DIVERSITÉ DES FORÊTS ET RÉSISTANCE AUX INSECTES RAVAGEURS

par Hervé **Jactel**[1]

1. Introduction

L'histoire récente des forêts montre une tendance continue de destruction des forêts naturelles, avec un rythme actuel d'environ 7 millions d'ha perdus chaque année (FAO 2015). Sur la même période, les surfaces de forêt de plantation, essentiellement des monocultures, ont augmenté à un rythme d'environ 4 millions d'ha par an (Brockerhoff *et al.* 2013). La progression la plus forte est enregistrée dans les pays émergents, notamment en Chine (+2 millions ha/an) et au Brésil (+300 milles ha/an). Cette double tendance conduit à une réduction globale de la diversité des essences forestières dans le monde, où quatre genres (Pinus, Eucalyptus, Acacia et Tectona) fourniront la moitié des approvisionnements en bois d'ici 2050 (FAO 2007). En France l'Inventaire Forestier National estime que 51% de la forêt française est constituée de peuplements monospécifiques (soit 7.3 millions d'ha, IFN 2013). La forêt des Landes de Gascogne, principalement constituée de peuplements purs de Pin maritime, couvre à elle seule un million d'hectares, constituant la plus grande forêt de plantation en Europe.

Parallèlement, avec le changement climatique, les forestiers craignent un accroissement des problèmes phytosanitaires en forêt. Les insectes ravageurs pourraient en effet bénéficier d'un accroissement des températures pour multiplier le nombre de générations annuelles ou accélérer leur développement tandis que les arbres souffriraient davantage des stress hydriques ou des cataclysmes météorologiques comme les tempêtes, le tout conduisant à une recrudescence des pullulations (Schelhaas *et al.* 2003; Rouault *et al.* 2006 ; Jactel *et al.* 2012).

Or depuis longtemps les forestiers considèrent que les forêts mélangées sont moins exposées aux risques sanitaires que les forêts pures. Ainsi, dès 1828, le professeur de sylviculture allemand von Cotta déclare que "…*comme les espèces d'arbres n'utilisent pas les ressources de la même manière, la croissance est plus vive dans les peuplements mélangés et ni les insectes ni les tempêtes ne peuvent y faire autant de dégâts, de sorte qu'une plus grande diversité de produits forestiers est disponible pour satisfaire aux diverses demandes*" (traduit de Scherer-Lorenzen *et al*. 2005). Barthod (1994) cite de nombreux autres précis de sylviculture du 19ème et 20ème siècles qui affirment généralement qu'il faut donner la préférence aux peuplements mélangés pour réduire les dégâts d'insectes. De même Gibson et Jones (1977), Watt (1992), Landmann (1998), Wainhouse (2005) rapportent de nombreux exemples de problèmes sanitaires importants dans les forêts pures. Plus récemment une gigantesque pullulation du scolyte *Dendroctonus ponderosae* a frappé les forêts de Colombie britannique, majoritairement composées de Pin contorta, détruisant plus de 16 millions d'ha et un milliard de m^3 en l'espace d'une dizaine d'années. Ces auteurs indiquent cependant qu'il est difficile de séparer l'effet de la simplification de la composition en essences forestières d'autres effets comme l'intensification des pratiques sylvicoles, le recours à des espèces exotiques, les mauvais choix stationnels, etc.

[1] Directeur de Recherche INRA–Bordeaux, UMR 1202 BIOGECO, F- 33610 Cestas, France
Univ. Bordeaux, BIOGECO, UMR 1202, F-33600 Pessac, France
herve.jactel@pierroton.inra.fr

Copyright – Académie d'Agriculture de France, 2015.

Pour essayer d'éclaircir ces questions le groupe d'entomologie forestière de l'INRA à Bordeaux (umr BIOGECO) a donc décidé, au début des années de 2000, de concentrer ses efforts de recherche sur la question des relations entre diversité spécifique des forêts et résistance aux insectes ravageurs. Le premier objectif était de quantifier l'effet de cette diversité sur les niveaux de dégâts d'insectes et le deuxième objectif était de décrypter les mécanismes écologiques sous-jacents pouvant expliquer cette "résistance par association" végétale (Barbosa *et al.* 2009) afin d'en tirer les enseignements nécessaires à une amélioration de la gestion forestière pour la prévention des risques sanitaires.

2. Comparaison des dégâts d'insectes ravageurs entre forêts pures et mélangées

Dans une méta-analyse des publications scientifiques parues entre 1966 et 2006, nous avons rassemblé 119 études (dont 41 en Europe) dans lesquelles les niveaux moyens de dégâts causés par une espèce donnée d'insecte ravageur sur une essence forestière particulière étaient comparés dans des peuplements purs ou mélangés, dans une même région et pendant la même période. Cette analyse qui concerne au total 33 espèces d'insectes et 33 espèces d'arbres, révèle que dans près de 80% des cas une essence forestière gérée en peuplements purs est significativement plus attaquée par les insectes herbivores qu'en peuplements mélangés (Jactel et Brockerhoff 2007). En 2013 nous avons actualisé cette méta-analyse en nous focalisant sur les comparaisons entre peuplements purs et peuplements avec deux essences en mélange (90% des publications entre 1960 et 2012). Nous avons pu confirmer la meilleure résistance des forêts mélangées mais nous avons aussi démontré que l'effet du mélange varie avec la spécificité des insectes ravageurs (Castagneyrol *et al.* 2014a). Les insectes monophages (ou spécialistes) sont ceux qui se développent aux dépens d'essences appartenant au même genre, les oligophages peuvent attaquer des espèces de plusieurs genres dans la même famille alors que les polyphages (ou généralistes) peuvent se nourrir d'arbres de plusieurs familles botaniques. Il apparaît alors que la réduction des dégâts de monophages est de 42% dans les forêts mélangées, de 15% pour les oligophages mais qu'elle est négligeable pour les polyphages.

Nous avons récemment complété cette analyse bibliographique par une vaste étude empirique menée à l'échelle de l'Europe. Dans le cadre du projet FunDivEurope, nous avons échantillonné un total de 214 forêts matures, dans six régions couvrant les biomes méditerranéen, tempéré et boréal. Ces forêts ont été sélectionnées pour s'inscrire, dans chaque région, le long d'un gradient de diversité spécifique, partant des monocultures et finissant par le mélange de toutes les espèces. L'analyse des défoliations sur 11 essences feuillues dominantes montre une diminution significative des dégâts avec l'augmentation du nombre d'essences dans le mélange, avec une réduction de l'ordre de 30% entre la monoculture et le mélange à 5 espèces (Guyot *et al.* 2016).

Ainsi, pour prendre quelques exemples d'insectes ravageurs du pin maritime, nous avons observé que la cochenille *Matsucoccus feytaudi*, strictement inféodée au pin maritime, présente des niveaux de populations moins élevés en Corse (d'environ 50%) dans les peuplements mixtes avec du pin laricio que dans les peuplements purs de pin maritime (Jactel *et al.*, 2006). Nous avons aussi constaté une diminution de l'ordre de 50% de la probabilité d'attaque du pin maritime par la processionnaire du pin, *Thaumetopea pityocampa*, dans les mélanges avec du bouleau *(Betula pendula)* (Castagneyrol *et al.* 2014b). Enfin récemment nous étudions étudié le cynips du châtaignier (*Dryocosmus kuriphilus*), espèce exotique envahissante originaire de Chine, et démontré que les mélanges châtaigniers - chênes présentaient des dégâts deux fois moins importants que les châtaigneraies pures (Guyot *et al.* 2015).

En revanche, l'effet de la diversité des essences forestières sur les attaques d'insectes polyphages peut être négatif, avec une augmentation des dégâts en peuplements mélangés. Le bombyx disparate, *Lymantria dispar*, est l'un des ravageurs forestiers les plus polyphages, capable de consommer le feuillage de centaines d'espèces de feuillus mais aussi de conifères. Des études

Copyright – Académie d'Agriculture de France, 2015.

menées aux États-Unis, où l'insecte a été introduit au siècle dernier et où il commet des dégâts considérables, ont montré que les pins sont moins attaqués par *L. dispar* en peuplements purs qu'en peuplements mixtes de pins et de chênes (Gottschalk et Twery, 1989).

3. Les mécanismes écologiques qui expliquent la relation entre diversité et résistance des forêts aux insectes ravageurs

Pour une espèce d'arbre donnée, l'intérêt de la gérer en peuplements mixtes plutôt qu'en peuplements purs pour réduire le risque sanitaire peut être expliqué par deux mécanismes principaux: la réduction de l'accessibilité des arbres hôtes et le renforcement de l'impact des ennemis naturels.

3.1. L'accessibilité des arbres hôtes

Le mélange d'une essence « objectif », la plus intéressante au plan économique par exemple, avec des essences associées, conduit en général à l'établissement d'un certain nombre de barrières à la colonisation de cette essence par les insectes herbivores (Jactel *et al.*, 2005).

La première barrière est de type quantitatif, elle correspond à une plus faible probabilité d'infestation. Pour une surface donnée de peuplement, l'augmentation du nombre d'essences associées dans l'étage dominant diminue le nombre d'arbres de l'essence objectif. La ressource qu'ils représentent est plus limitée, réduisant les capacités de développement des insectes qui en dépendent. Nous avons ainsi montré une diminution significative des niveaux d'infestation par la cochenille du pin maritime *M. feytaudi* avec la diminution de la proportion de pin maritime dans les peuplements mélangés avec du Pin laricio de Corse (Jactel *et al.* 2006). Plus récemment nous avons proposé une nouvelle façon de quantifier la ressource alimentaire disponible dans un peuplement mélangé. Nous avons pour cela considéré que des essences associées à l'essence principale (focale) pouvaient être utilisées comme ressources secondaires par les insectes en fonction de leur degré de polyphagie et en fonction de la distance phylogénétique entre ces essences et l'essence focale. Tenant compte de ces deux critères nous avons estimé un pourcentage de ressources totales (égal à 100% dans les monocultures de l'essence focale) et montré que les niveaux de dégâts des ravageurs diminuent significativement avec ce pourcentage de ressource dans les peuplements mélangés, et cela aussi bien pour les insectes monophages, oligophages que polyphages (Castagneyrol *et al.* 2013a).

Un deuxième type de barrière, de type physico-chimique, est apporté par les essences associées et limite les capacités de localisation puis de colonisation des arbres hôtes. Pour les insectes herbivores qui repèrent visuellement leurs arbres hôtes, le mélange d'essences peut contribuer à les masquer. Ainsi les papillons femelles de processionnaire du pin sont connus pour se diriger vers la silhouette sombre des pins se détachant sur un fond clair afin d'y déposer leurs œufs (Démolin 1969). Nous avons réalisé plusieurs expériences en forêt des Landes pour étudier l'effet de la présence d'essences feuillues sur ce comportement de colonisation de l'arbre hôte. Nous avons tout d'abord montré que la présence d'une haie de feuillus en bordure de plantation de pin maritime diminue très significativement le nombre de pins infestés par la processionnaire derrière la haie et que cet effet est d'autant plus important que la haie est haute (Dulaurent *et al.* 2012). Nous avons ensuite suivi les dégâts de processionnaire sur notre dispositif ORPHEE (du réseau international TreeDivNet, http://www.treedivnet.ugent.be/) où nous comparons la croissance et la résistance de 5 essences forestières natives de la forêt aquitaine en monocultures ou en mélanges de 2 à 5 espèces (26 mélanges). Nous avons là encore observé une réduction significative du pourcentage de pins maritimes attaqués par la processionnaire dans les mélanges avec du bouleau, qui est en moyenne plus haut que le pin, mais pas dans les mélanges avec du chêne qui, poussant moins vite, est en

Copyright – Académie d'Agriculture de France, 2015.

moyenne beaucoup moins grand que le pin (Castagneyrol *et al.* 2014b). Plus généralement l'encombrement spatial produit par des essences non-hôtes au voisinage d'essences hôtes peut conduire à une réduction de leur "apparence", c'est à dire de la facilité qu'ont les insectes herbivores à les repérer pour les attaquer, réduisant le taux de dégâts comme nous l'avons observé dans le cas de régénérations de chêne pédonculé (Giffard et al. 2012, Castagneyrol *et al.* 2013b).

De nombreuses espèces d'insectes utilisent aussi l'odeur des plantes hôtes pour les identifier et les infester, comme les scolytes des conifères qui perçoivent les composés terpéniques émis par les arbres. Or un nombre croissant d'études démontrent que ces scolytes peuvent aussi capter les odeurs d'essences non hôtes (feuillus) et utiliser ce signal pour éviter des habitats défavorables. Ainsi nous avons montré que l'émission d'odeurs de bouleau permet de réduire le pourcentage de billons de pin maritime attaqué par le scolyte sténographe, *Ips sexdentatus* (Jactel *et al.* 2001). Les forêts mélangées, présentant une plus grande diversité de composés olfactifs, seraient donc moins sujettes aux pullulations de scolytes (Zhang et Schlyter, 2004). Nous avons cherché à vérifier cette hypothèse dans le cas de la processionnaire du pin. En plaçant des branches coupées de bouleau au pied de pins maritimes nous avons obtenu une réduction significative du nombre d'attaques par la processionnaire. L'utilisation de méthodes neurophysiologiques a permis de montrer que les antennes des papillons de processionnaire sont capables de détecter des composés volatils organiques émis par les arbres hôtes (pins) mais aussi non-hôtes (feuillus). Nous avons ainsi identifié le composant majoritaire de l'huile essentielle de bouleau, le méthyle salicylate, comme étant un puissant répulsif de la processionnaire du pin (Jactel *et al.* 2011). Là encore les résultats de la méta-analyse sur les insectes herbivores (Jactel et Brockerhoff, 2007) semblent corroborer ces hypothèses puisque, en moyenne et pour les insectes oligophages, la réduction des niveaux de dégâts dans les peuplements mélangés est deux fois plus importante quand ces mélanges associent des feuillus et des résineux, aux émissions d'odeurs plus contrastées, que lorsqu'ils associent seulement des résineux ou seulement des feuillus.

3.2. L'impact des ennemis naturels

La deuxième raison majeure pour laquelle les forêts mélangées sont généralement moins exposées aux risques sanitaires est qu'elles offriraient des meilleures conditions de survie et de développement aux ennemis naturels des insectes ravageurs, permettant donc un contrôle biologique plus efficace de ces bioagresseurs (Jactel *et al.*, 2005).

Il est largement reconnu que la diversité des insectes augmente avec celle des plantes et nous avons récemment confirmé que ces corrélations se maintiennent au travers des cascades trophiques, puisque la richesse spécifique en insectes herbivores mais aussi en prédateurs augmente avec la richesse en plantes (Castagneyrol et Jactel 2012). Dans les forêts les plus riches en espèces arborées, les prédateurs et les parasitoïdes, s'ils ne sont pas eux-mêmes trop spécialistes, disposent donc en principe d'une plus grande diversité et abondance d'hôtes ou de proies de substitution permettant de maintenir des populations stables en attendant de se reporter sur l'insecte ravageur. Ainsi la punaise anthocoride *Elatophilus nigricornis* est naturellement prédatrice de la cochenille du pin laricio, *Matsucoccus pini*, en Corse mais elle peut aussi s'attaquer à la cochenille du pin maritime, *M. feytaudi*, récemment introduite dans l'île. Dans des conditions stationnelles analogues, le pin maritime s'avère moins infesté par *M. feytaudi* dans les forêts mixtes de pin maritime et de pin laricio, où la punaise prédatrice est également plus abondante, laissant supposer un contrôle biologique plus efficace dans les peuplements mélangés (Jactel *et al.*, 2006). De même en manipulant la prédation avienne avec des cages d'exclusion, nous avons démontré que les oiseaux insectivores sont capable de réduire de façon significative les dégâts d'insectes sur les feuilles de chênes installés sous couvert de pin maritime (Giffard *et al.* 2012, 2013). Enfin les dégâts réduit de cynips du châtaignier dans les peuplements mélangés avec du chêne pourraient s'expliquer par la

Copyright – Académie d'Agriculture de France, 2015.

capacité de parasitoïdes de cynips du chêne à changer d'hôte et se porter sur l'espèce invasive (Aebi *et al.*, 2007).

Les forêts mixtes pourraient également fournir des ressources alimentaires de complément aux ennemis naturels des insectes. Ainsi le miellat produit par les pucerons est une source essentielle de glucides pour les insectes parasitoïdes et les forêts mélangées semblent fournir un meilleur apport de miellat car les différentes espèces d'arbres qui les composent hébergent à leur tour différentes espèces de pucerons qui diffèrent par leur qualité et par leur période de production. Nous avons testé cette hypothèse sur deux insectes parasitoïdes des œufs de la processionnaire du pin en les alimentant au laboratoire avec du miellat de pucerons du pin et du chêne. Dans les deux cas nous avons réussi à multiplier par 10 la durée de vie des parasitoïdes, permettant notamment au parasitoïde généraliste *Ooencyrtus pityocampae* de survivre jusqu'à l'apparition des premières pontes de processionnaire (Dulaurent *et al.*, 2011). Nous avons observé les mêmes effets du miellat de puceron sur l'accroissement de la longévité de *Macrocentrus sylvestrellae*, le principal insecte parasitoïde de la pyrale du tronc, *Dioryctria sylvestrella*, dont le taux de parasitisme augmente à proximité de peuplements de feuillus (Jactel *et al.*, 2003).

Les forêts mélangées présentent aussi une plus grande diversité structurale et un plus grand nombre de micro-habitats, offrant donc davantage de refuges ou d'abris potentiels aux ennemis naturels pour se protéger contre des conditions climatiques adverses ou pour se reproduire. Nous avons ainsi montré que la huppe fasciée *Upupa epops*, un important prédateur des chrysalides de processionnaire du pin, se maintient préférentiellement dans les forêts de pin maritime dans lesquelles subsistent des bosquets de vieux chênes où elle trouve les cavités nécessaires à sa nidification (Barbaro *et al.*, 2008).

4. Conclusions

Un nombre croissant de données objectives semblent donc accréditer l'hypothèse d'une plus forte résistance des forêts mélangées aux insectes ravageurs. Pour autant la diversification des forêts ne saurait être vue comme la panacée pour réduire les dégâts sanitaires. Il reste en effet que certaines forêts mélangées sont particulièrement exposées aux risques biotiques (Koricheva *et al.*, 2006, Schuldt *et al.*, 2010) alors qu'il existe des monocultures forestières « chanceuses » qui échappent à ces problèmes. Cette apparente contradiction vient sans doute d'un manque d'analyse des mécanismes écologiques qui sous-tendent la relation entre diversité et résistance des forêts aux ravageurs. En testant l'hypothèse que les forêts mélangées sont moins sensibles à ces bioagresseurs car leurs arbres hôtes sont moins accessibles et leurs ennemis naturels plus efficaces nous avons relevé deux points importants : i) la composition de l'assemblage des essences forestières dans les mélanges est plus importante que le nombre d'espèces d'arbres associées, ii) l'intensité et le signe (positif ou négatif) de l'effet de la diversité des forêts sur la résistance aux insectes dépend du degré de spécialisation trophique de ces agents biotiques.

En résumé l'association d'autres essences hôtes à une essence objectif peut accroître son risque d'infestation par les ravageurs polyphages. A l'inverse l'addition d'une grande proportion d'essences non hôtes, différant largement, par leurs caractéristiques biologiques, de l'essence objectif conduit à une réduction sensible des infestations par les herbivores monophages ou oligophages. Ce plus important contraste "fonctionnel" entre essence objectif et essences associées est attendu d'essences phylogénétiquement plus éloignées.

Bien entendu ces suggestions ne valent que pour la limitation du risque sanitaire, elles ne considèrent pas l'effet de l'assemblage des essences forestières sur leur croissance et donc la production de biomasse par les forêts mélangées. Certaines associations peuvent en effet conduire à des situations de compétition pour la ressource entre espèces d'arbres ou au contraire à des

Copyright – Académie d'Agriculture de France, 2015.

phénomènes de facilitation ou de complémentarité, produisant des effets contrastés sur la productivité. Ces suggestions n'intègrent pas davantage les problèmes sylvicoles et économiques soulevés par la gestion des essences forestières en mélange. Une approche globale devrait donc être initiée, associant écologues, sylviculteurs et économistes, afin de mesurer les effets positifs et négatifs du mélange d'essences forestières pour la croissance des arbres, pour leur résistance aux ravageurs ou pour d'autres fonctions écosystémiques mais aussi pour la gestion sylvicole des peuplements, afin de trouver le meilleur compromis dans une perspective de gestion durable.

5. Remerciements:

L'ensemble des résultats présentés dans cette synthèse sont issus de travaux menés en collaboration avec Luc Barbaro, Eckehard Brockerhoff, Bastien Castagneyrol, Marc Deconchat, Anne-Maïmiti Dulaurent-Mercadal, Brice Giffard, Virginie Guyot, Inge van Halder, Pierre Ménassieu, Dominique Piou, Aude Vuilatte, et Fabrice Vetillard.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) Aebi, A., Schönrogge, K., Melika, G., Quacchia, A., Alma, A., & Stone, G. N. (2007). Native and introduced parasitoids attacking the invasive chestnut gall wasp Dryocosmus kuriphilus. EPPO bulletin, 37(1), 166-171.

(2) Barbaro, L., Couzi, L., Bretagnolle, V., Nezan, J., & Vetillard, F. (2008). Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. Biodiversity and Conservation, 17(5), 1073-1087.

(3) Barthod, C. (1994). Sylviculture et risques sanitaires dans les forêts tempérées - 1ère partie. *Revue Forestière Française*, 46, 609–628.

(4) Brockerhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Ferraz, S.F.B. 2013. Role of eucalypt and other planted forests in biodiversity conservation and the provision of biodiversity-related ecosystem services. Forest Ecology and Management, 301, 43-50

(5) Castagneyrol, B., Jactel, H. 2012. Unravelling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis. Ecology, 93, 2115–2124

(6) Castagneyrol B., Giffard B., Péré C., Jactel H. 2013. Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. Journal of Ecology 101: 418–429

(7) Castagneyrol, B., Jactel, H., Vacher, C., Brockerhoff, E.G., Koricheva, J. 2014. Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. Journal of Applied Ecology, Journal of Applied Ecology, 51, 134–141

(8) Démolin G., 1969. Comportement des adultes de Thaumetopoea pityocampa Schiff. Dispersion Spatiale, importance écologique. Annales des Sciences forestières, vol 26, n°1, pp 81-102.

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

(10) Dulaurent A.-M., Porté A.J., van Halder I., Vétillard F., Menassieu P. & Jactel H. 2012. Hide and seek in forests: visual selection of host trees by the pine processionary moth is impeded by the presence of non-host trees. Agricultural and Forest Entomology, 14, 19-27

(11) FAO (2015). Forest Global Assessment 2015, http://www.fao.org/forest-resources-assessment

(12) Gibson, I.A.S. & Jones, T.M. (1977). Monoculture as the origin of major pests and diseases. In: Origins of pest, parasite, disease and weed problems. (eds Cherrett, J.M. & Sagar G.R.). 8th Symposium of the British Ecological Society, Bangor, April 12–14 1976, Blackwell Scientific

Copyright – Académie d'Agriculture de France, 2015.

Publication, Oxford, pp. 139–161

(13) Giffard B, Corcket E, Barbaro L, Jactel H. 2012. Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats. Oecologia (168), 415-424

(14) Giffard, B., Jactel, H., Corcket, E., Barbaro, L. 2012. Influence of surrounding vegetation on insect herbivory: A matter of spatial scale and herbivore specialisation. Basic and Applied Ecology, 13, 458-465

(15) Giffard, B., Barbaro, L., Jactel, H., Corcket, E. 2013. Plant neighbours mediate bird predation effects on arthropod abundance and herbivory. Ecological Entomology, in press

(16) Gottschalk, K.W. & Twery, M.J. (1989). Gypsy moth in pine-hardwood mixtures. In: Pine-hardwood mixtures: a symposium on management and ecology of the type. (ed. Waldrop, T.A.), USDA Forest Service General Technical Report SE 58, pp 50–58.

(17) 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.

(18) Guyot, V., Castagneyrol, B., Vialatte, A., Deconchat, M., Jactel, H. (2016) Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe. Biology Letters, *in press*

(19) IFN (2007). Richesse et diversité des forêts françaises. http://www.ifn.fr/spip/rubrique.php3?id_rubrique=78

(20) Jactel, H., Van Halder, I., Menassieu, P. , Zhang, Q.H., Schlyter, F. 2001. Non-host volatiles disrupt the response of the stenographer bark beetle, Ips sexdentatus (Coleoptera: Scolytidae), to pheromone baited traps and maritime pine logs. Integrated Pest Management Reviews. 6: 197-207.

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

(22) Jactel, H., Brockerhoff, E. & Duelli, P. (2005). A test of the biodiversity-stability theory: Meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination of responsible factors. In: Forest Diversity and Function – Temperate and Boreal Systems (eds Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D), Springer Verlag, Ecological studies, vol 176, pp. 235–262.

(23) Jactel, H., Brockerhoff, E. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. Ecology Letters 10 (9): 835-848.

(24) Jactel, H., Menassieu, P., Vétillard, F., Gaulier, A., Samalens, J.C. & Brockerhoff, E.G. (2006). Tree species diversity reduces the invasibility of maritime pine stands by the bast scale, Matsucoccus feytaudi (Homoptera: Margarodidae). Canadian Journal of Forest Research, 36, 314–323.

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

(26) Jactel, H; Petit, J; Desprez-Loustau ML; Delzon S; Piou D; Battisti A; Koricheva J (2012) Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. Global Change Biology (18), 267–276

(27) Koricheva, J., Vehviläinen, H., Riihimäki, J., Ruohomäki, K., Kaitaniemi, P. & Ranta, H. (2006). Diversification of tree stands as a means to manage pests and diseases in boreal forests: myth or reality? Canadian Journal of Forest Research, 36, 324–336.

(28) Landmann, G. 1998. Forest health, silviculture and forest management. In Problemas sanitarios en los sistemas forestales: de los espacios protegidos a los cultivados rapido. Ed. R. Montoya. Coleccion Technica. Organismo Autonomo Parques Nacionales. Madrid. 155- 183

(29) Rouault, G., Candau, J.N., Lieutier, F., Nageleisen, L.M., Martin, J.C., Warzee, N. 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. Annals of Forest Science 63 (6): 613-624.

(30) Schelhaas, M. J., Nabuurs, G. J., & Schuck, A. (2003). Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. Global Change Biology, 9(11), 1620-1633.

(31) Scherer-Lorenzen, M, Korner, C., Schulze, E.D. 2005. The functional significance of forest diversity: the starting point. Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems. Ecological Studies: Analysis and Synthesis. 176: 3-12

(32) Schuldt, A., Baruffol, M., Böhnke, M., Bruelheide, H., Härdtle, W., Lang, A. C., ... & Assmann, T. (2010). Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. Journal of

Copyright – Académie d'Agriculture de France, 2015.

Ecology, 98(4), 917-926.

(33) Wainhouse, D. 2005. Ecological methods in forest pest management. Oxford University Press; Oxford; UK

(34) Watt, A.D. (1992). Insect pest population dynamics: Effects of tree species diversity. In: The Ecology of Mixed-Species Stands of Trees (eds Cannell, M.G.R., Malcolm, D.C., & Robertson, P.A.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 267–275.

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

Copyright – Académie d'Agriculture de France, 2015.