positive effect on the abundance of *C. ohridella* and associated damage. Additionally, we confirmed that tree diversity had a significant and positive effect on the parasitism rate by natural enemies of *C. ohridella*. Although this relationship was not associated with a decrease in leaf area damaged when tree diversity was high, our study demonstrates that some of the ecological mechanisms controlling insect damage in forest ecosystems can be transposed to urban areas where they can serve as basis for the pest management in urban forests.

Contrary to our predictions, *C. ohridella* damage did not increase with increasing number of conspecific horse chestnuts or decreasing tree diversity around the focal tree. This contradicts the resource concentration hypothesis that denser and monospecific stands of a host plant should suffer more herbivory damage (Grossman et al., 2018; Hambäck & Englund, 2005; Root, 1973). Even in the case of a specialist herbivore such as *C. ohridella*, increasing the resource concentration did not increase the amount of damage caused by the insect. The underlying processes of this theory is that herbivores would have a higher probability of locating and entering these patches with a high concentration of host plants but also a low propensity to leave these patches notably because of an abundant resource. Here we found that damage by *C. ohridella* increased with increasing canopy cover around a focal horse chestnut and this variable may reflect the primary mechanism conditioning herbivore fluxes in host tree patches. Horse chestnuts surrounded by high amount of canopy cover are often located in parks or urban green spaces, where tree density is important, while isolated trees are often found in highly urbanized space, such as parking lots or along main roads. It has been previously reported that one of the most efficient way of controlling the spread and damage of *C. ohridella* is the removing of dead leaves, in which pupae overwintered until the following year (Kehrli & Bacher, 2003, 2004). In parking or alongside roads, dead leaves are often collected by public services or carried away by the passing of cars, which might impaired the ability of *C. ohridella* to recolonize each year and thus further prevent the damage caused to isolated horse chestnut. Conversely, public policies often go against leaf removal in parks and urban greens spaces, and the presence of understory vegetation can limit leaf dispersal by the wind. As a result, the infestation can reoccurs more easily each year, resulting in a higher level of damage in urban areas where trees are more abundant, irrespective of their tree species diversity. Despite the lack data on greenery maintenance (e.g. leaf litter removal) in our study, it is likely that the

specificity of the urban environment disrupted the effect of resource concentration on the recruitment of *C. ohridella*, a specialist pest, and associated damage. We advise that more attention should be given to studies on the effect of management practice on leaf damage by *C. ohridella*.

Management practice may not be the only explanation behind the pattern we observed. Invasion process by non-native pest goes through three phases: arrival, establishment and spread (Liebhold & Bascompte, 2003; Williamson, 1996). During the establishment phase, isolated trees are less likely to host a great number of pests, as they are more difficult to locate, often leading to smaller population of insect compared to area with denser vegetation, especially in the case of a pest with poor dispersal capacity by flight (Gilbert et al., 2003; Valade et al., 2009). It has been previously theorized that smaller population are more vulnerable to demographic and environmental stochastic effects (Lande, 1993) which could lead to population extinction or loss of population's fitness, namely the Allee effects (Fieberg & Ellner, 2001; Liebhold & Bascompte, 2003; Stephan & Wissel, 1994). Those density-dependent mechanisms such as failure to locate mates or inbreeding depression could help explain why abundance and damage of *C. ohridella* remained low in isolated trees where initial establishment phase led to small populations. Although *C. ohridella* is now well established in this area and the probability of this stochastic events occurring is reduced, taking better account of urban tree management practices as well as the demographic and dispersal processes of insect populations appears crucial to better understand the mechanisms conditioning the levels of damage caused by non-native pests in cities.

We found a positive effect of tree species diversity on the parasitism rate by natural enemies. Pupae collected on horse chestnuts in more diverse environments were more often parasitized than in less diverse environments. This result provides support to the natural enemies' hypothesis, which states that natural enemies are more abundant or active in more diverse plant communities and in particular in mixed forests (Stemmelen et al., 2022). Although urban studies often found little to no effect of vegetation complexity and diversity on natural enemies (Rocha et al., 2018; Sattler et al., 2010), some detected positive effects (Dale & Frank, 2017; Langellotto & Denno, 2004; Raupp et al., 2012; Bennett & Gratton, 2012; Burkman & Gardiner, 2014). For example, Parsons & Frank (2019) found that predators of the crape myrtle aphid *Tinocallis kahawaluokalani* were more abundant when the Shannon diversity of ground vegetation was higher. Greater availability of alternative prey and shelter from intraguild predation were mentioned as drivers of those observations. Parasitoids of *C. ohridella* in Europe

are generalist parasitoids of leaf miners, attacking a wide range of hosts in various insect orders (Girardo et al., 2007b). Although *C. ohridella* abundance or damage was not affected by tree diversity, parasitoids might have taken advantage of the presence of other insects on other tree species as supplementary or complementary prey resources. Additionally, a lack of synchronization between *C. ohridella* and its main parasitoids has been suggested (Grabenweger, 2003; Grabenweger, Avtzis, et al., 2005a). Overwintering parasitoids tend to emerge at the same time as the moth, several weeks before the presence of *C. ohridella* pupae, their main hosts. If parasitoids emerge too early in the season, they might need to develop one generation on alternate host, such as leaf miners found on maple or other trees species (Grabenweger, 2004). As such, it has been suggested that parasitism rate of *C. ohridella* may be higher in more diverse environments, as observed in our study (Girardo et al., 2006). However, and contrary to our prediction, we found no effect of the abundance of neighboring sycamore maple trees on parasitism rate, although it has been mentioned that parasitoids targeting leaf miner of the sycamore maple often shift to *C. ohridella* when its infestation are high (Girardo, Volter, et al., 2007c). Finally, it is important to note that despite the heavy infestation by *C. ohridella*, we were only able to gather a small sample of pupae for parasitoid assessment. As such, precautions might be needed for the interpretation of the effect of tree neighborhood on parasitism rate of *C. ohridella*.

Although more parasitized, horse chestnut leaf miners did not make lower damage in more diverse urban forest patches, which contradicts the associational resistance hypothesis. It has been mentioned that parasitism probably plays a minor role in the population dynamics of *C. ohridella* (Freise et al., 2002; Grabenweger, Avtzis, et al., 2005b). It is therefore likely that parasitism pressure was not the main driver of abundance and damage of an invasive pest already well established in the city. Finally, it is important to note that we focused only on parasitism in this study, but predation rate by birds or arthropods has also been documented for this species (Grabenweger, Kehrli, et al., 2005b).

Conclusion

In conclusion, we showed that tree neighborhood affected the abundance and damage of a non-native invasive pest in an urban environment. Specifically, we showed that tree density, more than tree diversity, affects leaf insect damage by *C. ohridella* while tree diversity enhanced the parasitism rate of the exotic pest. This study, while not providing additional evidence of associational resistance, suggests a greater effect of urban tree diversity on top down processes

(regulation by natural enemies) than on bottom up processes (accessibility of tree resources) in cities. The specific dispersal and colonization processes of *C. ohridella* in urban environments and the management of leaf litter in cities may have masked the direct effects of resource concentration. In the current context of increasing invasions of non-native pests in urban forests, additional studies appear necessary at a larger spatial scale, taking into account not only the composition but also the fragmentation and connectivity of tree patches to better predict and prevent the risk of damage.

5. Discussion

Les dernières décennies ont été marquées par une augmentation accélérée des invasions par des insectes exotiques envahissants. Les changements globaux ont fortement favorisé cette augmentation. L'accroissement des transports de marchandises et des voyages a grandement contribué à l'introduction d'insectes dans de nouveaux milieux et l'élévation progressive des températures a été favorable à l'élargissement des aires de répartition d'insectes potentiellement envahissants. Les impacts de ces ravageurs exotiques envahissants sur les forêts mettent en péril de nombreux services écosystémiques et représentent une menace environnementale mais aussi économique pour l'Homme (Fortuna et al., 2022; Logan et al., 2003; Panzavolta et al., 2021) et la recherche de solutions pour limiter les dégâts de ravageurs exotiques dans les forêts est cruciale. De nombreuses études conduites en milieu agricole et forestier ont déjà confirmé que les forêts mélangées, contenant plusieurs espèces d'arbres différentes, seraient plus résistantes aux dégâts d'insectes que des forêts pures, mais très peu se sont intéressées au cas spécifique des ravageurs exotiques envahissants, ce qui représente le cœur de l'originalité de ce travail de recherche.

Nos résultats contribuent à mieux comprendre l'importance et les effets de la diversification des forêts sur leur résistance aux attaques d'insectes exotiques envahissants. Nous avons confirmé que les forêts mélangées sont plus favorables aux ennemis naturels des insectes herbivores, tels que des oiseaux ou des araignées, qui y étaient plus abondants et plus diversifiés que dans les forêts pures ([Chapitre 1](#)). Nous avons confirmé ce résultat en milieu urbain, dans le cas de parasitoïdes spécifiques à la mineuse du marronnier, un ravageur exotique envahissant déjà bien installé en Europe ([Chapitre 3](#)). Nous avons aussi montré que cet effet de la diversité des forêts sur les ennemis naturels est plus fort en milieu tropical et tempéré qu'en milieu boréal ([Chapitre 1](#)). Nous avons ainsi pu apporter des éléments de support à l'hypothèse des ennemis naturels appliquée aux ravageurs exotiques. En utilisant un dispositif expérimental contrôlant la diversité en arbres et en nous concentrant spécifiquement sur la cécidomyie du Douglas et la rouille suisse, un insecte et un pathogène exotique envahissants, nous avons pu identifier deux mécanismes sous-jacents aux phénomènes de résistance par association ([Chapitre 2](#)). La dilution des hôtes potentiels par d'autres espèces d'arbres a conduit à une diminution de l'infection par la rouille suisse, et la réduction de l'apparence des Douglas via des arbres voisins plus grands a limité les dégâts de la cécidomyie du Douglas. Enfin, nous avons conjointement évalué l'effet de la diversité et de la densité des arbres sur l'activité de la mineuse du marronnier et de ses parasitoïdes en milieu urbain ([Chapitre 3](#)). Nous avons confirmé que l'environnement en arbres joue un rôle majeur dans la variation des dégâts de ravageurs exotiques en ville. La

densité, plus que la diversité en arbres, impactait les dégâts du ravageur exotique. Même si cette étude n'a pas fourni de preuve supplémentaire de résistance par association, elle nous a permis de suggérer que la diversité en arbre en ville semble plus affecter les processus descendants (la régulation par les ennemis naturels) qu'ascendants (l'accessibilité aux ressources par les herbivores).

Nous avons donc pu montrer dans cette thèse la diversification des essences d'arbres en forêt peut être une solution permettant de limiter, au moins en partie, les dégâts des ravageurs exotiques envahissants. Cependant, les résultats que nous avons obtenus ont également soulevé de nouveaux questionnements concernant le rôle que la diversité des forêts a dans le contrôle des invasions de ravageurs exotiques envahissants.

Le rôle des ennemis naturels dans la régulation des ravageurs invasifs

Est-ce que la diversité en arbres favorise les ennemis naturels des ravageurs exotiques envahissants ?

L'hypothèse des ennemis naturels postule que les ennemis naturels des herbivores seront plus abondants et diversifiés dans les forêts mélangées que dans les forêts pures, et que cela conduit à un meilleur contrôle des populations d'insectes et des dégâts qu'ils causent. L'hypothèse fait la prédiction que les forêts diversifiées, qu'elles soient urbaines ou non, sont capables d'accueillir une plus grande population d'herbivores quantitativement, mais aussi temporellement. En fournissant une plus grande variété de ressources et de niches écologiques, une grande diversité d'insectes peut s'y établir et s'y développer au long de l'année et permettre ainsi aux populations d'ennemis naturels de ne jamais manquer de proies (Castagneyrol & Jactel, 2012; O'Brien et al., 2017). Additionnellement, les forêts diversifiées apporteraient plus de ressources complémentaires comme du pollen ou du nectar, des microhabitats pour nicher ou des abris potentiels (Simmons et al., 1975) aux ennemis naturels.

Cependant, toutes les études conduites sur l'effet de la diversité sur les ennemis naturels en forêt ne valident pas systématiquement cette hypothèse. Par exemple, Nixon et al. (2012) ont trouvé que la livrée des forêts *Malacosoma disstria* était moins prédatées en forêt pure qu'en forêt mélangée et suggèrent que l'hétérogénéité du paysage est plus importante que l'hétérogénéité locale pour déterminer les effets de la diversité sur les ennemis naturels. De la même façon, la diversité des forêts n'a eu aucun effet sur l'abondance et la diversité des

communautés d'araignées du parc national d'Hainich, en Allemagne (Schuldt et al., 2008). Une autre étude a montré que les parasitoïdes du diprion du pin sylvestre *Neodiprion sertifer* sont plus abondants et actifs dans les forêts de pins pures que dans les forêts mélangées, et avance que les ennemis naturels spécialistes tels que les parasitoïdes localiseraient plus facilement leurs hôtes dans des milieux moins complexes (Herz & Heitland, 2013). Les forêts mélangées ne présenteraient donc pas systématiquement un meilleur contrôle des populations d'herbivores par les ennemis naturels et la relation entre la diversification des forêts et la limitation des dégâts des ravageurs exotiques semble parfois complexe.

Dans la méta-analyse que nous avons réalisée dans le chapitre 1, nous avons cependant démontré que l'abondance et la diversité de plusieurs groupes d'ennemis naturels, incluant les oiseaux, les araignées, les chauve-souris et les parasitoïdes, étaient plus importants en forêt pures que mélangées. Ce travail a contribué à lever les incertitudes associées à la validité de l'hypothèse des ennemis naturels en forêt mais a également mis en avant un paradoxe dans l'effet de la diversité sur les ennemis naturels.

Un paradoxe dans l'hypothèse des ennemis naturels

Augmenter la diversité des forêts augmenterait l'abondance et la diversité des prédateurs des insectes herbivores, mais pas leurs activités de prédation et ne conduirait pas à un meilleur contrôle de leurs populations : plus de prédateurs ne rimerait pas avec plus de prédation sur les herbivores ([Chapitre 1](#)). Il y a presque 50 ans, lors des premières mentions de l'hypothèse des ennemis naturels, le lien entre abondance, diversité et activité des ennemis naturels restait vague et Root (1973) affirmait que l'impact des ennemis naturels plus abondants sur les herbivores était difficile à évaluer. En effet, l'augmentation de l'abondance ou de la diversité des ennemis naturels peut conduire à de la prédation intragilde, où des interactions antagonistes entre ennemis naturels permettraient un relâchement du contrôle des prédateurs qu'ils opéreraient autrement seuls. Finke & Denno (2003) ont montré que lorsque deux prédateurs du delphaside du genre *Prokelisia* (l'araignée *Pardosa littoralis* et la punaise *Tytthus vagus*) étaient présents simultanément, la croissance de la population de l'herbivore était positive, alors qu'elle était négative en présence de l'un des deux prédateurs uniquement. De la même façon, des cas d'hyperparasitismes où des parasitoïdes libèrent les insectes herbivores du contrôle par leurs ennemis naturels, en les parasitant ou au travers de comportements d'interférence, ont été recensés et ont conduit à des pullulations de populations de ravageurs (Frago et al., 2012; Legault & James, 2018). L'augmentation de la diversité des forêts s'accompagne d'un plus

grand nombres d'abris exploitables par les proies pour se cacher des prédateurs. Les interactions qui peuvent avoir lieu entre les ennemis naturels, leurs proies et leurs environnements rend alors complexe les prédictions sur le contrôle potentiel des populations de ravageurs exotiques et peut expliquer pourquoi ce contrôle n'est pas systématiquement plus important que dans les forêts pures. Additionnellement, même lorsque les activités de prédation ou de parasitisme des ennemis naturels augmentent, il n'est pas garanti que cela conduise à une diminution significative des dégâts des ravageurs exotiques.

Il convient alors de considérer les facteurs qui pourraient expliquer que l'hypothèse des ennemis naturels ne s'appliqueraient pas de la même façon dans le cas de ravageurs natifs et exotiques. Pour que l'augmentation de l'abondance et de la diversité des ennemis naturels dans les forêts mélangées conduise effectivement à une augmentation du contrôle des populations de ravageurs exotiques, il faut que les ennemis naturels du milieu soient capables d'intégrer le ravageur envahissant dans leurs régimes alimentaires. Or l'absence de coévolution entre les ennemis naturels locaux et les ravageurs introduits est souvent une des causes mentionnées du succès des invasions d'insectes exotiques (Colautti et al., 2004; Roy et al., 2011) et Grabenweger et al. (2010) ont montré que l'absence d'ennemis naturels et les faibles taux de parasitisme sur la mineuse du marronnier *C. ohridella* par les parasitoïdes locaux pouvaient expliquer le succès de son invasion en Europe. De la même façon, la présence dans l'environnement de proies natives du milieu pourrait limiter la nécessité des ennemis naturels à intégrer des ravageurs envahissants à leurs gammes d'hôtes, bien que cet effet puisse être amené à changer à mesure que les populations de ravageurs envahissants se développent et colonisent le milieu (Cuthbert et al., 2018; Jaworski et al., 2013). Lorsque nous avons spécifiquement étudié l'effet de la diversité des forêts sur l'activité des ennemis naturels de la mineuse du marronnier ([Chapitre 3](#)), nous avons pu montrer que bien que la diversité en arbres augmentait l'activité des parasitoïdes, cela ne conduisait pas à une diminution des dégâts de ce ravageur exotique sur les marronniers. Weissflog et al. (2017) ont trouvé un résultat similaire en forêt tropicale, où les zones où la prédation par des ennemis naturels étaient plus élevée étaient également celle où l'herbivorie était la plus élevée.

Cependant, malgré la variabilité dans les résultats associant la diversité des arbres avec un meilleur contrôle des populations de ravageurs, plusieurs études, dont des méta-analyses, ont confirmé l'impact important qu'aurait les ennemis naturels dans la gestion des populations d'insectes herbivores (Dekeukeleire et al., 2019; Rosenheim, 1998; Vidal & Murphy, 2018) et la lutte biologique est généralement admise comme étant un moyen efficace de lutter contre les

invasions (Hajek et al., 2016; Hoddle, 2004; Messing & Wright, 2006). En complément de la lutte biologique classique, qui vise à introduire un ennemi naturel exotique pour lutter contre les ravageurs introduits (Seehausen et al., 2021), la lutte biologique par conservation vise à améliorer les capacités de contrôle des populations locales de ravageurs en conservant ou en restaurant des écosystèmes favorables aux ennemis naturels (Begg et al., 2017). Un exemple permettant d'illustrer le succès de ces formes de lutte biologique est celui du cynips du châtaigner *Dryocosmus kuriphilus*, dont les populations ont été régulées suite à l'introduction d'un parasitoïde exotique, *Torymus sinensis* (Gibbs et al., 2011). Des études ont également illustrés que des forêts plus diversifiées favoriseraient les ennemis naturels du cynips du châtaigner et diminueraient les dégâts subis par les arbres (Fernandez-Conradi et al., 2018; Guyot et al., 2015). Ces cas combinés de lutte biologique classique et de lutte biologique par conservation sur un ravageur exotique envahissant montrent que l'effet de l'introduction d'un ennemi naturel exotique sur un ravageur invasif pourrait être plus important dans un milieu diversifié, qui lui serait plus favorable. Par conséquent, bien que l'effet de la diversité des arbres sur les ennemis naturels ne se traduise pas systématiquement par un meilleur contrôle des populations de ravageurs exotiques, la littérature scientifique suggère que favoriser le développement des populations de prédateurs et de parasitoïdes natifs pourraient limiter les dégâts liés aux invasions d'herbivores exotiques envahissants. Même si les ennemis naturels peuvent ne pas être en mesure de significativement réduire les dégâts de ravageurs bien installé et dont les populations ont déjà fortement augmenté, comme c'est le cas pour la mineuse du marronnier dans les villes européennes (Chapitre 3), ils pourraient avoir un impact très important sur l'étape d'établissement des ravageurs exotiques. En effet, si les forêts mélangées supportent une plus grande diversité de prédateurs et de parasitoïdes, la probabilité que l'un d'entre eux soit capable de s'adapter et d'inclure un ravageur exotique dans son régime alimentaire augmente. L'hypothèse des ennemis naturels appliqués aux ravageurs exotiques envahissants pourrait alors avoir plus d'importance dans la limitation de l'établissement de nouvelles espèces que dans le contrôle des populations d'espèces déjà introduites.

Le rôle des arbres sur les ravageurs

Les forêts monospécifiques, des milieux plus attractifs pour les ravageurs ?

Un meilleur contrôle des populations par les herbivores en forêts mélangées n'est pas le seul effet que la diversité peut avoir sur les ravageurs exotiques envahissants. L'hypothèse de la concentration des ressources, définie par Root (Root, 1973), énonce que des ravageurs,

principalement les spécialistes (dont la gamme d'hôte est restreinte), ont plus tendance à immigrer vers et moins tendance à émigrer des milieux où les ressources sont plus facilement localisables (Jorge et al., 2014).

En accord avec cette hypothèse, nous avons trouvé que les dégâts de la cécidomyie du Douglas *C. pseudotsugae* étaient plus faibles lorsque les Douglas étaient entourés de voisins d'autres espèces, qui limitaient les capacités du ravageur à localiser l'arbre-hôte ([Chapitre 2](#)). Bien que la dynamique de l'invasion n'en est qu'à ses débuts en Belgique, ces résultats sont en adéquation avec plusieurs études ayant rapportés une diminution des dégâts de ravageurs envahissants dans des peuplements mélangés, en lien avec une diminution de l'apparence des arbres hôtes. Les dégâts du ravageur exotique *D. kuriphilus*, le cynips du châtaignier, étaient significativement plus faibles dans des parcelles à forte diversité en arbres et ces dégâts diminuaient à mesure que la taille de voisins hétérospécifiques augmentait (Guyot et al., 2015). Un résultat similaire sur la même espèce a été trouvé quelques années plus tard par Fernandez-Conradi et al. (2018). Cet effet semble également être présent dans le cas de ravageurs plus généralistes comme le scolyte *Pityogenes chalcographus*, qui a une probabilité plus importante de s'attaquer à des arbres plus apparents dans des mélanges (Berthelot et al., 2021). En milieu urbain, Garcia et al. (2022) ont montré une claire tendance pour une plus grande abondance du psylle du gommier *Glycaspis brimblecombei*, un ravageur exotique envahissant de l'eucalyptus, sur les arbres grandissant dans des forêts monospécifiques.

Cependant, nous n'avons pas trouvé d'effet de la diversité des arbres sur les dégâts de la mineuse du marronnier *C. ohridella* qui soit induit par ces mécanismes ascendants ([Chapitre 3](#)). De la même façon, Knight et al. (2013) ont montré que mélanger des frênes avec d'autres espèces d'arbres ne diminuait par la mortalité induite par l'agrile du frêne, *Agrilus planipennis*, mais qu'au contraire, la survie des arbres diminuait en lien avec une concentration des attaques sur les faibles nombres d'hôtes restants dans les parcelles mélangées. Par conséquent, bien que l'hypothèse de la concentration des ressources appliquée aux ravageurs exotiques envahissants ait reçu un certain support dans la récente littérature scientifique, il est important de noter qu'une variabilité dans les réponses des ravageurs à la diversité des forêts existe, et que d'autres facteurs écologiques peuvent rentrer en compte.

Une fois encore, il est légitime de se questionner sur la généralisation de l'hypothèse de la concentration des ressources et de l'apparence des hôtes aux ravageurs exotiques. Un régime alimentaire généraliste, bien qu'il ne soit pas systématique chez les insectes exotiques envahissants, est fréquemment indiqué comme une des raisons expliquant leurs succès dans de

nouveaux milieux (Peacock & Worner, 2008). L'hypothèse de la concentration des ressources a été initialement postulé comme ayant un effet plus important sur les ravageurs spécialistes, dont le spectre d'hôtes est limité. En effet, des ravageurs se nourrissant d'une gamme plus large d'espèces d'arbres pourrait percevoir les forêts mélangées comme des forêts « fonctionnellement » monospécifiques, ne contenant que des espèces d'arbres hôtes, voir même profiter de la diversité d'hôtes à travers un régime alimentaire plus variée (Lefcheck et al., 2013). Additionnellement, l'apparence des arbres non-hôtes ne limiterait la capacité des ravageurs exotiques à localiser leurs hôtes que si ces derniers utilisent des indices visuels ou olfactifs pour localiser leurs cibles. Par exemple, le bombyx disparate *Lymantria dispar* se disperse principalement par le vent, lorsque les larves de premier stade se laissent suspendre aux arbres par des fils de soies (Lance & Barbosa, 1982). La dispersion passive rend alors le rôle de l'apparence des arbres moins important, bien que de grands voisins hétérospécifiques ont plus de chances d'intercepter des insectes.

La réponse des ravageurs exotiques à la diversité forestière est donc probablement très variable en fonction de caractéristiques comme le régime alimentaire de l'envahisseur ou les méthodes utilisées pour localiser les ressources ou se disperser. Ces variables ont une importance tout aussi grande dans le cas de ravageurs natifs et exotiques, et il est selon moi important de considérer les traits biologiques et écologiques spécifiques aux ravageurs envahissants pour estimer l'effet qu'aura la diversité des arbres sur la réduction des dégâts qu'ils pourront causer.

Diversité des forêts et diversité des facteurs affectant les ravageurs exotiques

Dans cette thèse, nous nous sommes majoritairement concentrés sur des effets plus directs de la diversité des forêts sur les ravageurs exotiques, et notamment de l'importance de la diversité des arbres sur l'apparence des hôtes attaqués par des insectes herbivores. Cependant, il est important de noter que d'autres facteurs, eux-mêmes affectés par la diversité des forêts, peuvent influencer l'herbivorie par les ravageurs exotiques.

Par exemple, une des principales critiques faites aux études abordant l'effet de la diversité des forêts est qu'il est parfois compliqué, voire impossible, de différencier un effet propre de la diversité végétale d'un effet lié à l'identité des plantes présentes dans les mélanges. En effet, la probabilité qu'une communauté contenant plus d'espèces d'arbres contiennent une espèce aux traits particulièrement importants – comme un effet attractif sur les herbivores (Holmes & Barrett, 1997) – augmente nécessairement avec la diversité végétale. Toutes les espèces d'arbres ne réagissent pas obligatoirement de façon identique à une augmentation de la diversité

en arbre. Dans une étude conduite dans un dispositif expérimental d'étude de la diversité en arbres en Allemagne, il a été montré que des bouleaux subissaient moins de dégâts d'herbivorie dans des parcelles plus diversifiées, mais que cet effet ne s'appliquait pas si on réalisait la même expérience sur de l'érable (Sobek et al., 2009). Similairement, un phénomène de résistance par association contre le cynips du châtaigner *D. kuriphilus* n'a été détecté que lorsque les châtaigniers étaient mélangés avec des espèces décidues. Aucun effet de la diversité n'a été observé dans des mélanges de châtaigner et de pin (Fernandez-Conradi et al., 2018). L'identité des espèces d'arbres et les traits propres aux espèces impliquées semble donc jouer un important rôle dans les phénomènes de résistance par association et ne doivent donc pas être négligés lors des études sur la résistance des forêts mélangées aux attaques de ravageurs exotiques.

La résistance des plantes aux herbivores, qu'ils soient ravageurs ou non, est également liée aux traits des plantes qui réduisent les performances des insectes herbivores. Il s'agit par exemple de la dureté des feuilles, de la teneur en eau ou en nutriment des tissus végétaux ou encore de la présence de défenses physiques comme des épines. Ces facteurs de défense affectent les ravageurs natifs et sont également modifiés par le niveau de diversité des forêts, comme l'ont montré plusieurs études récentes (Bustos-Segura et al., 2017; Castagneyrol et al., 2018; Moreira et al., 2014; Rosado-Sánchez et al., 2018). Là où les défenses physiques affecteront théoriquement les ravageurs exotiques de la même façon que les ravageurs natifs, l'absence de co-évolution entre les insectes exotiques et leurs hôtes peuvent initialement rendre les défenses chimiques des arbres non-adaptées aux nouveaux ravageurs introduits (Erbilgin, 2019; Sakata et al., 2014).

La diversité peut donc impacter la qualité et l'accessibilité de la ressource nutritive utilisé par les ravageurs exotiques et donc affecter leurs performances et leurs dégâts.

Bien que les facteurs comme la qualité ou l'accessibilité à la ressource nutritive utilisé par les ravageurs exotiques n'ont pas pu être approfondis au cours de cette thèse, ils peuvent également être affecté par la diversité en arbres et impacter en retour les performances des ravageurs. Cependant, les caractéristiques biologiques et écologiques des ravageurs exotiques et, sur une échelle temporelle plus large, l'absence de co-évolution, rendent leurs réponses à ses facteurs encore variables et plus d'études semblent nécessaires pour identifier clairement les bénéfices de la diversité des forêts sur la lutte contre les ravageurs exotiques envahissants.

Futures recherches et applications pratiques

Nous avons mis en évidence que la diversité des forêts avait un effet positif sur les ennemis naturels des insectes herbivores ([Chapitre 1 et 3](#)) et qu'elle contribuait à diminuer les dégâts de certains ravageurs exotiques, à travers notamment d'une réduction de l'apparence des arbres hôtes ([Chapitre 2](#)). Ces résultats suggèrent que la gestion de la diversité forestière pourrait être un levier potentiel pour limiter les dégâts des ravageurs exotiques envahissants mais ils doivent toutefois être considéré avec précaution. En effet, le nombre encore trop faible d'études se concentrant sur l'effet de la diversité sur les dégâts de ravageur exotique envahissant empêche selon moi de tirer des conclusions trop catégoriques. Les réponses des forêts aux attaques de ravageurs exotiques peuvent fortement varier en fonction des espèces de ravageurs et d'arbres hôtes impliqués et plus de recherches sur les mécanismes responsables des phénomènes de résistance par association aux ravageurs exotiques sont sans doute nécessaire pour généraliser nos résultats et développer des applications pratiques.

Comme nous l'avons mentionné, les réponses des ravageurs exotiques sont très probablement dépendantes de l'insecte impliqué, ainsi que de son ou de ses hôtes potentiels et de l'identité des espèces intervenant dans les mélanges. L'augmentation du nombre d'articles cherchant à élucider l'effet des mélanges sur les ravageurs exotiques envahissants permettrait l'application de méthodes statistiques de synthèse, comme des méta-analyses, et dont les résultats pourraient mettre en avant des tendances globales ou des variables particulièrement importantes pour la compréhension des phénomènes de résistance par association aux ravageurs exotiques et sur lesquelles la recherche pourrait se concentrer dans le futur.

Une meilleure compréhension de l'importance relative de la diversité des forêts tout au long du processus d'invasion pourrait également être un sujet de recherche très intéressant. De l'introduction à la colonisation du milieu en passant par l'établissement, la diversité des forêts peut avoir des impacts très différents sur les populations de ravageurs exotiques et ses effets sont encore relativement peu étudiés. Par exemple, l'hypothèse des ennemis naturels et l'augmentation des performances des prédateurs et des parasitoïdes en forêts mélangées ont de fortes chances d'avoir un rôle plus important sur des faibles populations de ravageurs exotiques nouvellement introduits, comparé à des populations déjà bien établies et en passe de coloniser le milieu. Des études conduites année après année sur les fronts d'invasions de nouveaux ravageurs exotiques, bien que longues à maintenir, permettraient d'identifier le réel impact de la diversité des forêts sur l'herbivorie, au fur et à mesure du processus d'invasion. Cela permettrait par exemple d'apporter des éclaircissements sur le « paradoxe de l'invasion », qui

indique que des milieux diversifiés font face à plus d'introductions d'espèces exotiques que des milieux purs, mais que les espèces introduites ont moins de risque de s'y établir de façon pérenne. De la même façon, cela permettrait de mieux comprendre la dynamique temporelle des mécanismes associés à la résistance par association. Si un certain temps est nécessaire pour que les populations de ravageurs natifs s'adaptent aux nouvelles populations de ravageurs, le rôle de la diversité des forêts sur les capacités de localisation des hôtes par les ravageurs rentre probablement en jeu dès le début de l'invasion.

Peu d'études ont encore cherché à quantifier l'effet des ennemis naturels sur la réduction des dégâts des ravageurs exotiques. Malgré les preuves sur la validité de l'hypothèse des ennemis naturels en forêt, augmenter l'abondance ou la diversité des ennemis ne garantit pas systématiquement une augmentation de contrôle biologique des ravageurs exotiques, ni une diminution des dégâts. Par exemple, dans le cas de la mineuse du marronnier étudié dans le chapitre 3, les abondances de l'insecte étaient si élevées qu'une augmentation de l'activité des parasitoïdes n'était pas suffisante pour réellement réduire les dégâts de l'insecte. L'augmentation du contrôle par les ennemis naturels via la diversification des forêts pourrait donc avoir un effet plus important sur les populations de ravageurs nouvellement introduits que sur les populations qui ont déjà eu le temps de se développer à des abondances relativement importantes. Des expériences quantifiant précisément les dégâts des ravageurs en excluant ou non le contrôle par des ennemis naturels – en milieu contrôlé ou via des mailles fines autour des plantes par exemple – pourrait être conduite sur différents ravageurs exotiques et permettrait d'identifier l'importance exacte du contrôle par les ennemis naturels sur les dégâts de ravageurs exotiques.

Finalement, la réponse des ravageurs à la diversité forestière est probablement également influencée par le type de forêt dans lesquelles ils se trouvent. La forêt landaise, très monospécifique et composé presque exclusivement de pin maritime, ou les forêts urbaines, dont les arbres sont confrontés à un stress hydrique souvent important, ne sont pas comparable à une forêt primaire, dont la diversité forestière est déjà assez importante. Le phénomène de résistance par association et les hypothèses écologiques qui y sont associé ont été initialement identifiés dans des systèmes agricoles simples et facilement comparables entre eux, comprenant généralement une seule espèce de plante ainsi que des populations d'herbivore qui se renouvelle chaque année après les récoltes. Cependant, les forêts sont très différentes les unes des autres et cette diversité des forêts ajoute un niveau de complexité à la transposition des hypothèses écologiques étudiées dans cette thèse du milieu agricole au milieu forestier. Par conséquent, la

grande variabilité des nombreux facteurs impliqués dans le phénomène de résistance par association en forêt met potentiellement en avant l'importance de repreciser le cadre théorique associés à ce domaine de recherche, et pourrait permettre de mieux aborder le problème dans les recherches futures.

Conclusion

L'ensemble de nos résultats ont permis de mieux comprendre comment la diversité des forêts, dont les effets sur les ravageurs natifs sont déjà avérés, pourrait également affecter et limiter les dégâts des ravageurs exotiques envahissants. Nous avons pu évaluer l'effet de la diversité des forêts sur les ennemis naturels des ravageurs exotiques, de même que sur la disponibilité de la ressource utilisée par ses ravageurs. Nous avons apporté de nouvelles preuves, à travers une méta-analyse, de la validité de l'hypothèse des ennemis naturels, et de leurs rôles potentiels dans le contrôle des ravageurs. Nous avons également pu mettre en avant que la diversité des forêts conduit à une diminution de l'apparence des hôtes d'un insecte exotique envahissant et que la dilution de la ressource en hôte limite les infections par un pathogène exotique, apportant un support supplémentaire à l'hypothèse de la concentration des ressources appliqués aux ravageurs exotiques envahissants. En s'intéressant à la mineuse du marronnier, un ravageur exotique urbain, nous avons montré que même en ville, leurs lieux d'arrivée de prédilection, la diversité des forêts permet d'améliorer l'activité des ennemis naturels. Bien que l'activité de parasitisme n'était pas suffisante pour limiter les dégâts d'un insecte déjà bien installé en ville, elle pourrait jouer un rôle important dans l'empêchement de l'établissement de potentiels nouveaux ravageurs exotiques.

Nos résultats tendent donc à montrer que diversifier les forêts pourrait bien permettre de limiter les dégâts des ravageurs exotiques envahissants. La réponse des ravageurs exotiques à la diversité forestière est probablement influencée par les caractéristiques spécifiques au ravageur impliqué. Des ravageurs aux régimes alimentaires plus généralistes seront sans doute moins affectés par un effet de dilution d'une forêt mélangé si toutes les espèces d'arbres impliqués représentent des hôtes potentiels. Des ravageurs aux capacités de dispersion élevée seront probablement plus impactés par la diversité végétale à l'échelle du paysage que la diversité plus locale. Des ravageurs qui ne se serviraient pas de signaux visuelles pour repérer leurs hôtes répondront moins au changement d'apparence des hôtes dans des peuplements mixtes. Comme souvent en écologie, la réponse des ravageurs exotiques à la diversité des forêts est donc complexe.

Il est important de noter que nos travaux présentent également certaines limites. Par exemple, aucun des ravageurs exotiques sur lesquelles nous avons travaillé ne présentait un régime alimentaire généraliste. Hors les hypothèses que nous avons étudiées, notamment celle de la concentration des ressources, indique une réponse différente des insectes spécialistes et généralistes à l'augmentation de la diversité des forêts, avec un effet plus fort sur les spécialistes. De plus, même si la diversité des forêts s'est avéré augmenté l'activité des ennemis naturels des ravageurs exotiques envahissants, cela n'a pas conduit à une diminution significative des dégâts d'herbivorie, comme prédit par l'hypothèse des ennemis naturels. Même si nous avons testé cette hypothèse sur un ravageur exotique déjà bien installé en milieu urbain, il est probable que l'augmentation de l'activité des ennemis naturels seul ne suffisent pas à limiter l'expansion d'insectes capable de rapidement coloniser et étendre leurs populations dans de nouveaux milieux.

Nos travaux ont toutefois mis en avant des effets globalement positifs de la diversité des forêts sur les performances des ravageurs exotiques envahissants. Diversifier les forêts apporte également d'autres bénéfices avérés aux forêts, comme une meilleure résistance aux attaques de ravageurs natifs (Guyot et al., 2015; Jactel et al., 2017, 2021), une amélioration de la croissance des espèces en mélange (Thompson et al., 2014), une plus grande abondance de pollinisateurs (Taki et al., 2013), un meilleur fonctionnement des communautés de micro-organismes du sol (Alberti et al., 2017; Maxwell et al., 2020) et bien d'autres (see Brockerhoff et al., 2017). Par conséquent, bien que les effets de la diversité sur les ravageurs exotiques n'ont encore été que peu étudiés et que le passage de forêts monospécifiques à mélangés puisse représenter des problèmes de gestions (comme la réduction de la densité d'une espèce d'intérêt aux profit de plusieurs espèces différentes), la diversification des forêts apparait comme une piste prometteuse pour permettre aux forêts de mieux faire face aux changements globaux et aux problèmes que cela posera aux forêts et aux gestionnaires dans le futur.

6. Références

- Alberti, G., Nock, C., Fornasier, F., Scherer-Lorenzen, M., De Nobile, M., Peressotti, A., Hoenig, L., Bruelheide, H., & Bauhus, J. (2017). Tree functional diversity influences belowground ecosystem functioning. *Applied Soil Ecology*, *120*, 160–168.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.07.038>
- Almeida, R. P. P., Blua, M. J., Lopes, J. R. S., & Purcell, A. H. (2005). Vector Transmission of *Xylella fastidiosa*: Applying Fundamental Knowledge to Generate Disease Management Strategies. *Annals of the Entomological Society of America*, *98*(6), 775–786.
[https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2005\)098\[0775:VTOXFA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2005)098[0775:VTOXFA]2.0.CO;2)
- Ampoorter, E., Barbaro, L., Jactel, H., Baeten, L., Boberg, J., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Dawud, S. M., Deconchat, M., Smedt, P. D., Wandeler, H. D., Guyot, V., Hättenschwiler, S., Joly, F.-X., Koricheva, J., Milligan, H., Muys, B., Nguyen, D., ... Allan, E. (2020). Tree diversity is key for promoting the diversity and abundance of forest-associated taxa in Europe. *Oikos*, *129*(2), 133–146. <https://doi.org/10.1111/oik.06290>
- Andersen, M. C., Adams, H., Hope, B., & Powell, M. (2004). Risk Assessment for Invasive Species. *Risk Analysis*, *24*(4), 787–793. <https://doi.org/10.1111/j.0272-4332.2004.00478.x>
- Asbeck, T., Pyttel, P., Frey, J., & Bauhus, J. (2019). Predicting abundance and diversity of tree-related microhabitats in Central European montane forests from common forest attributes. *Forest Ecology and Management*, *432*, 400–408. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.043>
- Augustin, S., Guichard, S., Heitland, W., Freise, J., Svatoš, A., & Gilbert, M. (2009). Monitoring and dispersal of the invading Gracillariidae *Cameraria ohridella*. *Journal of Applied Entomology*, *133*(1), 58–66. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2008.01333.x>
- Aukema, J. E., Leung, B., Kovacs, K., Chivers, C., Britton, K. O., Englin, J., Frankel, S. J., Haight, R. G., Holmes, T. P., Liebhold, A. M., McCullough, D. G., & Holle, B. V. (2011). Economic Impacts of Non-Native Forest Insects in the Continental United States. *PLOS ONE*, *6*(9), e24587. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024587>
- Baker, R., Caffier, D., Choiseul, J., De Clercq, P., Dormannsne-Simon, E., Gerowitt, B., Karadjova, O., Lövei, G., Oude Lansink, A., Makowski, D., Manceau, C., Manici, L., Perdikis, D., Porta Puglia, A., Schans, J., Schrader, G., Robert, S., Strömberg, A., Tiilikkala, K., & Vloutoglou, I. (2009). *Evaluation of a pest risk analysis on Thaumetopoea processionea L., the oak processionary moth, prepared by the UK and extension of its scope to the EU territory.*

- Barbosa, P., Hines, J., Kaplan, I., Martinson, H., Szczepaniec, A., & Szendrei, Z. (2009). Associational Resistance and Associational Susceptibility: Having Right or Wrong Neighbors. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 1–20. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120242>
- Batáry, P., Fronczek, S., Normann, C., Scherber, C., & Tschardtke, T. (2014). How do edge effect and tree species diversity change bird diversity and avian nest survival in Germany's largest deciduous forest? *Forest Ecology and Management*, 319, 44–50. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.004>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bauhus, J., Meer, P. van der, & Kanninen, M. (2010). *Ecosystem goods and services from plantation forests*. Earthscan. <https://cgspace.cgiar.org/handle/10568/20503>
- Becerra, J. X. (2015). On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(19), 6098–6103. <https://doi.org/10.1073/pnas.1418643112>
- Bellone, D., Björkman, C., & Klapwijk, M. J. (2020). Top-down pressure by generalist and specialist natural enemies in relation to habitat heterogeneity and resource availability. *Basic and Applied Ecology*, 43, 16–26. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.10.005>
- Bennett, A. B., & Gratton, C. (2012). Local and landscape scale variables impact parasitoid assemblages across an urbanization gradient. *Landscape and Urban Planning*, 104(1), 26–33. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.09.007>
- Berthelot, S., Frühbrodt, T., Hajek, P., Nock, C. A., Dormann, C. F., Bauhus, J., & Fründ, J. (2021). Tree diversity reduces the risk of bark beetle infestation for preferred conifer species, but increases the risk for less preferred hosts. *Journal of Ecology*, 109(7), 2649–2661. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13672>
- Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. J. H., & Tschardtke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings. Biological Sciences*, 273(1595), 1715–1727. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>

- Björkman, C., Berggren, Å., & Bylund, H. (2011). Causes behind insect folivory patterns in latitudinal gradients. *Journal of Ecology*, *99*(2), 367–369. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01707.x>
- Black, B. A., Shaw, D. C., & Stone, J. K. (2010). Impacts of Swiss needle cast on overstory Douglas-fir forests of the western Oregon Coast Range. *Forest Ecology and Management*, *259*(8), 1673–1680. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.047>
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, *26*(7), 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Blair, A., Ritz, B., Wesseling, C., & Freeman, L. B. (2015). Pesticides and human health. *Occupational and Environmental Medicine*, *72*(2), 81–82. <https://doi.org/10.1136/oemed-2014-102454>
- Bommarco, R., & Banks, J. (2003). Scale as modifier in vegetation diversity experiments: Effects on herbivores and predators. *Oikos*, *102*, 440–448. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0579.2003.12578.x>
- Boyd, I. L., Freer-Smith, P. H., Gilligan, C. A., & Godfray, H. C. J. (2013). The Consequence of Tree Pests and Diseases for Ecosystem Services. *Science*, *342*(6160), 1235773. <https://doi.org/10.1126/science.1235773>
- Branco, M., Nunes, P., Roques, A., Fernandes, M. R., Orazio, C., & Jactel, H. (2019). Urban trees facilitate the establishment of non-native forest insects. *NeoBiota*, *52*, 25–46. <https://doi.org/10.3897/neobiota.52.36358>
- Brockerhoff, E., Bain, J., Kimberley, M., & Knizek, M. (2006). Interception frequency of exotic bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytinae) and relationship with establishment in New Zealand and worldwide. *Canadian Journal of Forest Research*, *36*, 289–298.
- Brockerhoff, E. G., Barbaro, L., Castagneyrol, B., Forrester, D. I., Gardiner, B., González-Olabarria, J. R., Lyver, P. O., Meurisse, N., Oxbrough, A., Taki, H., Thompson, I. D., van der Plas, F., & Jactel, H. (2017). Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation*, *26*(13), 3005–3035. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1453-2>

- Brockerhoff, E. G., & Liebhold, A. M. (2017). Ecology of forest insect invasions. *Biological Invasions*, 19(11), 3141–3159. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1514-1>
- Burkman, C. E., & Gardiner, M. M. (2014). Urban greenspace composition and landscape context influence natural enemy community composition and function. *Biological Control*, 75, 58–67. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.02.015>
- Bustos-Segura, C., Poelman, E. H., Reichelt, M., Gershenzon, J., & Gols, R. (2017). Intraspecific chemical diversity among neighbouring plants correlates positively with plant size and herbivore load but negatively with herbivore damage. *Ecology Letters*, 20(1), 87–97. <https://doi.org/10.1111/ele.12713>
- Cappuccino, N., Houle, M.-J., & Stein, J. (1999). The influence of understory nectar resources on parasitism of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana* in the field. *Agricultural and Forest Entomology*, 1(1), 33–36. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.1999.00009.x>
- Castagneyrol, B., Bonal, D., Damien, M., Jactel, H., Meredieu, C., Muiruri, E. W., & Barbaro, L. (2017). Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory. *Ecology and Evolution*, 7(10), 3520–3531. <https://doi.org/10.1002/ece3.2950>
- Castagneyrol, B., Giffard, B., Péré, C., & Jactel, H. (2013). Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. *Journal of Ecology*, 101(2), 418–429. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12055>
- Castagneyrol, B., & Jactel, H. (2012). Unraveling plant–animal diversity relationships: A meta-regression analysis. *Ecology*, 93(9), 2115–2124. <https://doi.org/10.1890/11-1300.1>
- Castagneyrol, B., Kozlov, M. V., Poeydebat, C., Toïgo, M., & Jactel, H. (2020). Associational resistance to a pest insect fades with time. *Journal of Pest Science*, 93(1), 427–437. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01148-y>
- Castagneyrol, B., Moreira, X., & Jactel, H. (2018). Drought and plant neighbourhood interactively determine herbivore consumption and performance. *Scientific Reports*, 8(1), 5930. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24299-x>
- Cohen, J. (1988). *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. Routledge. <https://doi.org/10.4324/9780203771587>

- Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 7(8), 721–733.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00616.x>
- Condrashoff, S. F. (1961). Description and Morphology of the Immature Stages of Three Closely Related Species of *Contarinia* Rond. (Diptera: Cecidomyiidae) from Galls on Douglas-fir Needles 1. *The Canadian Entomologist*, 93(10), 833–851. <https://doi.org/10.4039/Ent93833-10>
- Cooper, H., & Hedges, L. V. (Eds.). (1994). *The handbook of research synthesis* (pp. xvi, 573). Russell Sage Foundation.
- Cudlín, P., Seják, J., Pokorný, J., Albrechtová, J., Bastian, O., & Marek, M. (2013). Chapter 24—Forest Ecosystem Services Under Climate Change and Air Pollution. In R. Matyssek, N. Clarke, P. Cudlin, T. N. Mikkelsen, J.-P. Tuovinen, G. Wieser, & E. Paoletti (Eds.), *Developments in Environmental Science* (Vol. 13, pp. 521–546). Elsevier.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-08-098349-3.00024-4>
- Cuthbert, R. N., Dickey, J. W. E., McMorrow, C., Lavery, C., & Dick, J. T. A. (2018). Resistance is futile: Lack of predator switching and a preference for native prey predict the success of an invasive prey species. *Royal Society Open Science*, 5(8), 180339.
<https://doi.org/10.1098/rsos.180339>
- Dale, A. G., & Frank, S. D. (2014). Urban warming trumps natural enemy regulation of herbivorous pests. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 24(7), 1596–1607. <https://doi.org/10.1890/13-1961.1>
- Dale, A. G., & Frank, S. D. (2017). Warming and drought combine to increase pest insect fitness on urban trees. *PLOS ONE*, 12(3), e0173844. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173844>
- Damien, M., Jactel, H., Meredieu, C., Régolini, M., van Halder, I., & Castagneyrol, B. (2016). Pest damage in mixed forests: Disentangling the effects of neighbor identity, host density and host apparency at different spatial scales. *Forest Ecology and Management*, 378, 103–110.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.025>
- de Groot, R. S., Wilson, M. A., & Boumans, R. M. J. (2002). A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics*, 41(3), 393–408. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(02\)00089-7](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(02)00089-7)

- De Ros, G., Conci, S., Pantezzi, T., & Savini, G. (2015). The economic impact of invasive pest *Drosophila suzukii* on berry production in the Province of Trento, Italy. *Journal of Berry Research*, 5(2), 89–96. <https://doi.org/10.3233/JBR-150092>
- Dekeukeleire, D., van Schroyen Lantman, I. M., Hertzog, L. R., Vandegheuchte, M. L., Strubbe, D., Vantieghem, P., Martel, A., Verheyen, K., Bonte, D., & Lens, L. (2019). Avian top-down control affects invertebrate herbivory and sapling growth more strongly than overstorey species composition in temperate forest fragments. *Forest Ecology and Management*, 442, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.055>
- Deschka, G., & Dimić, N. (1986). *Cameraria ohridella* sp. N. (Lep., Lithocolletidae) from Macedonia, Yugoslavia. *Acta Entomologica Jugoslavica*, 22, 11–23.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668–6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>
- Diagne, C., Leroy, B., Vaissière, A.-C., Gozlan, R. E., Roiz, D., Jarić, I., Salles, J.-M., Bradshaw, C. J. A., & Courchamp, F. (2021). High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 592(7855), 571–576. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6>
- Dulaurent, A.-M., Porté, A. J., van Halder, I., Vétillard, F., Menassieu, P., & Jactel, H. (2012). Hide and seek in forests: Colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agricultural and Forest Entomology*, 14(1), 19–27. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00549.x>
- Endara, M.-J., & Coley, P. D. (2011). The resource availability hypothesis revisited: A meta-analysis. *Functional Ecology*, 25(2), 389–398. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x>
- Erbilgin, N. (2019). Phytochemicals as mediators for host range expansion of a native invasive forest insect herbivore. *New Phytologist*, 221(3), 1268–1278. <https://doi.org/10.1111/nph.15467>
- Esquivel-Gómez, L., Abdala-Roberts, L., Pinkus-Rendón, M., & Parra-Tabla, V. (2017). Effects of tree species diversity on a community of weaver spiders in a tropical forest plantation. *Biotropica*, 49(1), 63–70. <https://doi.org/10.1111/btp.12352>

- Feeny, P. (1970). Seasonal Changes in Oak Leaf Tannins and Nutrients as a Cause of Spring Feeding by Winter Moth Caterpillars. *Ecology*, 51(4), 565–581.
<https://doi.org/10.2307/1934037>
- Fernandez-Conradi, P., Borowiec, N., Capdevielle, X., Castagneyrol, B., Maltoni, A., Robin, C., Selvi, F., Van Halder, I., Vétillard, F., & Jactel, H. (2018). Plant neighbour identity and invasive pathogen infection affect associational resistance to an invasive gall wasp. *Biological Invasions*, 20(6), 1459–1473. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1637-4>
- Fernandez-Conradi, P., Jactel, H., Robin, C., Tack, A. J. M., & Castagneyrol, B. (2018). Fungi reduce preference and performance of insect herbivores on challenged plants. *Ecology*, 99(2), 300–311. <https://doi.org/10.1002/ecy.2044>
- Fieberg, J., & Ellner, S. P. (2001). Stochastic matrix models for conservation and management: A comparative review of methods. *Ecology Letters*, 4(3), 244–266.
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00202.x>
- Field, E., Castagneyrol, B., Gibbs, M., Jactel, H., Barsoum, N., Schönrogge, K., & Hector, A. (2020). Associational resistance to both insect and pathogen damage in mixed forests is modulated by tree neighbour identity and drought. *Journal of Ecology*, 108(4), 1511–1522.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13397>
- Finke, D. L., & Denno, R. F. (2003). Intra-guild predation relaxes natural enemy impacts on herbivore populations. *Ecological Entomology*, 28(1), 67–73. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00475.x>
- Finke, D. L., & Denno, R. F. (2004). Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature*, 429(6990), 407–410. <https://doi.org/10.1038/nature02554>
- Floater, G. J., & Zalucki, M. P. (2000). Habitat structure and egg distributions in the processionary caterpillar *Ochrogaster lunifer*: Lessons for conservation and pest management. *Journal of Applied Ecology*, 37(1), 87–99. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00468.x>
- Foo, C. H. (2016). Linking forest naturalness and human wellbeing—A study on public’s experiential connection to remnant forests within a highly urbanized region in Malaysia. *Urban Forestry & Urban Greening*, 16, 13–24. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2016.01.005>

- Fortuna, T. M., Le Gall, P., Mezdour, S., & Calatayud, P.-A. (2022). Impact of invasive insects on native insect communities. *Current Opinion in Insect Science*, *51*, 100904.
<https://doi.org/10.1016/j.cois.2022.100904>
- Frago, E., Pujade-Villar, J., Guara, M., & Selfa, J. (2012). Hyperparasitism and seasonal patterns of parasitism as potential causes of low top-down control in *Euproctis chrysorrhoea* L. (Lymantriidae). *Biological Control*, *60*(2), 123–131.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.11.013>
- Francis, ert, & Chadwick, M. (2013). *Urban Ecosystems: Understanding the Human Environment* (Routledge). <https://www.routledge.com/Urban-Ecosystems-Understanding-the-Human-Environment/Francis-Chadwick/p/book/9780415698030>
- Francis, R. A., & Chadwick, M. A. (2015). Urban invasions: Non-native and invasive species in cities. *Geography*, *100*(3), 144–151. <https://doi.org/10.1080/00167487.2015.12093969>
- Freise, J., Heitland, W., & Toševski, I. (2002). Parasitism of the horse chestnut leaf miner, *Cameraria ohridella* Deschka and Dimic (Lep., Gracillariidae), in Serbia and Macedonia. *Anzeiger Für Schädlingskunde = Journal of Pest Science*. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0280.2002.02046.x>
- Fridley, J. D., Stachowicz, J. J., Naeem, S., Sax, D. F., Seabloom, E. W., Smith, M. D., Stohlgren, T. J., Tilman, D., & Holle, B. V. (2007). The Invasion Paradox: Reconciling Pattern and Process in Species Invasions. *Ecology*, *88*(1), 3–17. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[3:TIPRPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[3:TIPRPA]2.0.CO;2)
- Garcia, A., Vaz, P. G., Franco, J. C., Nunes, P., Jactel, H., & Branco, M. (2022). Urban tree isolation affects the abundance of its pests and their natural enemies. *Landscape and Urban Planning*, *227*, 104515. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2022.104515>
- García-Guzmán, G., & Dirzo, R. (2004). Incidence of Leaf Pathogens in the Canopy of a Mexican Tropical Wet Forest. *Plant Ecology*, *172*(1), 41–50.
- Gascoigne, J. C., & Lipcius, R. N. (2004). Allee effects driven by predation. *Journal of Applied Ecology*, *41*(5), 801–810. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00944.x>
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, *405*(6783), 220–227.
<https://doi.org/10.1038/35012228>

- Gibbs, M., Schönrogge, K., Alma, A., Melika, G., Quacchia, A., Stone, G. N., & Aebi, A. (2011). *Torymus sinensis*: A viable management option for the biological control of *Dryocosmus kuriphilus* in Europe? *BioControl*, 56(4), 527–538. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9364-8>
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., Peres, C. A., Bradshaw, C. J. A., Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., & Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478(7369), 378–381. <https://doi.org/10.1038/nature10425>
- Gilbert, M., Svatoš, A., Lehmann, M., & Bacher, S. (2003). Spatial patterns and infestation processes in the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*: A tale of two cities. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 107(1), 25–37. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2003.00038.x>
- Girardo, S., Kenis, M., & Quicke, D. L. J. (2006). Recruitment of native parasitoids by an exotic leaf miner, *Cameraria ohridella*: Host-parasitoid synchronization and influence of the environment. *Agricultural and Forest Entomology*, 8(1), 49–56. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9555.2006.00281.x>
- Girardo, S., Quicke, D. L. J., & Kenis, M. (2007). Factors favouring the development and maintenance of outbreaks in an invasive leaf miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae): a life table study. *Agricultural and Forest Entomology*, 9(2), 141–158. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2007.00327.x>
- Girardo, S., Tomov, R., Eschen, R., Quicke, D. L. J., & Kenis, M. (2007). Two methods of assessing the mortality factors affecting the larvae and pupae of *Cameraria ohridella* in the leaves of *Aesculus hippocastanum* in Switzerland and Bulgaria. *Bulletin of Entomological Research*, 97(5), 445–453. <https://doi.org/10.1017/S0007485307005111>
- Girardo, S., Volter, L., Tomov, R., Quicke, D., & Kenis, M. (2007). Variations in parasitism in sympatric populations of three invasive leaf miners. *Journal of Applied Entomology*, 131, 603–612. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2007.01146.x>
- Glynn, C., Herms, D. A., Orians, C. M., Hansen, R. C., & Larsson, S. (2007). Testing the growth–differentiation balance hypothesis: Dynamic responses of willows to nutrient availability. *New Phytologist*, 176(3), 623–634. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02203.x>

- Gossner, M. M., Beenken, L., Arend, K., Begerow, D., & Peršoh, D. (2021). Insect herbivory facilitates the establishment of an invasive plant pathogen. *ISME Communications*, 1(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s43705-021-00004-4>
- Grabenweger, G. (2003). Parasitism of different larval stages of *Cameraia ohridella*. *Biocontrol*, 48, 671–684. <https://doi.org/10.1023/A:1026382300496>
- Grabenweger, G. (2004). Poor control of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae), by native European parasitoids: a synchronisation problem. *EJE*, 101(1), 189–192. <https://doi.org/10.14411/eje.2004.023>
- Grabenweger, G., Avtzis, N., Girardoz, S., Hrasovec, B., Tomov, R., & Kenis, M. (2005). Parasitism of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) in natural and artificial horse-chestnut stands in the Balkans. *Agricultural and Forest Entomology*, 7(4), 291–296. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9555.2005.00269.x>
- Grabenweger, G., Kehrl, P., Schlick-Steiner, B., Steiner, F., Stolz, M., & Bacher, S. (2005). Predator complex of the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*: Identification and impact assessment. *Journal of Applied Entomology*, 129(7), 353–362. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2005.00973.x>
- Grabenweger, G., Kehrl, P., Zweimüller, I., Augustin, S., Avtzis, N., Bacher, S., Freise, J., Girardoz, S., Guichard, S., Heitland, W., Lethmayer, C., Stolz, M., Tomov, R., Volter, L., & Kenis, M. (2010). Temporal and spatial variations in the parasitoid complex of the horse chestnut leafminer during its invasion of Europe. *Biological Invasions*, 12(8), 2797–2813.
- Griscom, B. W., Adams, J., Ellis, P. W., Houghton, R. A., Lomax, G., Miteva, D. A., Schlesinger, W. H., Shoch, D., Siikamäki, J. V., Smith, P., Woodbury, P., Zganjar, C., Blackman, A., Campari, J., Conant, R. T., Delgado, C., Elias, P., Gopalakrishna, T., Hamsik, M. R., ... Fargione, J. (2017). Natural climate solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(44), 11645–11650. <https://doi.org/10.1073/pnas.1710465114>
- Grossman, J. J., Vanhellefont, M., Barsoum, N., Bauhus, J., Bruelheide, H., Castagneyrol, B., Cavender-Bares, J., Eisenhauer, N., Ferlian, O., Gravel, D., Hector, A., Jactel, H., Kreft, H., Mereu, S., Messier, C., Muys, B., Nock, C., Paquette, A., Parker, J., ... Verheyen, K. (2018). Synthesis and future research directions linking tree diversity to growth, survival, and damage in a global network of tree diversity experiments. *Environmental and Experimental Botany*, 152, 68–89. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.12.015>

- Grünig, M., Mazzi, D., Calanca, P., Karger, D. N., & Pellissier, L. (2020). Crop and forest pest metawebs shift towards increased linkage and suitability overlap under climate change. *Communications Biology*, 3(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-0962-9>
- Gurevitch, J., & Hedges, L. V. (1999). Statistical Issues in Ecological Meta-Analyses. *Ecology*, 80(4), 1142–1149. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1142:SIHEMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1142:SIHEMA]2.0.CO;2)
- Guyot, V., Castagneyrol, B., Vialatte, A., Deconchat, M., & Jactel, H. (2016). Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe. *Biology Letters*, 12(4), 20151037. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.1037>
- Guyot, V., Castagneyrol, B., Vialatte, A., Deconchat, M., Selvi, F., Bussotti, F., & Jactel, H. (2015). Tree Diversity Limits the Impact of an Invasive Forest Pest. *PLOS ONE*, 10(9), e0136469. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136469>
- Guyot, V., Jactel, H., Imbaud, B., Burnel, L., Castagneyrol, B., Heinz, W., Deconchat, M., & Vialatte, A. (2019). Tree diversity drives associational resistance to herbivory at both forest edge and interior. *Ecology and Evolution*, 9(16), 9040–9051. <https://doi.org/10.1002/ece3.5450>
- Haack, R. A., Hérard, F., Sun, J., & Turgeon, J. J. (2010). Managing invasive populations of Asian longhorned beetle and citrus longhorned beetle: A worldwide perspective. *Annual Review of Entomology*, 55, 521–546. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085427>
- Haase, J., Castagneyrol, B., Cornelissen, J. H. C., Ghazoul, J., Kattge, J., Koricheva, J., Scherer-Lorenzen, M., Morath, S., & Jactel, H. (2015). Contrasting effects of tree diversity on young tree growth and resistance to insect herbivores across three biodiversity experiments. *Oikos*, 124(12), 1674–1685. <https://doi.org/10.1111/oik.02090>
- Haight, R. G., Homans, F. R., Horie, T., Mehta, S. V., Smith, D. J., & Venette, R. C. (2011). Assessing the Cost of an Invasive Forest Pathogen: A Case Study with Oak Wilt. *Environmental Management*, 47(3), 506–517. <https://doi.org/10.1007/s00267-011-9624-5>
- Hajek, A. E., Hurley, B. P., Kenis, M., Garnas, J. R., Bush, S. J., Wingfield, M. J., van Lenteren, J. C., & Cock, M. J. W. (2016). Exotic biological control agents: A solution or contribution to arthropod invasions? *Biological Invasions*, 18(4), 953–969. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1075-8>

- Hambäck, P. A., & Englund, G. (2005). Patch area, population density and the scaling of migration rates: The resource concentration hypothesis revisited. *Ecology Letters*, 8(10), 1057–1065. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00811.x>
- Hansen, E. M., Stone, J. K., Capitano, B. R., Rosso, P., Sutton, W., Winton, L., Kanaskie, A., & McWilliams, M. G. (2000). Incidence and Impact of Swiss Needle Cast in Forest Plantations of Douglas-fir in Coastal Oregon. *Plant Disease*, 84(7), 773–778. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.7.773>
- Hantsch, L., Bien, S., Radatz, S., Braun, U., Auge, H., & Bruelheide, H. (2014). Tree diversity and the role of non-host neighbour tree species in reducing fungal pathogen infestation. *Journal of Ecology*, 102(6), 1673–1687. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12317>
- Hantsch, L., Braun, U., Scherer-Lorenzen, M., & Bruelheide, H. (2013). Species richness and species identity effects on occurrence of foliar fungal pathogens in a tree diversity experiment. *Ecosphere*, 4(7), art81. <https://doi.org/10.1890/ES13-00103.1>
- Hargreaves, A. L., Suárez, E., Mehltreter, K., Myers-Smith, I., Vanderplank, S. E., Slinn, H. L., Vargas-Rodriguez, Y. L., Haeussler, S., David, S., Muñoz, J., Almazán-Núñez, R. C., Loughnan, D., Benning, J. W., Moeller, D. A., Brodie, J. F., Thomas, H. J. D., & M, P. A. M. (2019). Seed predation increases from the Arctic to the Equator and from high to low elevations. *Science Advances*, 5(2), eaau4403. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau4403>
- Harris, M. O., & Rose, S. (1990). Chemical, Color, and Tactile Cues Influencing Oviposition Behavior of the Hessian Fly (Diptera: Cecidomyiidae). *Environmental Entomology*, 19(2), 303–308. <https://doi.org/10.1093/ee/19.2.303>
- Hedges, L., V., & Olkin, I. (1985). *Statistical methods for meta-analysis*.
- Hermes, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67(3), 283–335.
- Hermes, D. A., & McCullough, D. G. (2014). Emerald ash borer invasion of North America: History, biology, ecology, impacts, and management. *Annual Review of Entomology*, 59, 13–30. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011613-162051>
- Herz, A., & Heitland, W. (n.d.). Species diversity and niche separation of cocoon parasitoids in different forest types with endemic populations of their host, the Common Pine Sawfly

- Diprion pini (Hymenoptera: Diprionidae). *European Journal of Entomology (Czech Republic)*. Retrieved August 18, 2022, from <http://www.eje.cz/scripts/content.php>
- Hillebrand, H. (2004). On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, *163*(2), 192–211. <https://doi.org/10.1086/381004>
- Himanen, S. J., Bui, T. N. T., Maja, M. M., & Holopainen, J. K. (2015). Utilizing associational resistance for biocontrol: Impacted by temperature, supported by indirect defence. *BMC Ecology*, *15*(1), 16. <https://doi.org/10.1186/s12898-015-0048-6>
- Hobson, K. A., & Bayne, E. (2000). Breeding Bird Communities in Boreal Forest of Western Canada: Consequences of “Unmixing” the Mixedwoods. *The Condor*, *102*(4), 759–769. <https://doi.org/10.1093/condor/102.4.759>
- Hodde, M. (2004). Restoring Balance: Using Exotic Species to Control Invasive Exotic Species. *Conservation Biology*, *18*, 38–49. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00249.x>
- Holmes, D. M., & Barrett, G. W. (1997). Japanese Beetle (*Popillia japonica*) Dispersal Behavior in Intercropped vs. Monoculture Soybean Agroecosystems. *The American Midland Naturalist*, *137*(2), 312–319. <https://doi.org/10.2307/2426850>
- Holmes, S. B., & MacQuarrie, C. J. K. (2016). Chemical control in forest pest management. *The Canadian Entomologist*, *148*(S1), S270–S295. <https://doi.org/10.4039/tce.2015.71>
- Hood, I. A., & Kimberley, M. O. (2005). Douglas fir provenance susceptibility to Swiss needle cast in New Zealand. *Australasian Plant Pathology*, *34*(1), 57–62. <https://doi.org/10.1071/AP04080>
- Hopper, K. R., & Roush, R. T. (1993). Mate finding, dispersal, number released, and the success of biological control introductions. *Ecological Entomology*, *18*(4), 321–331. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1993.tb01108.x>
- Hufbauer, R. A., & Torchin, M. E. (2007). Integrating Ecological and Evolutionary Theory of Biological Invasions. In W. Nentwig (Ed.), *Biological Invasions* (pp. 79–96). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_6
- Hughes, A. R. (2012). A neighboring plant species creates associational refuge for consumer and host. *Ecology*, *93*(6), 1411–1420. <https://doi.org/10.1890/11-1555.1>

- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 10–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>
- Hunter, M. D., & Price, P. W. (1992). Playing Chutes and Ladders: Heterogeneity and the Relative Roles of Bottom-Up and Top-Down Forces in Natural Communities. *Ecology*, 73(3), 724–732.
- Ioos, R., Fabre, B., Saurat, C., Fourrier, C., Frey, P., & Marçais, B. (2010). Development, comparison, and validation of real-time and conventional PCR tools for the detection of the fungal pathogens causing brown spot and red band needle blights of pine. *Phytopathology*, 100(1), 105–114. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-100-1-0105>
- Jactel, H., Bauhus, J., Boberg, J., Bonal, D., Castagneyrol, B., Gardiner, B., Gonzalez-Olabarria, J. R., Koricheva, J., Meurisse, N., & Brockerhoff, E. G. (2017). Tree Diversity Drives Forest Stand Resistance to Natural Disturbances. *Current Forestry Reports*, 3(3), 223.
- Jactel, H., Birgersson, G., Andersson, S., & Schlyter, F. (2011a). Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia*, 166(3), 703–711.
- Jactel, H., Birgersson, G., Andersson, S., & Schlyter, F. (2011b). Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia*, 166(3), 703–711. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1918-z>
- Jactel, H., & Brockerhoff, E. G. (2007). Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, 10(9), 835–848. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01073.x>
- Jactel, H., Desprez-Loustau, M.-L., Battisti, A., Brockerhoff, E., Santini, A., Stenlid, J., Björkman, C., Branco, M., Dehnen-Schmutz, K., Douma, J. C., Drakulic, J., Drizou, F., Eschen, R., Franco, J. C., Gossner, M. M., Green, S., Kenis, M., Klapwijk, M. J., Liebhold, A. M., ... Zalucki, M. P. (2020). Pathologists and entomologists must join forces against forest pest and pathogen invasions. *NeoBiota*, 58, 107–127. <https://doi.org/10.3897/neobiota.58.54389>
- Jactel, H., Moreira, X., & Castagneyrol, B. (2021). Tree Diversity and Forest Resistance to Insect Pests: Patterns, Mechanisms, and Prospects. *Annual Review of Entomology*, 66(1), 277–296. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-041720-075234>

- Jactel, H., Verheggen, F., Thiéry, D., Escobar-Gutiérrez, A. J., Gachet, E., Desneux, N., & Neonicotinoids Working Group. (2019). Alternatives to neonicotinoids. *Environment International*, 129, 423–429. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2019.04.045>
- Jagiello, R., Walczak, U., Iszkuło, G., Karolewski, P., Baraniak, E., & Giertych, M. J. (2019). Impact of *Cameraria ohridella* on *Aesculus hippocastanum* growth and long-term effects of trunk injection with pesticides. *International Journal of Pest Management*, 65(1), 33–43. <https://doi.org/10.1080/09670874.2018.1454630>
- Jaworski, C. C., Bompard, A., Genies, L., Amiens-Desneux, E., & Desneux, N. (2013). Preference and Prey Switching in a Generalist Predator Attacking Local and Invasive Alien Pests. *PLOS ONE*, 8(12), e82231. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082231>
- Jorge, L. R., Prado, P. I., Almeida-Neto, M., & Lewinsohn, T. M. (2014). An integrated framework to improve the concept of resource specialisation. *Ecology Letters*, 17(11), 1341–1350. <https://doi.org/10.1111/ele.12347>
- Kaitaniemi, P., Riihimäki, J., Koricheva, J., & Vehviläinen, H. (2007). Experimental evidence for associational resistance against the European pine sawfly in mixed tree stands. *Silva Fennica*, 41(2), 259–268.
- Keane, R. M., & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 164–170. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02499-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02499-0)
- Keesing, F., Holt, R. D., & Ostfeld, R. S. (2006). Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters*, 9(4), 485–498. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00885.x>
- Kehrli, P., & Bacher, S. (2003). Date of leaf litter removal to prevent emergence of *Cameraria ohridella* in the following spring. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 107(2), 159–162. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2003.00043.x>
- Kehrli, P., & Bacher, S. (2004). How to safely compost *Cameraria ohridella*-infested horse chestnut leaf litter on private compost heaps. *Journal of Applied Entomology*, 128(9–10), 707–709. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2004.00915.x>
- Kenis, M., Auger-Rozenberg, M.-A., Roques, A., Timms, L., Péré, C., Cock, M. J. W., Settele, J., Augustin, S., & Lopez-Vaamonde, C. (2009). Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions*, 11(1), 21–45. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9318-y>

- Kim, B.-N., Kim, J. H., Ahn, J.-Y., Kim, S., Cho, B.-K., Kim, Y.-H., & Min, J. (2020). A short review of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Toxicology and Environmental Health Sciences*, 12(4), 297–304. <https://doi.org/10.1007/s13530-020-00068-0>
- Kimberley, M. O., Hood, I. A., & Knowles, R. L. (2011). Impact of Swiss Needle-Cast on Growth of Douglas-Fir. *Phytopathology*®, 101(5), 583–593. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-05-10-0129>
- Kiritani, K., & Yamamura, K. (2003). Exotic insects and their pathways for invasion. *Invasive Species: Vectors and Management Strategies*, 44–67.
- Klapwijk, M. J., & Björkman, C. (2018). Mixed forests to mitigate risk of insect outbreaks. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 33(8), 772–780. <https://doi.org/10.1080/02827581.2018.1502805>
- Klapwijk, M. J., Hopkins, A. J. M., Eriksson, L., Pettersson, M., Schroeder, M., Lindelöw, Å., Rönnerberg, J., Keskitalo, E. C. H., & Kenis, M. (2016). Reducing the risk of invasive forest pests and pathogens: Combining legislation, targeted management and public awareness. *Ambio*, 45(Suppl 2), 223–234. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0748-3>
- Knight, K. S., Brown, J. P., & Long, R. P. (2013). Factors affecting the survival of ash (*Fraxinus* spp.) trees infested by emerald ash borer (*Agrilus planipennis*). *Biological Invasions*, 15(2), 371–383. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0292-z>
- Koricheva, J., Gurevitch, J., & Mengersen, K. (2013). *Handbook of Meta-analysis in Ecology and Evolution*. <https://press.princeton.edu/books/hardcover/9780691137285/handbook-of-meta-analysis-in-ecology-and-evolution>
- Kristoffersen, P., Rask, A. M., Grundy, A. C., Franzen, I., Kempenaar, C., Raisio, J., Schroeder, H., Spijker, J., Verschwele, A., & Zarina, L. (2008). A review of pesticide policies and regulations for urban amenity areas in seven European countries. *Weed Research*, 48(3), 201–214. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2008.00619.x>
- Lance, D., & Barbosa, P. (1982). Host Tree Influences on the Dispersal of Late Instar Gypsy Moths, *Lymantria Dispar*. *Oikos*, 38(1), 1–7. <https://doi.org/10.2307/3544561>
- Lande, R. (1993). Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes. *The American Naturalist*, 142(6), 911–927.

- Lande, R. (1998). Anthropogenic, ecological and genetic factors in extinction and conservation. *Population Ecology*, 40(3), 259–269. <https://doi.org/10.1007/BF02763457>
- Langellotto, G. A., & Denno, R. F. (2004). Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: A meta-analytical synthesis. *Oecologia*, 139(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1497-3>
- Lawton, J. H., & Strong, D. R. (1981). Community Patterns and Competition in Folivorous Insects. *The American Naturalist*, 118(3), 317–338.
- Lefcheck, J. S., Whalen, M. A., Davenport, T. M., Stone, J. P., & Duffy, J. E. (2013). Physiological effects of diet mixing on consumer fitness: A meta-analysis. *Ecology*, 94(3), 565–572. <https://doi.org/10.1890/12-0192.1>
- Legault, S., & James, P. M. A. (2018). Parasitism Rates of Spruce Budworm Larvae: Testing the Enemy Hypothesis Along a Gradient of Forest Diversity Measured at Different Spatial Scales. *Environmental Entomology*, 47(5), 1083–1095. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy113>
- Lerdau, M., Litvak, M., & Monson, R. (1994). Plant chemical defense: Monoterpenes and the growth-differentiation balance hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(2), 58–61. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90269-0](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90269-0)
- Letourneau, D. K. (1987). The Enemies Hypothesis: Tritrophic Interactions and Vegetational Diversity in Tropical Agroecosystems. *Ecology*, 68(6), 1616–1622. <https://doi.org/10.2307/1939853>
- Letourneau, D. K., Armbrrecht, I., Rivera, B. S., Lerma, J. M., Carmona, E. J., Daza, M. C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., López, S. D., Mejía, J. L., Rangel, A. M. A., Rangel, J. H., Rivera, L., Saavedra, C. A., Torres, A. M., & Trujillo, A. R. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 21(1), 9–21. <https://doi.org/10.1890/09-2026.1>
- Levine, J. M. (2000). Species Diversity and Biological Invasions: Relating Local Process to Community Pattern. *Science*, 288(5467), 852–854. <https://doi.org/10.1126/science.288.5467.852>
- Liebhold, A., & Bascompte, J. (2003). The Allee effect, stochastic dynamics and the eradication of alien species. *Ecology Letters*, 6(2), 133–140. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00405.x>

- Liebhold, A. M., & Tobin, P. C. (2008). Population Ecology of Insect Invasions and Their Management. *Annual Review of Entomology*, 53(1), 387–408.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091401>
- Liebhold, A. M., Yamanaka, T., Roques, A., Augustin, S., Chown, S. L., Brockerhoff, E. G., & Pyšek, P. (2016). Global compositional variation among native and non-native regional insect assemblages emphasizes the importance of pathways. *Biological Invasions*, 18(4), 893–905.
<https://doi.org/10.1007/s10530-016-1079-4>
- Liebhold, A. M., Yamanaka, T., Roques, A., Augustin, S., Chown, S. L., Brockerhoff, E. G., & Pyšek, P. (2018). Plant diversity drives global patterns of insect invasions. *Scientific Reports*, 8(1), 12095. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30605-4>
- Ligot, G., Balandier, P., Schmitz, S., & Claessens, H. (2020). Transforming even-aged coniferous stands to multi-aged stands: An opportunity to increase tree species diversity? *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 93(5), 616–629.
<https://doi.org/10.1093/forestry/cpaa004>
- Lindenmayer, D. B. (2009). Forest wildlife management and conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162, 284–310. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2009.04148.x>
- Logan, J. A., Régnière, J., & Powell, J. A. (2003). Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(3), 130–137.
[https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0130:ATIOWG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0130:ATIOWG]2.0.CO;2)
- Mahmood, I., Imadi, S. R., Shazadi, K., Gul, A., & Hakeem, K. R. (2016). Effects of Pesticides on Environment. In K. R. Hakeem, M. S. Akhtar, & S. N. A. Abdullah (Eds.), *Plant, Soil and Microbes: Volume 1: Implications in Crop Science* (pp. 253–269). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27455-3_13
- Margni, M., Rossier, D., Crettaz, P., & Jolliet, O. (2002). Life cycle impact assessment of pesticides on human health and ecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 93(1), 379–392. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00336-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00336-X)
- Marselle, M. R., Hartig, T., Cox, D. T. C., de Bell, S., Knapp, S., Lindley, S., Triguero-Mas, M., Böhning-Gaese, K., Braubach, M., Cook, P. A., de Vries, S., Heintz-Buschart, A., Hofmann, M., Irvine, K. N., Kabisch, N., Kolek, F., Kraemer, R., Markevych, I., Martens, D., ... Bonn, A. (2021). Pathways linking biodiversity to human health: A conceptual framework. *Environment International*, 150, 106420. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2021.106420>

- Massad, T. J. (2013). Ontogenetic differences of herbivory on woody and herbaceous plants: A meta-analysis demonstrating unique effects of herbivory on the young and the old, the slow and the fast. *Oecologia*, *172*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2470-1>
- Maxwell, T. L., Augusto, L., Bon, L., Courbineau, A., Altinalmazis-Kondylis, A., Milin, S., Bakker, M. R., Jactel, H., & Fanin, N. (2020). Effect of a tree mixture and water availability on soil nutrients and extracellular enzyme activities along the soil profile in an experimental forest. *Soil Biology and Biochemistry*, *148*, 107864. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107864>
- Mech, A. M., Thomas, K. A., Marsico, T. D., Herms, D. A., Allen, C. R., Ayres, M. P., Gandhi, K. J. K., Gurevitch, J., Havill, N. P., Hufbauer, R. A., Liebhold, A. M., Raffa, K. F., Schulz, A. N., Uden, D. R., & Tobin, P. C. (2019). Evolutionary history predicts high-impact invasions by herbivorous insects. *Ecology and Evolution*, *9*(21), 12216–12230. <https://doi.org/10.1002/ece3.5709>
- Messing, R. H., & Wright, M. G. (2006). Biological control of invasive species: Solution or pollution? *Frontiers in Ecology and the Environment*, *4*(3), 132–140. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0132:BCOISS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0132:BCOISS]2.0.CO;2)
- Meurisse, N., Rassati, D., Hurley, B. P., Brockerhoff, E. G., & Haack, R. A. (2019). Common pathways by which non-native forest insects move internationally and domestically. *Journal of Pest Science*, *92*(1), 13–27. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-0990-0>
- Meyer, J. B., Gallien, L., & Prospero, S. (2015). Interaction between two invasive organisms on the European chestnut: Does the chestnut blight fungus benefit from the presence of the gall wasp? *FEMS Microbiology Ecology*, *91*(11), fiv122. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiv122>
- Miles, J. (2014). Tolerance and Variance Inflation Factor. *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat06593>
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., & Castagneyrol, B. (2018). Interactions between plant defence signalling pathways: Evidence from bioassays with insect herbivores and plant pathogens. *Journal of Ecology*, *106*(6), 2353–2364. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12987>
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Parra-Tabla, V., & Mooney, K. A. (2014). Positive Effects of Plant Genotypic and Species Diversity on Anti-Herbivore Defenses in a Tropical Tree Species. *PLOS ONE*, *9*(8), e105438. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105438>

- Mori, A. S., Lertzman, K. P., & Gustafsson, L. (2017). Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: A research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 12–27. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12669>
- Muiruri, E. W., Rainio, K., & Koricheva, J. (2016). Do birds see the forest for the trees? Scale-dependent effects of tree diversity on avian predation of artificial larvae. *Oecologia*, 180(3), 619–630. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3391-6>
- Myśkow, E., Sokołowska, K., Słupianek, A., & Gryc, V. (2021). Description of Intra-Annual Changes in Cambial Activity and Differentiation of Secondary Conductive Tissues of *Aesculus hippocastanum* Trees Affected by the Leaf Miner *Cameraria ohridella*. *Forests*, 12(11), 1537. <https://doi.org/10.3390/f12111537>
- Nakagawa, S., Noble, D. W. A., Senior, A. M., & Lagisz, M. (2017). Meta-evaluation of meta-analysis: Ten appraisal questions for biologists. *BMC Biology*, 15(1), 18. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0357-7>
- Nell, C. S., Abdala-Roberts, L., Parra-Tabla, V., & Mooney, K. A. (2018). Tropical tree diversity mediates foraging and predatory effects of insectivorous birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1890), 20181842. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1842>
- Nesha, M. K., Herold, M., Sy, V. D., Duchelle, A. E., Martius, C., Branthomme, A., Garzuglia, M., Jonsson, O., & Pekkarinen, A. (2021). An assessment of data sources, data quality and changes in national forest monitoring capacities in the Global Forest Resources Assessment 2005–2020. *Environmental Research Letters*, 16(5), 054029. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abd81b>
- Netherer, S., Kandasamy, D., Jirosová, A., Kalinová, B., Schebeck, M., & Schlyter, F. (2021). Interactions among Norway spruce, the bark beetle *Ips typographus* and its fungal symbionts in times of drought. *Journal of Pest Science*, 94(3), 591–614. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01341-y>
- Nixon, A. E., & Roland, J. (2012). Generalist predation on forest tent caterpillar varies with forest stand composition: An experimental study across multiple life stages. *Ecological Entomology*, 37(1), 13–23. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2011.01330.x>
- Novais, S. M. A., Macedo-Reis, L. E., & Neves, F. S. (2017). Predatory beetles in cacao agroforestry systems in Brazilian Atlantic forest: A test of the natural enemy hypothesis. *Agroforestry Systems*, 91(1), 201–209. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-9917-z>

- Nunez-Mir, G. C., Liebhold, A. M., Guo, Q., Brockerhoff, E. G., Jo, I., Ordonez, K., & Fei, S. (2017). Biotic resistance to exotic invasions: Its role in forest ecosystems, confounding artifacts, and future directions. *Biological Invasions*, *19*(11), 3287–3299. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1413-5>
- O'Brien, M. J., Brezzi, M., Schuldt, A., Zhang, J.-Y., Ma, K., Schmid, B., & Niklaus, P. A. (2017). Tree diversity drives diversity of arthropod herbivores, but successional stage mediates detritivores. *Ecology and Evolution*, *7*(21), 8753–8760. <https://doi.org/10.1002/ece3.3411>
- O'Loughlin, L. S., & Green, P. T. (2017). Secondary invasion: When invasion success is contingent on other invaders altering the properties of recipient ecosystems. *Ecology and Evolution*, *7*(19), 7628–7637. <https://doi.org/10.1002/ece3.3315>
- Orwig, D. A., Thompson, J. R., Povak, N. A., Manner, M., Niebyl, D., & Foster, D. R. (2012). A foundation tree at the precipice: *Tsuga canadensis* health after the arrival of *Adelges tsugae* in central New England. *Ecosphere*, *3*(1), art10. <https://doi.org/10.1890/ES11-0277.1>
- Panzavolta, T., Bracalini, M., Benigno, A., & Moricca, S. (2021). Alien Invasive Pathogens and Pests Harming Trees, Forests, and Plantations: Pathways, Global Consequences and Management. *Forests*, *12*(10), 1364. <https://doi.org/10.3390/f12101364>
- Paquette, A., Hector, A., Castagneyrol, B., Vanhellefont, M., Koricheva, J., Scherer-Lorenzen, M., & Verheyen, K. (2018). A million and more trees for science. *Nature Ecology & Evolution*, *2*(5), 763–766. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0544-0>
- Parsons, S. E., & Frank, S. D. (2019). Urban tree pests and natural enemies respond to habitat at different spatial scales. *Journal of Urban Ecology*, *5*(1), juz010. <https://doi.org/10.1093/jue/juz010>
- Pautasso, M., Holdenrieder, O., & Stenlid, J. (2005). Susceptibility to Fungal Pathogens of Forests Differing in Tree Diversity. In *Ecological Studies* (Vol. 176, pp. 263–289). https://doi.org/10.1007/3-540-26599-6_13
- Peacock, L., & Worner, S. P. (2008). Biological and ecological traits that assist establishment of alien invasive insects. *New Zealand Plant Protection*, *61*, 1–7. <https://doi.org/10.30843/nzpp.2008.61.6824>

- Pearse, I. S. (2011). The role of leaf defensive traits in oaks on the preference and performance of a polyphagous herbivore, *Orgyia vetusta*. *Ecological Entomology*, *36*(5), 635–642.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2011.01308.x>
- Pennings, S. C., & Silliman, B. R. (2005). Linking Biogeography and Community Ecology: Latitudinal Variation in Plant-Herbivore Interaction Strength. *Ecology*, *86*(9), 2310–2319.
- Penone, C., Allan, E., Soliveres, S., Felipe-Lucia, M. R., Gossner, M. M., Seibold, S., Simons, N. K., Schall, P., Plas, F. van der, Manning, P., Manzanedo, R. D., Boch, S., Prati, D., Ammer, C., Bauhus, J., Buscot, F., Ehbrecht, M., Goldmann, K., Jung, K., ... Fischer, M. (2019). Specialisation and diversity of multiple trophic groups are promoted by different forest features. *Ecology Letters*, *22*(1), 170–180. <https://doi.org/10.1111/ele.13182>
- Poch, T. J., & Simonetti, J. A. (2013). Ecosystem services in human-dominated landscapes: Insectivory in agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, *87*(4), 871–879.
<https://doi.org/10.1007/s10457-013-9603-3>
- Pocock, M. J. O., Roy, H. E., Fox, R., Ellis, W. N., & Botham, M. (2017). Citizen science and invasive alien species: Predicting the detection of the oak processionary moth *Thaumetopoea processionea* by moth recorders. *Biological Conservation*, *208*, 146–154.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.04.010>
- Poeydebat, C., Castagneyrol, B., Halder, I. van, & Jactel, H. (2021). Changes in host basal area explain associational resistance of mixed forests to primary pests. *Forest Ecology and Management*, *495*, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119374>
- Poland, T. M., & McCullough, D. G. (2006). Emerald Ash Borer: Invasion of the Urban Forest and the Threat to North America's Ash Resource. *Journal of Forestry*, *104*(3), 118–124.
<https://doi.org/10.1093/jof/104.3.118>
- Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L. C., Genovesi, P., Jeschke, J. M., Kühn, I., Liebhold, A. M., Mandrak, N. E., Meyerson, L. A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H. E., Seebens, H., ... Richardson, D. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, *95*(6), 1511–1534.
<https://doi.org/10.1111/brv.12627>
- Quayle, D., Régnière, J., Cappuccino, N., & Dupont, A. (2003). Forest composition, host-population density, and parasitism of spruce budworm *Choristoneura fumiferana* eggs by

- Trichogramma minutum. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 107(3), 215–227.
<https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2003.00056.x>
- Raupp, M. J., Shrewsbury, P. M., & Herms, D. A. (2012). Disasters by Design: Outbreaks along Urban Gradients. In *Insect Outbreaks Revisited* (pp. 311–340). John Wiley & Sons, Ltd.
<https://doi.org/10.1002/9781118295205.ch15>
- Régolini, M., Castagneyrol, B., Dulaurent-Mercadal, A.-M., Piou, D., Samalens, J.-C., & Jactel, H. (2014). Effect of host tree density and apparency on the probability of attack by the pine processionary moth. *Forest Ecology and Management*, 334, 185–192.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.08.038>
- Ricketts, T. H., & Lonsdorf, E. (2013). Mapping the margin: Comparing marginal values of tropical forest remnants for pollination services. *Ecological Applications*, 23(5), 1113–1123.
<https://doi.org/10.1890/12-1600.1>
- Riihimäki, J., Kaitaniemi, P., Koricheva, J., & Vehviläinen, H. (2005). Testing the enemies hypothesis in forest stands: The important role of tree species composition. *Oecologia*, 142(1), 90–97. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1696-y>
- Risch, S. J., Andow, D., & Altieri, M. A. (1983). Agroecosystem Diversity and Pest Control: Data, Tentative Conclusions, and New Research Directions. *Environmental Entomology*, 12(3), 625–629. <https://doi.org/10.1093/ee/12.3.625>
- Ritóková, G., Shaw, D. C., Filip, G., Kanaskie, A., Browning, J., & Norlander, D. (2016). Swiss Needle Cast in Western Oregon Douglas-Fir Plantations: 20-Year Monitoring Results. *Forests*, 7(8), 155. <https://doi.org/10.3390/f7080155>
- Rocha, E. A., Souza, E. N. F., Bleakley, L. A. D., Burley, C., Mott, J. L., Rue-Glutting, G., & Fellowes, M. D. E. (2018). Influence of urbanisation and plants on the diversity and abundance of aphids and their ladybird and hoverfly predators in domestic gardens. *EJE*, 115(1), 140–149. <https://doi.org/10.14411/eje.2018.013>
- Root, R. B. (1973). Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (Brassica Oleracea). *Ecological Monographs*, 43(1), 95–124.
<https://doi.org/10.2307/1942161>

- Roques, A. (2010). Alien forest insects in a warmer world and a globalised economy: Impacts of changes in trade, tourism and climate on forest biosecurity. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 40, 77–94.
- Roques, A., Auger-Rozenberg, M.-A., Capretti, P., Sauvard, D., La Porta, N., & Santini, A. (2019). *Pests and diseases in the native and European range of Douglas-fir*. 3.5.
- Rosado-Sánchez, S., Parra-Tabla, V., Betancur-Ancona, D., Moreira, X., & Abdala-Roberts, L. (2018). Tree species diversity alters plant defense investment in an experimental forest plantation in southern Mexico. *Biotropica*, 50(2), 246–253. <https://doi.org/10.1111/btp.12527>
- Rosenberg, M. S. (2005). The File-Drawer Problem Revisited: A General Weighted Method for Calculating Fail-Safe Numbers in Meta-Analysis. *Evolution*, 59(2), 464–468. JSTOR.
- Rosenheim, J. A. (1998a). Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annual Review of Entomology*, 43, 421–447. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.43.1.421>
- Rosenheim, J. A. (1998b). Higher-Order Predators and the Regulation of Insect Herbivore Populations. *Annual Review of Entomology*, 43(1), 421–447. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.43.1.421>
- Rosenheim, J. A., & Harmon, J. P. (2006). The Influence of Intraguild Predation on the Suppression of a Shared Prey Population: An Empirical Reassessment. In J. Brodeur & G. Boivin (Eds.), *Trophic and Guild in Biological Interactions Control* (pp. 1–20). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_1
- Rosenheim, J. A., Kaya, H. K., Ehler, L. E., Marois, J. J., & Jaffee, B. A. (1995). Intraguild Predation Among Biological-Control Agents: Theory and Evidence. *Biological Control*, 5(3), 303–335. <https://doi.org/10.1006/bcon.1995.1038>
- Roslin, T., Hardwick, B., Novotny, V., Petry, W. K., Andrew, N. R., Asmus, A., Barrio, I. C., Basset, Y., Boesing, A. L., Bonebrake, T. C., Cameron, E. K., Dáttilo, W., Donoso, D. A., Drozd, P., Gray, C. L., Hik, D. S., Hill, S. J., Hopkins, T., Huang, S., ... Slade, E. M. (2017). Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations. *Science*, 356(6339), 742–744. <https://doi.org/10.1126/science.aaj1631>

- Roy, H. E., Lawson Handley, L.-J., Schönrogge, K., Poland, R. L., & Purse, B. V. (2011). Can the enemy release hypothesis explain the success of invasive alien predators and parasitoids? *BioControl*, 56(4), 451–468. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9349-7>
- Rumble, M. A., Flake, L. D., Mills, T. R., & Dykstra, B. L. (2001). Do pine trees in aspen stands increase bird diversity? *Proceedings (P)*, 18, 185–192.
- Russell, E. P. (1989). Enemies Hypothesis: A Review of the Effect of Vegetational Diversity on Predatory Insects and Parasitoids. *Environmental Entomology*, 18(4), 590–599. <https://doi.org/10.1093/ee/18.4.590>
- Sakata, Y., Yamasaki, M., Isagi, Y., & Ohgushi, T. (2014). An exotic herbivorous insect drives the evolution of resistance in the exotic perennial herb *Solidago altissima*. *Ecology*, 95(9), 2569–2578. <https://doi.org/10.1890/13-1455.1>
- Salleo, S., Nardini, A., Raimondo, F., Lo Gullo, M. A., Pace, F., & Giacomich, P. (2003). Effects of defoliation caused by the leaf miner *Cameraria ohridella* on wood production and efficiency in *Aesculus hippocastanum* growing in North-Eastern Italy. *Trees Structure and Function*, 17, 367–375. <https://doi.org/10.1007/s00468-003-0247-1>
- Sánchez, J. J., Marcos-Martinez, R., Srivastava, L., & Soonsawad, N. (2021). Valuing the impacts of forest disturbances on ecosystem services: An examination of recreation and climate regulation services in U.S. national forests. *Trees, Forests and People*, 5, 100123. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2021.100123>
- Sanders, D., Schaefer, M., Platner, C., & Griffiths, G. J. K. (2011). Intraguild interactions among generalist predator functional groups drive impact on herbivore and decomposer prey. *Oikos*, 120(3), 418–426. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18924.x>
- Sattler, T., Duelli, P., Obrist, M. K., Arlettaz, R., & Moretti, M. (2010). Response of arthropod species richness and functional groups to urban habitat structure and management. *Landscape Ecology*, 25(6), 941–954. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9473-2>
- Schuldt, A., Baruffol, M., Böhnke, M., Bruelheide, H., Härdtle, W., Lang, A. C., Nadrowski, K., Oheimb, G. V., Voigt, W., Zhou, H., & Assmann, T. (2010). Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology*, 98(4), 917–926. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01659.x>

- Schuldt, A., Fahrenholz, N., Brauns, M., Migge-Kleian, S., Platner, C., & Schaefer, M. (2008). Communities of ground-living spiders in deciduous forests: Does tree species diversity matter. *Biodiversity and Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9330-7>
- Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., Bacher, S., Blasius, B., Brundu, G., Capinha, C., Celesti-Gradow, L., Dawson, W., Dullinger, S., Fuentes, N., Jäger, H., ... Essl, F. (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8(1), 14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Seehausen, M. L., Afonso, C., Jactel, H., & Kenis, M. (2021). Classical biological control against insect pests in Europe, North Africa, and the Middle East: What influences its success? *NeoBiota*, 65, 169–191. <https://doi.org/10.3897/neobiota.65.66276>
- Seidl, R., Schelhaas, M.-J., Rammer, W., & Verkerk, P. J. (2014). Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change*, 4(9), 806–810. <https://doi.org/10.1038/nclimate2318>
- Setiawan, N. N., Vanhellemont, M., Baeten, L., Dillen, M., & Verheyen, K. (2014). The effects of local neighbourhood diversity on pest and disease damage of trees in a young experimental forest. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT*, 334, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.08.032>
- Sharma, H. C., & Franzmann, B. A. (2001). Orientation of Sorghum Midge, *Stenodiplosis sorghicola*, Females (Diptera: Cecidomyiidae) to Color and Host-Odor Stimuli. *Journal of Agricultural and Urban Entomology*, 18(4), 237–248.
- Sharon, A., Elad, Y., Barakat, R., & Tudzynski, P. (2007). Phytohormones In Botrytis-Plant Interactions. In Y. Elad, B. Williamson, P. Tudzynski, & N. Delen (Eds.), *Botrytis: Biology, Pathology and Control* (pp. 163–179). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2626-3_10
- Siemann, E., Tilman, D., Haarstad, J., & Ritchie, M. (1998). Experimental Tests of the Dependence of Arthropod Diversity on Plant Diversity. *The American Naturalist*, 152(5), 738–750. <https://doi.org/10.1086/286204>
- Simberloff, D., & Gibbons, L. (2004). Now you See them, Now you don't! – Population Crashes of Established Introduced Species. *Biological Invasions*, 6(2), 161–172. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000022133.49752.46>

- Simberloff, D., & Von Holle, B. (1999). Positive Interactions of Nonindigenous Species: Invasional Meltdown? *Biological Invasions*, 1(1), 21–32.
<https://doi.org/10.1023/A:1010086329619>
- Simler-Williamson, A. B., Rizzo, D., & Cobb, R. C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1), 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Simmons, G. A., Leonard, D. E., & Chen, C. W. (1975). Influence of Tree Species Density and Composition on Parasitism of the Spruce Budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) 1. *Environmental Entomology*, 4(5), 832–836. <https://doi.org/10.1093/ee/4.5.832>
- Sjöman, H., & Busse Nielsen, A. (2010). Selecting trees for urban paved sites in Scandinavia – A review of information on stress tolerance and its relation to the requirements of tree planners. *Urban Forestry & Urban Greening*, 9(4), 281–293.
<https://doi.org/10.1016/j.ufug.2010.04.001>
- Sobek, S., Scherber, C., Steffan-Dewenter, I., & Tschardtke, T. (2009). Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany’s largest connected deciduous forest. *Oecologia*, 160(2), 279–288.
<https://doi.org/10.1007/s00442-009-1304-2>
- Staab, M., & Schuldt, A. (2020). The Influence of Tree Diversity on Natural Enemies—A Review of the “Enemies” Hypothesis in Forests. *Current Forestry Reports*, 6(4), 243–259.
<https://doi.org/10.1007/s40725-020-00123-6>
- Stemmelen, A., Jactel, H., Brockerhoff, E., & Castagneyrol, B. (2022). Meta-analysis of tree diversity effects on the abundance, diversity and activity of herbivores’ enemies. *Basic and Applied Ecology*, 58, 130–138. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.12.003>
- Stemmelen, A., Paquette, A., Benot, M.-L., Kadiri, Y., Jactel, H., & Castagneyrol, B. (2020). *Insect herbivory on urban trees: Complementary effects of tree neighbours and predation*. 2020.04.15.042317. <https://doi.org/10.1101/2020.04.15.042317>
- Stephan, T., & Wissel, C. (1994). Stochastic extinction models discrete in time. *Ecological Modelling*, 75–76, 183–192. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(94\)90017-5](https://doi.org/10.1016/0304-3800(94)90017-5)

- Stout, M. J., Thaler, J. S., & Thomma, B. P. H. J. (2006). Plant-mediated interactions between pathogenic microorganisms and herbivorous arthropods. *Annual Review of Entomology*, *51*, 663–689. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151117>
- Strauss, S. Y., Cacho, N. I., Schwartz, M. W., Schwartz, A. C., & Burns, K. C. (2015). Apparency revisited. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *157*(1), 74–85. <https://doi.org/10.1111/eea.12347>
- Taki, H., Okochi, I., Okabe, K., Inoue, T., Goto, H., Matsumura, T., & Makino, S. (2013). Succession Influences Wild Bees in a Temperate Forest Landscape: The Value of Early Successional Stages in Naturally Regenerated and Planted Forests. *PLOS ONE*, *8*(2), e56678. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056678>
- Tarbox, B. C., Robinson, S. K., Loiselle, B., & Flory, S. L. (2018). Foraging ecology and flocking behavior of insectivorous forest birds inform management of Andean silvopastures for conservation. *The Condor*, *120*(4), 787–802. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-18-1.1>
- Thompson, I. D., Okabe, K., Parrotta, J. A., Brockerhoff, E., Jactel, H., Forrester, D. I., & Taki, H. (2014). Biodiversity and ecosystem services: Lessons from nature to improve management of planted forests for REDD-plus. *Biodiversity and Conservation*, *23*(10), 2613–2635. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0736-0>
- Tomlinson, I., Potter, C., & Bayliss, H. (2015). Managing tree pests and diseases in urban settings: The case of Oak Processionary Moth in London, 2006–2012. *Urban Forestry & Urban Greening*, *14*(2), 286–292. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2015.02.009>
- Tubby, K. V., & Webber, J. F. (2010). Pests and diseases threatening urban trees under a changing climate. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, *83*(4), 451–459. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpq027>
- Tudoran, A., Bylund, H., Nordlander, G., Oltean, I., & Puentes, A. (2021). Using associational effects of European beech on Norway spruce to mitigate damage by a forest regeneration pest, the pine weevil *Hylobius abietis*. *Forest Ecology and Management*, *486*, 118980. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118980>
- Valade, R., Kenis, M., Hernandez-Lopez, A., Augustin, S., Mari Mena, N., Magnoux, E., Rougerie, R., Lakatos, F., Roques, A., & Lopez-Vaamonde, C. (2009). Mitochondrial and microsatellite DNA markers reveal a Balkan origin for the highly invasive horse-chestnut leaf

- miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae). *Molecular Ecology*, 18(16), 3458–3470. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04290.x>
- Vehviläinen, H., Koricheva, J., & Ruohomäki, K. (2007). Tree Species Diversity Influences Herbivore Abundance and Damage: Meta-Analysis of Long-Term Forest Experiments. *Oecologia*, 152(2), 287–298.
- Venette, R. C., & Hutchison, W. D. (2021). Invasive Insect Species: Global Challenges, Strategies & Opportunities. *Frontiers in Insect Science*, 1. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/finsc.2021.650520>
- Verheyen, K., Ceunen, K., Ampoorter, E., Baeten, L., Bosman, B., Branquart, E., Carnol, M., De Wandeler, H., Grégoire, J.-C., Lhoir, P., Muys, B., Setiawan, N. N., Vanhellefont, M., & Ponette, Q. (2013). Assessment of the functional role of tree diversity: The multi-site FORBIO experiment. *Plant Ecology and Evolution*, 146(1), 26–35. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2013.803>
- Vidal, M. C., & Murphy, S. M. (2018). Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 21(1), 138–150. <https://doi.org/10.1111/ele.12874>
- Viechtbauer, W. (2010). Conducting Meta-Analyses in R with the metafor Package. *Journal of Statistical Software*, 36(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v036.i03>
- Volter, L., & Kenis, M. (2013). Parasitoid complex and parasitism rates of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Czech Republic, Slovakia and Slovenia. *EJE*, 103(2), 365–370. <https://doi.org/10.14411/eje.2006.049>
- Wagenhoff, E., & Veit, H. (2011). Five Years of Continuous *Thaumetopoea processionea* Monitoring: Tracing Population Dynamics in an Arable Landscape of South-Western Germany. *Gesunde Pflanzen*, 63(2), 51–61. <https://doi.org/10.1007/s10343-011-0244-z>
- Walter, J., Hein, R., Auge, H., Beierkuhnlein, C., Löffler, S., Reifenrath, K., Schädler, M., Weber, M., & Jentsch, A. (2012). How do extreme drought and plant community composition affect host plant metabolites and herbivore performance? *Arthropod-Plant Interactions*, 6(1), 15–25. <https://doi.org/10.1007/s11829-011-9157-0>
- Wan, N.-F., Zheng, X.-R., Fu, L.-W., Kiær, L. P., Zhang, Z., Chaplin-Kramer, R., Dainese, M., Tan, J., Qiu, S.-Y., Hu, Y.-Q., Tian, W.-D., Nie, M., Ju, R.-T., Deng, J.-Y., Jiang, J.-X., Cai,

- Y.-M., & Li, B. (2020). Global synthesis of effects of plant species diversity on trophic groups and interactions. *Nature Plants*, 6(5), 503–510. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0654-y>
- Ward, S. F., Liebhold, A. M., & Fei, S. (2022). Variable effects of forest diversity on invasions by non-native insects and pathogens. *Biodiversity and Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02443-4>
- Weissflog, A., Markesteijn, L., Lewis, O. T., Comita, L. S., & Engelbrecht, B. M. J. (2018). Contrasting patterns of insect herbivory and predation pressure across a tropical rainfall gradient. *Biotropica*, 50(2), 302–311. <https://doi.org/10.1111/btp.12513>
- Wermelinger, B. (2004). Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—A review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202(1), 67–82. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.018>
- White, J. A., & Whitham, T. G. (2000). Associational Susceptibility of Cottonwood to a Box Elder Herbivore. *Ecology*, 81(7), 1795–1803. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1795:ASOCTA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1795:ASOCTA]2.0.CO;2)
- Williamson, M. (1996). *Biological Invasions* (1st ed.). Springer Netherlands. <https://link.springer.com/book/9780412311703>
- Williamson, M., & Fitter, A. (1996). The Varying Success of Invaders. *Ecology*, 77(6), 1661–1666. <https://doi.org/10.2307/2265769>
- Wilson, E., San Martin, G., & Ligot, G. (2020). The Douglas fir needle midge (*Contarinia pseudotsugae*): A potential threat to Douglas fir in the United Kingdom and Ireland? *Quarterly Journal of Forestry*, 114, 244–250.
- Wingfield, M. J., Brockerhoff, E. G., Wingfield, B. D., & Slippers, B. (2015). Planted forest health: The need for a global strategy. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.aac6674>
- Winton, L. M., Stone, J. K., Watrud, L. S., & Hansen, E. M. (2002). Simultaneous one-tube quantification of host and pathogen DNA with real-time polymerase chain reaction. *Phytopathology*, 92(1), 112–116. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2002.92.1.112>
- Yang, B., Li, B., He, Y., Zhang, L., Bruelheide, H., & Schuldt, A. (2018). Tree diversity has contrasting effects on predation rates by birds and arthropods on three broadleaved,

subtropical tree species. *Ecological Research*, 33(1), 205–212.

<https://doi.org/10.1007/s11284-017-1531-7>

Zenni, R. D., Essl, F., García-Berthou, E., & McDermott, S. M. (2021). The economic costs of biological invasions around the world. *NeoBiota*, 67, 1–9.

<https://doi.org/10.3897/neobiota.67.69971>

Zvereva, E. L., & Kozlov, M. V. (2006). Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant–herbivore interactions: A metaanalysis. *Global Change Biology*, 12(1), 27–41. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01086.x>

Zvereva, E. L., Zverev, V., & Kozlov, M. V. (2020). Predation and parasitism on herbivorous insects change in opposite directions in a latitudinal gradient crossing a boreal forest zone. *Journal of Animal Ecology*, 89(12), 2946–2957. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13350>