







## PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ, GESTION FORESTIÈRE ET POLITIQUES PUBLIQUES" Rapport final de l'état d'avancement

1<sup>er</sup> juin 2018

BIODIVERSITÉ ET PRODUCTIVITÉ DES FORÊTS : EFFETS DES INTERACTIONS BIOTIQUES SOUS CONTRAINTE CLIMATIQUE (BIOPICC, ECOFOR )

Bastien Castagneyrol
INRA UMR BIOGECO
69 route d'Arcachon
33616 Cestas cedex
bastien.castagneyrol@inra.fr

#### **Auteurs et affiliations**

Bastien Castagneyrol<sup>1</sup>, Nicolas Angeli<sup>2</sup>, Luc Barbaro<sup>3,4</sup>, Damien Bonal<sup>2</sup>, Frédéric Bernier<sup>5</sup>, Amélie Castro<sup>6</sup>, Emmanuel Corcket<sup>1</sup>, Thomas Damestoy<sup>1</sup>, Bruno Garnier<sup>2</sup>, Christian Hossann<sup>2</sup>, Bernard Issenhuth<sup>5</sup>, Hervé Jactel<sup>1</sup>, Céline Meredieu<sup>5</sup>, Xavier Morin<sup>7</sup>, Patrick Pastuszka<sup>5</sup>, Maude Toïgo<sup>1</sup>

- 1 BIOGECO, INRA, Univ. Bordeaux, 33610, Cestas, France
- 2 Université de Lorraine, AgroParisTech, INRA, UMR Silva, 54000 Nancy, France
- 3 Dynafor, INRA-INPT, Univ. Toulouse, Auzeville, France
- 4 Museum National d'Histoire Naturelle CESCO, UMR7204 MNHN-CNRS-UPMC, Paris, France
- 5 UEFP, INRA, 33610 Cestas, France
- 6 CRPF Aquitaine
- 7 Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Montpellier Paul Valéry, EPHE, IRD

### Table des matières

Résumé court	4
Brief summary	
Résumé long	5
Synthesis	10
Quantitative summary	11
Publications in scientific journals	
Publications for broader audience	12
Bachelor and Master theses	
Oral presentations	
Remerciements	
1 - Rappel des objectifs du projet	16
2 - Le dispositif expérimental ÓRPHEE	16
2.1 - Le <i>design</i> expérimental	16
2.2 - Mise en place et contrôle de l'irrigation	17
3 - Effets de la contrainte hydrique sur la relation entre diversité des arbres et résistance aux herbivores	18
3.1 - Contexte de la tâche	18
3.2 - Hypothèses testées	
3.3 - Moyens mis en œuvre	19
3.4 - Résultats obtenus et interprétations	19
3.5 - Dissémination	29
3.6 - Ajustements par rapport à la proposition initiale	
3.7 - Références	
4 - Effet de la diversité en arbres sur l'intensité d'insectivorie des oiseaux forestiers	
4.1 - Contexte de la tâche	34
4.2 - Hypothèses testées	
4.3 - Moyens mis en oeuvre	35
4.4 - Résultats obtenus et interprétations	
4.5 - Dissémination	
4.6 - Ajustements par rapport à la proposition initiale	
4.7 - Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche	3/
5 - Effet de la contrainte hydrique et de la diversité des arbres sur les communautés végétales du sous-bois	338
5.1 - Contexte de la tâche	
5.2 - Hypothèses testées	
5.3 - Moyens mis en œuvre	39
5.5 - Dissémination	
Publications scientifiques	
Rapports de stages	
5.6 - Ajustements par rapport à la proposition initiale	41
5.7 - Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche	42
5.8 - Références	42
6 - Effet de la contrainte hydrique sur le fonctionnement hydrique et carboné des arbres et sur leui	r profondour
d'enracinementd's de la contrainte frydrique sur le fonctionnement frydrique et carbone des arbies et sur leur	
6.1 - Contexte de la tâche	
6.2 - Hypothèses testées	43
6.3 - Moyens mis en œuvre	43
6.4 - Résultats obtenus et interprétations	
6.5 - Dissémination	
6.6 - Ajustements par rapport à la proposition initiale	
6.7 - Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche	51
6.8 - Références	
7 - Effets de la contrainte hydrique sur la relation diversité-productivité	
7 - Lifets de la contrainte hydrique sur la relation diversite-productivite	
7.2 - Hypothèses testées	
7.3 - Moyens mis en oeuvre	
7.4 - Résultats obtenus et interprétations	
7.5 - Dissémination	
7.5 - Ajustements par rapport à la proposition initiale	
7.7 - Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche	
7.8 - Références	
8 – Conclusions et perspectives pour la recherche et la gestion forestière	63
8.1 – La gestion du stress hydrique, un enjeu majeur	
8.2 - Le cas particulier du mélange pin-bouleau	64
0.2 - Le cas particuler du merange prin-bouleau	65

### Résumé court

Le projet BioPICC est construit autour de deux hypothèses : (1) la productivité des forêts est plus importante dans les peuplements mélangés que dans les monocultures et (2) la diversité des arbres renforce la stabilité de la productivité en cas de stress, en particulier au stress hydrique et aux dégâts d'insectes. Son ambition est d'expliciter les mécanismes qui sous-tendent la relation diversitéproductivité en intégrant les contraintes biotiques et abiotiques. L'ensemble du projet s'articule autour du dispositif expérimental ORPHEE qui manipule de manière factorielle la diversité des arbres et l'apport en eau (irrigation estivale). Nos travaux ont porté sur trois espèces d'arbres (Pinus pinaster, Betula pendula, Quercus robur) plantées seules (monocultures) ou en mélange de deux et trois espèces. Nos travaux ont montré que le stress hydrique modifie la nature et l'intensité des effets de la diversité des arbres sur les interactions biotiques impliquant les insectes, leurs prédateurs et la végétation du sous bois. Ces effets étaient différents selon les espèces d'arbres étudiées. Nos résultats démontrent très clairement l'importance capitale de prendre en compte le stress hydrique pour interpréter l'effet de la diversité des arbres sur la productivité des forêts. Ils suggèrent que le choix de la composition spécifique des forêts est un levier de gestion permettant d'améliorer la productivité des forêts et leur résistance aux herbivores, mais que la sélection des essences d'accompagnement doit être adaptée à l'essence cible.

### Brief summary

The BioPICC project is built upon two hypotheses: (1) forest productivity is higher in mixed stands than in monocultures and (2) tree diversity increases the stability of forest productivity in the presence of water stress and herbivore pressure. The project ambitioned to explain the mechanisms underlying the diversity-productivity relationship under biotic and abiotic constraints. The whole project was based on the ORPHEE experiment that factorially manipulated tree diversity and water supply (through irrigation during summer). Our work focused on three tree species (Pinus pinaster, Betula pendula, Quercus robur) planted alone (monocultures) or in a mixture of two and three species. Our work showed that water stress modified the nature and strength of the effects of tree diversity on biotic interactions involving insects, their predators and understory vegetation. There were no general trends as different species had different responses to tree diversity under stressful conditions. Our results clearly demonstrate the critical importance of taking water stress into account when interpreting the effect of tree diversity on forest productivity. They suggest that modifying the species composition of mixed forests is a management lever for improving forest productivity and resistance to herbivores, but that the choice of the companion tree species must be adapted to the target species.

### Résumé long

Rappel des objectifs et des moyens du projet BIOPICC ► Le projet BIOPICC est construit autour de deux hypothèses : (1) la productivité des forêts est plus importante dans les peuplements mélangés que dans les monocultures et (2) la diversité des arbres renforce la stabilité de la productivité en cas de stress, en particulier au stress hydrique et aux dégâts d'insectes. Son ambition est d'expliciter les mécanismes qui sous-tendent la relation diversité-productivité en intégrant les contraintes biotiques et abiotiques.

L'ensemble du projet s'articule autour du dispositif expérimental ORPHEE qui manipule de manière factorielle la diversité des arbres et l'apport en eau (irrigation estivale). Nos travaux ont porté sur trois espèces d'arbres (*Pinus pinaster*, *Betula pendula*, *Quercus robur*) plantées seules (monocultures) ou en mélange de deux et trois espèces.

L'irrigation du dispositif ORPHEE L'irrigation du dispositif était au centre des questions abordées dans le cadre du projet BIOPICC. Son objectif était de lever la contrainte hydrique estivale. L'irrigation est effective depuis 2015. Elle consiste en l'aspersion de l'équivalent de 3 mm de précipitation par nuit et par parcelle expérimentale entre le mois de mai et le mois d'octobre. L'irrigation est appliquée au niveau du bloc, pour des contraintes techniques. Plusieurs moyens ont été mis en œuvre pour vérifier l'efficacité de l'irrigation : mesures de potentiels hydriques, mesures d'humidité du sol, mesures des apports au moyen de pluviomètres. Les mesures réalisées confirment une différence de disponibilité en eau entre les parcelles irriguées et non irriguées. L'objectif initial a bien été atteint, toutefois des disparités entre blocs et parcelles expérimentales : l'impact de l'irrigation sur le stress hydrique subi par les arbres peut varier selon les espèces et, pour une même espèce, selon la composition des parcelles expérimentales. La densité de la végétation du sous bois peut expliquer ces disparités qui ne remettent toutefois pas en question les différences notables entre blocs irrigués et non irrigués.

Principaux résultats ► Nos travaux ont montré que le stress hydrique modifie la nature et l'intensité des effets de la diversité des arbres sur les interactions biotiques impliquant les insectes, leurs prédateurs et la végétation du sous bois. Il ne s'est dégagé aucune tendance générale commune aux trois espèces d'arbres étudiées. Sans qu'il soit possible d'établir de relation de cause à effet, nous avons montré d'une part une tendance à la susceptibilité par association pour le bouleau, lequel a subi plus de dégâts d'insectes en mélange qu'en monoculture dans les conditions de stress hydrique, et d'autre part une moindre productivité du bouleau en présence de pin. Au contraire, nous avons montré que la présence de bouleau a contribué à protéger les pins contre les attaques de chenilles processionnaires. Là encore, sans que la relation de causalité soit démontrée, nous avons montré qu'à l'échelle individuelle, le pin a été plus productif dans les mélanges pins-bouleaux que dans les monocultures.

Les différences de comportement des différentes espèces étudiées vis-à-vis de la diversité des arbres et du stress hydrique soulignent l'importance de la composition spécifique des parcelles forestières. Nous avons mis en évidence le rôle clé que jouent les différences des traits fonctionnels entre espèces associées, notamment sur la résistance aux herbivores, la structuration des communautés végétales du sous bois, et la dynamique de croissance des arbres.

L'intégration des différentes fonctions étudiées dans le cadre du projet (productivité, résistance aux herbivores, régulation des herbivores, résistance au stress hydrique, support de biodiversité) dans un schéma fonctionnel global n'a pas pu être réalisée dans le temps du projet. En revanche, les méthodes développées et les données acquises permettront cette synthèse.

Ajustements par rapport à la proposition initiale ▶ La majorité des objectifs annoncés dans la proposition initiale ont été remplis. Seuls quelques ajustements à la marge ont été nécessaires, soit que les moyens ont été mis en œuvre mais n'ont pas fournis de résultats exploitables, soit qu'il a été décidé de reporter les efforts sur d'autres activités complémentaires en bénéficiant des opportunités de collaborations qui ont émergé pendant le déroulement du projet. Les ajustements sont détaillés dans le document principal. Un des objectifs de la proposition initiale n'a pas été rempli de manière satisfaisante : le lien avec les gestionnaires. Ce constat tient d'une part à ce nous avions idéalisé l'état de la littérature disponible à l'échelle régionale pour les modèles biologiques étudiés et d'autre part à des expériences malheureuses répétées avec des étudiants.

Implications pour la gestion forestières ▶ Nos résultats démontrent très clairement l'importance capitale de prendre en compte le stress hydrique pour interpréter l'effet de la diversité des arbres sur la productivité des forêts. Ils ouvrent de nombreuses perspectives fondamentales, notamment quant au rôle clé que pourraient jouer les traits foliaires dans les interactions arbres-arbres-herbivores. Il apparaît clairement que le choix de la composition spécifique des forêts est un levier de gestion susceptible d'augmenter la productivité des forêts et leur résistance aux herbivores sous réserve que les essences d'accompagnement soient adaptées à l'essence cible. Toutefois, il serait prématuré de traduire les résultats du projet BIOPICC en termes de stratégies de gestion opérationnelles.

**Bilan quantitatif** ➤ Un minimum de six articles scientifiques basés exclusivement sur les résultats du projet BioPICC ont été ou seront publiés dans les prochains mois [1-6, ci-dessous]. S'y ajoutent plusieurs publications de synthèse impliquant les partenaires du projet BioPICC et s'appuyant sur les résultats du projet [7-13]. S'ajoute également un article en français à destination du grand public, et plus spécifique d'un lectorat forestier [14].

- 1. Castagneyrol, B., Jactel, H., Moreira, X., 2018a. Anti-herbivore defences and insect herbivory: Interactive effects of drought and tree neighbours. Journal of Ecology in press. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12956
- 2. 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, 3520–3531. https://doi.org/10.1002/ece3.2950
- 3. Castagneyrol, B., Moreira, X., Jactel, H., 2018b. Drought and plant neighbourhood interactively determine herbivore consumption and performance. Scientific Reports 8, 5930. https://doi.org/10.1038/s41598-018-24299-x
- 4. Morin, X., Castagneyrol, B., de Coligny, F., Damestoy, T., Jactel, H., Meredieu, C. (in prep.) Diversity effects on the productivity of maritime pines in mixed stands with birches: a case study using a forest dynamics model (soumission à un numéro spécial de Annal of Forest Sciences)
- 5. Toïgo, M., Castagneyrol, B., Jactel, H. Morin, X., Meredieu, C. (in prep.) Disentangling the effects of species addition and substitution in young mixed stands from plantation (soumission à Forest Ecology and Management)
- 6. Emmanuel Corcket, Didier Alard, Inge van Halder, Hervé Jactel, Begoña Garrido Diaz, Edith Reuzeau, Bastien Castagneyrol. Canopy composition and drought shape understorey plant assemblages in early stages of a tree diversity experiment. En préparation.
- 7. Grossman, J.J., M. Vanhellemont, N. Barsoum, J. Bauhus, H. Bruelheide, B. Castagneyrol, J. Cavender-Bares, N. Eisenhauer, O. Ferlian, D. Gravel, A. Hector, H. Jactel, H. Kreft, S. Mereu, C. Messier, B. Muys, C. Nock, A. Paquette, J. Parker, M.P. Perring, Q. Ponette, P.B. Reich A. Schuldt, M. Staab, M.Weih, D.C. Zemp, M. Scherer-Lorenzen, K. Verheyen. (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
- 8. Paquette, A., Hector, A., Castagneyrol, B., Vanhellemont, M., Koricheva, J., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., and TreeDivNet, A million and more trees for science, Nature Ecology & Evolution

- 9. 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 Report, 3(3), 223-243
- 10. Díaz, S., Jens Kattge, Johannes H. C. Cornelissen, Ian J. Wright, Sandra Lavorel, Stéphane Dray, Björn Reu, Michael Kleyer, Christian Wirth, I. Colin Prentice, Eric Garnier, Gerhard Bönisch, Mark Westoby, Hendrik Poorter, Peter B. Reich, Angela T. Moles, John Dickie, Andrew N. Gillison, Amy E. Zanne, Jérôme Chave, S. Joseph Wright, Serge N. Sheremet'ev, Hervé Jactel, Christopher Baraloto, Bruno Cerabolini, Simon Pierce, Bill Shipley, Donald Kirkup, Fernando Casanoves, Julia S. Joswig, Angela Günther, Valeria Falczuk, Nadja Rüger, Miguel D. Mahecha, Lucas D. Gorné. (2016) The global spectrum of plant form and function, Nature, 529(7585), 167-171
- 11. Barbaro L., Rusch A., Muiruri E.W., Gravellier B., Thiéry D., Castagneyrol B. 2017 Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity. Journal of Applied Ecology 54: 500-508
- 12. Brockerhoff E.G., Barbaro L., Castagneyrol B., Forrester D.I., Gardiner B., Gonzalez J.R., Lyver P.O.B., 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 & Conservation 26: 3005-3035.
- 13. Muiruri E.W., Castagneyrol B., Koricheva J., Barbaro L., Jactel H., Verheyen K. et al. in prep. Experimental effects of forest diversity on bird insectivory at the global scale. Proceedings Royal Society B
- 14. Castagneyrol B., Jactel, H., Damestoy, T. (2018) La chenille processionnaire du pin : une menace ?, Forêt Entreprise (à paraître)

Huit étudiants de Master (deuxième année) ont été formés pendant le temps du projet BIOPICC. Ces stages ont donné lieu à des rapports disponibles sur demande auprès de B. Castagneyrol. Ne sont pas mentionnés dans cette synthèse les étudiants du Master 1 et de Licence.

- 1. KADIRI Yasmine (2018) Dynamique de la résistance des arbres aux insectes herbivores dans les forêts mélangées
- 2. ROUTIER Florine (2017) Effets de la diversité de canopée forestière sur les facteurs physiques du sous-bois et le cylce de la matière organique
- 3. CEBALLOS-ESCALERA Angelina (2016)— Interactive effects of tree diversity and hydric constraint on insect herbivory
- 4. DAMESTOY Thomas (2016) Étude de l'impact de la processionnaire du pin sur la croissance du pin en fonction de la composition en essences d'arbres de l'écosystème forestier. Effets du mélange pin-bouleau sur la productivité du pin
- 5. POTTIER-GIQUEL Sarah (2016) Effet de la diversité de la canopée forestière sur la diversité spécifique du sous-bois landais
- 6. DAMIEN Maxime (2015) Temporal shifts between associational resistance and susceptibility in mixed forests
- 7. GRAVELLIER Bastien (2015) Interacting effects of bird functional diversity, grass cover and landscape composition on avian insectivory in vineyards
- 8. HONGSAVANH Mélanie (2015) Rôle de la diversité dans la productivité et la stabilité temporelle de parcelles forestières de pins maritimes (*Pinus pinaster*) et de bouleaux verruqueux (*Betula pendula*)

Les résultats obtenus dans le cadre du projet BIOPICC ont été présentés auprès d'un public de scientifiques et de getsionnaires lors de plusieurs colloques nationaux et internationaux. La liste ci-dessous n'est pas exhaustive et ne mentionne pas les séminaires informels.

1. Castagneyrol et al. (2018) Interacting effects of climate and plant neighbours on phytochemistry; do plants care? Ecological Society of America 2018, New Orleans

- 2. Castagneyrol B., Bonal D., Damien M., Jactel H., Meredieu C., Muiruri E.W., Barbaro L. 2017 Bottom-up and top-down effects of tree diversity on insect herbivory on pedunculate oak. IUFRO 125th Anniversary Congress 2017, 18-22th September, Freiburg, Germany
- 3. Castagneyrol B., Jactel H., Barbaro L., Moreira X. 2017. Insect herbivory in a drier world: direct, trait-mediated and enemy-mediated effects of neighbours. Pontevedra, April 28th 2017
- 4. Castagneyrol et al. (2016) Pest damage in mixed forests: disentangling the effects of neighbour identity, host density and host apparency at different spatial scales, sfécologie 2016, Marseille
- 5. Jactel et al. (2016) Effects of tree species diversity on resistance to biotic disturbances in planted forests. IUFRO conference on Planted Forests, Biarritz June 2016
- 6. Jactel et al. (2016) Effects of tree species diversity on resistance to natural disturbances in planted forests. EcoSummit, Montpellier, Aout 2016
- 7. Jactel et al. (2016) Tree diversity forest resistance relationships. EuMixFor final conference, Praha, Oct. 2016 (invited keynote)
- 8. Jactel et al. (2016) Biodiversity and regulating ecosystem services in forests. IUFRO Asia-Oceania conference, Beijing Oct. 2016 (invited keynote)
- 9. Jactel H. & Castagneyrol B. (2017) Effet de la diversité des forêts sur leur résistance aux insectes ravageurs natifs et exotiques. Conférence REGEFOR, Nancy, Juin 2017.
- 10. Muiruri E.W., Castagneyrol B., Barbaro L., Koricheva J. 2017. Experimental effects of forest diversity on bird insectivory at the global scale. TreeDivNet annual meeting, INRA Pierroton, France, 31st January 1th February 2017
- 11. Barbaro L., Castagneyrol B., Paschetto L., Muiruri E.W., Jactel H. 2017 Tree diversity effects on bird insectivory under experimental irrigation. Biopicc annual meeting, INRA Pierroton, 10th-11th January 2017
- 12. Barbaro L., Rusch A., Muiruri E.W., Castagneyrol B. 2016 Bird functional insectivory and landscape complexity in vineyard agroecosystems. French Ecological Society Meeting, Marseille 24-28 October 2016
- 13. Castagneyrol B., Muiruri E.W., Jactel H., Bonal D., Barbaro L. 2016 Insect herbivory depends on tree diversity but we (still) don't really know why. TreeDivNet Annual Meeting, Uppsala, Sweden, 3-5 February 2016
- 14. Damestoy, T. 2017. Survie et croissance des arbres dans les peuplements mélangés attaqués par un ravageur. Séminaire Biopicc du 10 janvier 2017, Cestas
- 15. Toïgo M., Meredieu C. 2017. Croissance en hauteur et diamètre du mélange Pinus pinaster-Betula pendula au stade jeune. Séminaire Biopicc du 10 janvier 2017, Cestas
- 16. Toïgo M., Castagneyrol B., Jactel H., Meredieu C. 2018. Production du bouleau et du pin maritime en mélange au stade jeune : substitution et addition d'essences dans le massif landais. Journées Caqsis 26 au 28/03/2018 Clermont Ferrand

Connexions avec les autres programmes de recherche ► Le dispositif ORPHEE est pleinement intégré dans un réseau international de dispositifs construits sur le même principe (*Tree Diveristy Network*, <u>TreeDivNet</u>), de sorte que les données acquises dans le cadre du projet BioPICC sont partageables et seront partagées avec les partenaires du réseau dans le cadre d'articles de synthèse. Ces articles, en cours, concernent notamment les effets de la diversité des arbres sur : (i) la productivité des forêts, (ii) la résistance aux insectes herbivores, (iii) l'activité microbienne des sols, (iv) l'activité des prédateurs. Pendant le temps du projet BioPICC, un financement (2017-2018) a été obtenu pour des échanges de chercheurs et d'étudiants entre l'unité BIOGECO et l'Université

du Québec à Montréal (UQAM), animatrice du réseau de dispositifs IDENT. Enfin, le projet ANR DIPTICC (2017-2021) associe les mêmes partenaires que le projet BIOPICC et s'appuie sur les protocoles précédemment mis en place. Il permettra de finaliser la valorisation des travaux initiés pendant la période 2014-2018.

### **Synthesis**

The BioPICC project is built around two hypotheses: (1) forest productivity is higher in mixed stands than in monocultures and (2) tree diversity increases the stability of forest productivity in the presence of water stress and herbivore pressure. The project ambitioned to explain the mechanisms underlying the diversity-productivity relationship under biotic and abiotic constraints.

The whole project was based on the ORPHEE experiment that factorially manipulated tree diversity and water supply (through irrigation during summer). Our work focused on three tree species (Pinus pinaster, Betula pendula, Quercus robur) planted alone (monocultures) or in a mixture of two and three species.

Our work showed that water stress modified the nature and strength of the effects of tree diversity on biotic interactions involving insects, their predators and understory vegetation. There were no general trends as different species had different responses to tree diversity under stressful conditions. In particular, we showed a tendency toward associational susceptibility for birch, which suffered more damage from insects in mixtures than in monocultures under water stress conditions. Consistently, we document a lower productivity of birch in the presence of pine. On the contrary, we showed that the presence of birch contributed to protect pines against attacks by larvae of the pine processionary moth (i.e., associational resistance). Consistently, we showed that individual pines were more productive in pine-birch mixtures than in monocultures. Although causal relationships could not be established, these results strongly suggest that tree diversity effects on tree productivity could be indirectly mediated by tree diversity effects on insect herbivores.

The fact that different species had different response to tree diversity under mild vs. stressful conditions underlines the importance of the specific composition of forest plots for forest functioning. We highlighted the key role played by differences in functional traits between associated species, particularly on tree resistance to herbivores, tree growth and understorey vegetation. In particular, we showed that not only tree traits influence tree intercations with other forest compartpments (insect herbivores and understorey plants), but also that tree species composition also drives the expression of leaf traits. We therefore unravalled the potential for leaf traits to be one of the missing links between tree diversity and tree productivity.

Our results clearly demonstrate the critical importance of taking water stress into account when interpreting the effect of tree diversity on forest productivity. They pave the way for future fundamental research, in particular research addressing indirect trait-mediated effects of tree diversity on forest functioning. From a managament perspective, it appears that modifying the species composition of mixed forests is a management lever for improving forest productivity and resistance to herbivores, but that the choice of the companion tree species must be adapted to the target species. However, it would be premature to translate the results of the BioPICC project into operational management strategies.

### Quantitative summary

All publications are available upon request. Please contact B. Castagneyrol: <u>bastien.castagneyrol@inra.fr</u>

### Publications in scientific journals

Publications entirely based on the results of the project BioPICC

- 1. Castagneyrol, B., Jactel, H., Moreira, X., 2018a. Anti-herbivore defences and insect herbivory: Interactive effects of drought and tree neighbours. Journal of Ecology in press. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12956
- **2.** 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, 3520–3531. https://doi.org/10.1002/ece3.2950
- 3. Castagneyrol, B., Moreira, X., Jactel, H., 2018b. Drought and plant neighbourhood interactively determine herbivore consumption and performance. Scientific Reports 8, 5930. https://doi.org/10.1038/s41598-018-24299-x
- 4. Morin, X., Castagneyrol, B., de Coligny, F., Damestoy, T., Jactel, H., Meredieu, C. (in prep.) Diversity effects on the productivity of maritime pines in mixed stands with birches: a case study using a forest dynamics model (soumission à un numéro spécial de *Annal of Forest Sciences*)
- 5. Toïgo, M., Castagneyrol, B., Jactel, H. Morin, X., Meredieu, C. (in prep.) Disentangling the effects of species addition and substitution in young mixed stands from plantation (soumission à Forest Ecology and Management)
- **6.** Emmanuel Corcket, Didier Alard, Inge van Halder, Hervé Jactel, Begoña Garrido Diaz , Edith Reuzeau, Bastien Castagneyrol. Canopy composition and drought shape understorey plant assemblages in early stages of a tree diversity experiment. *En préparation*.

Publications using data and expertise acquired during the project BioPICC.

- 7. Grossman, J.J., M. Vanhellemont, N. Barsoum, J. Bauhus, H. Bruelheide, B. Castagneyrol, J. Cavender-Bares, N. Eisenhauer, O. Ferlian, D. Gravel, A. Hector, H. Jactel, H. Kreft, S. Mereu, C. Messier, B. Muys, C. Nock, A. Paquette, J. Parker, M.P. Perring, Q. Ponette, P.B. Reich A. Schuldt, M. Staab, M.Weih, D.C. Zemp, M. Scherer-Lorenzen, K. Verheyen. (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
- **8.** Paquette, A., Hector, A., Castagneyrol, B., Vanhellemont, M., Koricheva, J., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., and TreeDivNet, A million and more trees for science, Nature Ecology & Evolution
- 9. 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 Report, 3(3), 223-243
- 10. Díaz, S., Jens Kattge, Johannes H. C. Cornelissen, Ian J. Wright, Sandra Lavorel, Stéphane Dray, Björn Reu, Michael Kleyer, Christian Wirth, I. Colin Prentice, Eric Garnier, Gerhard Bönisch, Mark Westoby, Hendrik Poorter, Peter B. Reich, Angela T. Moles, John Dickie, Andrew N. Gillison, Amy E. Zanne, Jérôme Chave, S. Joseph Wright, Serge N. Sheremet'ev, Hervé Jactel, Christopher Baraloto, Bruno Cerabolini, Simon Pierce, Bill Shipley, Donald Kirkup, Fernando Casanoves, Julia S. Joswig, Angela Günther, Valeria Falczuk, Nadja Rüger, Miguel D. Mahecha, Lucas D. Gorné. (2016) The global spectrum of plant form and function, Nature, 529(7585), 167-171
- 11. Barbaro L., Rusch A., Muiruri E.W., Gravellier B., Thiéry D., Castagneyrol B. 2017 Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity. Journal of Applied Ecology 54: 500-508

- 12. Brockerhoff E.G., Barbaro L., Castagneyrol B., Forrester D.I., Gardiner B., Gonzalez J.R., Lyver P.O.B., 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 & Conservation 26: 3005-3035.
- 13. Muiruri E.W., Castagneyrol B., Koricheva J., Barbaro L., Jactel H., Verheyen K. et al. in prep. Experimental effects of forest diversity on bird insectivory at the global scale. Proceedings Royal Society B

### Publications for broader audience

14. Castagneyrol B., Jacte; H., Damestoy, T. (2018) La chenille processionnaire du pin : une menace ?, Forêt Entreprise (à paraître)

### Bachelor and Master theses

- KADIRI Yasmine (2018) Dynamique de la résistance des arbres aux insectes herbivores dans les forêts mélangées
- ROUTIER Florine (2017) Effets de la diversité de canopée forestière sur les facteurs physiques du sous-bois et le cylce de la matière organique
- CEBALLOS-ESCALERA Angelina (2016)— Interactive effects of tree diversity and hydric constraint on insect herbivory
- PASCHETTO Lucas (2016) Effet de la diversité des arbres sur la prédation par les oiseaux insectivores
- GRUYER Pierre (2016) Effet des types de canopées forestières et de l'irrigation sur le microclimat et l'humidité du sol en forêt landaise
- DAMESTOY Thomas (2016) Étude de l'impact de la processionnaire du pin sur la croissance du pin en fonction de la composition en essences d'arbres de l'écosystème forestier. Effets du mélange pin-bouleau sur la productivité du pin
- POTTIER-GIQUEL Sarah (2016) Effet de la diversité de la canopée forestière sur la diversité spécifique du sous-bois landais
- DAMIEN Maxime (2015) Temporal shifts between associational resistance and susceptibility in mixed forests
- GRAVELLIER Bastien (2015) Interacting effects of bird functional diversity, grass cover and landscape composition on avian insectivory in vineyards
- HONGSAVANH Mélanie (2015) Rôle de la diversité dans la productivité et la stabilité temporelle de parcelles forestières de pins maritimes (*Pinus pinaster*) et de bouleaux verruqueux (*Betula pendula*)

### Oral presentations

- Castagneyrol et al. (2018) Interacting effects of climate and plant neighbours on phytochemistry; do plants care? Ecological Society of America 2018, New Orleans
- Castagneyrol B., Bonal D., Damien M., Jactel H., Meredieu C., Muiruri E.W., Barbaro L. 2017 Bottom-up and top-down effects of tree diversity on insect herbivory on pedunculate oak. IUFRO 125th Anniversary Congress 2017, 18-22th September, Freiburg, Germany
- Castagneyrol B., Jactel H., Barbaro L., Moreira X. 2017. Insect herbivory in a drier world: direct, trait-mediated and enemy-mediated effects of neighbours. Pontevedra, April 28th 2017

- Castagneyrol et al. (2016) Pest damage in mixed forests: disentangling the effects of neighbour identity, host density and host apparency at different spatial scales, sfécologie 2016, Marseille
- Jactel et al. (2016) Effects of tree species diversity on resistance to biotic disturbances in planted forests. IUFRO conference on Planted Forests, Biarritz June 2016
- Jactel et al. (2016) Effects of tree species diversity on resistance to natural disturbances in planted forests. EcoSummit, Montpellier, Aout 2016
- Jactel et al. (2016) Tree diversity forest resistance relationships. EuMixFor final conference, Praha, Oct. 2016 (invited keynote)
- Jactel et al. (2016) Biodiversity and regulating ecosystem services in forests. IUFRO Asia-Oceania conference, Beijing Oct. 2016 (invited keynote)
- Jactel H. & Castagneyrol B. (2017) Effet de la diversité des forêts sur leur résistance aux insectes ravageurs natifs et exotiques. Conférence REGEFOR, Nancy, Juin 2017.
- Muiruri E.W., Castagneyrol B., Barbaro L., Koricheva J. 2017. Experimental effects of forest diversity on bird insectivory at the global scale. TreeDivNet annual meeting, INRA Pierroton, France, 31st January 1th February 2017
- Barbaro L., Castagneyrol B., Paschetto L., Muiruri E.W., Jactel H. 2017 Tree diversity effects on bird insectivory under experimental irrigation. Biopicc annual meeting, INRA Pierroton, 10th-11th January 2017
- Barbaro L., Rusch A., Muiruri E.W., Castagneyrol B. 2016 Bird functional insectivory and landscape complexity in vineyard agroecosystems. French Ecological Society Meeting, Marseille 24-28 October 2016
- Castagneyrol B., Muiruri E.W., Jactel H., Bonal D., Barbaro L. 2016 Insect herbivory depends on tree diversity but we (still) don't really know why. TreeDivNet Annual Meeting, Uppsala, Sweden, 3-5 February 2016
- Damestoy, T. 2017. Survie et croissance des arbres dans les peuplements mélangés attaqués par un ravageur. Séminaire Biopicc du 10 janvier 2017, Cestas
- Toïgo M., Meredieu C. 2017. Croissance en hauteur et diamètre du mélange Pinus pinaster-Betula pendula au stade jeune. Séminaire Biopicc du 10 janvier 2017, Cestas
- Toïgo M., Castagneyrol B., Jactel H., Meredieu C. 2018. Production du bouleau et du pin maritime en mélange au stade jeune : substitution et addition d'essences dans le massif landais. Journées Caqsis 26 au 28/03/2018 Clermont Ferrand

# Biodiversité et productivité des forêts : effets des interactions biotiques sous contrainte climatique

### Rapport scientifique

#### **Auteurs et affiliations**

Bastien Castagneyrol<sup>1</sup>, Nicolas Angeli<sup>2</sup>, Luc Barbaro<sup>3,4</sup>, Damien Bonal<sup>2</sup>, Frédéric Bernier<sup>5</sup>, Amélie Castro<sup>6</sup>, Emmanuel Corcket<sup>1</sup>, Thomas Damestoy<sup>1</sup>, Bruno Garnier<sup>2</sup>, Christian Hossann<sup>2</sup>, Bernard Issenhuth<sup>5</sup>, Hervé Jactel<sup>1</sup>, Céline Meredieu<sup>5</sup>, Xavier Morin<sup>7</sup>, Patrick Pastuszka<sup>5</sup>, Maude Toïgo<sup>1</sup>

- 1 BIOGECO, INRA, Univ. Bordeaux, 33610, Cestas, France
- 2 Université de Lorraine, AgroParisTech, INRA, UMR Silva, 54000 Nancy, France
- 3 Dynafor, INRA-INPT, Univ. Toulouse, Auzeville, France
- 4 Museum National d'Histoire Naturelle CESCO, UMR7204 MNHN-CNRS-UPMC, Paris, France
- 5 UEFP, INRA, 33610 Cestas, France
- 6 CRPF Aquitaine
- 7 Centre d Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Montpellier Paul Valéry, EPHE, IRD

### Remerciements

Enormément de personnes ont participé de près ou de loin aux activités menées dans le cadre du projet BioPICC. Certaines sont citées dans ce rapport. D'autre ne le sont pas. Aussi, parce qu'elles ont d'une manière ou d'une autre participé à la bonne marche du projet, les auteurs de ce rapport tiennent à remercier chaleureusement, dans le presque désordre : Inge van Halder, Fabrice Vétillard, Florence Le-Pierres, Véronique Lozano-Hamlat, Chantal Bouquet, Frédérique Générale, Martine Martin-Clotté, Xavier Capdevielle, Edith Reuzeau, Begoña Garrido Diaz, Pablo Massart, Sylvia Branchu, Maxime Damien, Bastien Gravellier, Pilar Fernandez Conradi, Quentin Baillavoine, Rosalie Lefeu, Mélanie Thiery, Sarah Potier Giquel, Florine Routier, Angelina Ceballos Escalera, Yasmine Kadiri, Victor Rebillard, Christophe Poilleux, Evalyn W. Muiruri, Bruno Garnier, Lucas Paschetto, François de Coligny, Audrey Albert, Bernard Dokhelar, Camille Fort, Laurence Le Maout.

Les auteurs remercient également le GIP ECOFOR pour son soutien financier et logistique. Une partie des résultats présentés dans le présent rapport a été obtenue grâce au soutien financier de l'EquipEx Xyloforest (ANR-10-EQPX-16-01), de l'ANR DIPTICC (2017-2020), du projet SoilForEUROPE (BIODIVERSA 2016-2018). Le modèle Forceeps est disponible grâce à son implémentation dans la plate-forme CAPSIS. Les analyses isotopiques ont été réalisées par la plateforme d'écologie fonctionnelle (PTEF, appelée Silvatech depuis janvier 2018) certifiée (PTEF OC 081).

### 1 - Rappel des objectifs du projet

Le projet BioPICC est construit autour de deux hypothèses : (1) la productivité des forêts est plus importante dans les peuplements mélangés que dans les monocultures d'arbres et (2) la diversité des arbres renforce la stabilité de la productivité en cas de stress, en particulier hydriques. Le projet a notamment pour ambition d'aller au-delà de la seule description d'une relation diversité-productivité et diversité-stabilité en testant les mécanismes sous- jacents qui impliquent les effets positifs et négatifs des interactions végétales (arbres-arbres et arbres- végétation herbacée) et des interactions bi- et tri-trophiques (arbres – herbivores – prédateurs) sur la productivité. Les approches expérimentales et de modélisation mises en œuvre dans le projet BioPICC permettent de tester comment les contraintes abiotiques modifient la direction et l'intensité des interactions biotiques influençant de manière directe et indirecte la productivité, à l'échelle de l'essence et du peuplement forestier. L'ensemble des mécanismes explorés dans le projet BioPICC et les partenaires impliqués sont résumés sur la Figure 1.1.

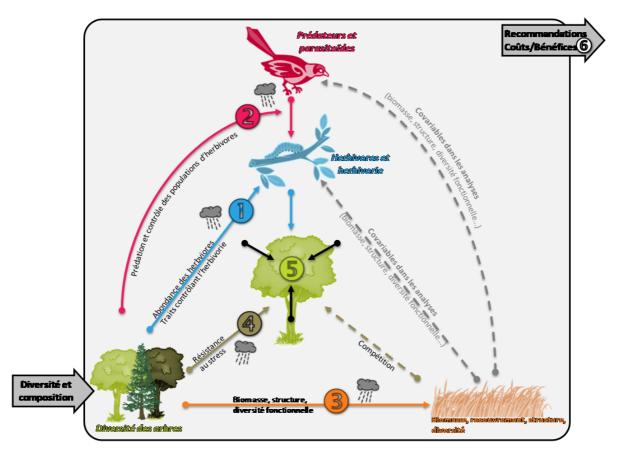


Figure 1.1 • Diversité des interactions biotiques influençant la performance des arbres. La diversité des arbres (en bas à gauche) constitue le point d'entrée de l'expérimentation. Les effets de la biodiversité et de la contrainte hydrique sont intégrés par la performance des arbres (survie et croissance, [5, INRA BIOGECO, CNRS CEFE]). Les différentes tâches du projet visent à explorer les mécanismes directs (compétition et facilitation entre essences, résistance au stress hydrique [4, INRA EEF]) et indirects (effets de la diversité des arbres sur la strate herbacée, [3, INRA BIOGECO] les herbivores et [1, INRA BIOGECO] leurs prédateurs [2, INRA BIOGECO]). La contrainte hydrique, manipulée expérimentalement, est susceptible d'influencer la performance des arbres de manière directe et indirecte, en modifiants l'intensité et le sens des interactions entre les différents compartiments biologiques (nuages de pluie). Sur ce schéma, les numéros renvoient aux différentes tâches. Les flèches en traits pleins correspondent aux interactions biotiques pour lesquels les mécanismes feront l'objet d'une expérimentation emboîtée dans le dispositif ORPHÉE. Les flèches pointillées indiquent les interactions biotiques qui seront inférées. L'ensemble des mécanismes étudiés permettra de proposer des recommandations génériques en termes de gestion [6, CRPF Aquitaine].

### 2 - Le dispositif expérimental ORPHEE

### 2.1 - Le *design* expérimental

Le projet BioPICC s'appuie sur le dispositif expérimental ORPHEE mis en place début 2008 sur le site de Castillonville, 20 km au sud de Bordeaux (https://sites.google.com/view/orpheeexperiment/home). Il s'agit d'un ensemble de 256 parcelles expérimentales correspondant à huit répétitions (8 blocs) de 31 combinaisons d'essences allant des monocultures de 5 essences indigènes en Aquitaine (*Pinus pinaster*, *Betula pendula*, *Quercus robur*, *Q. ilex*, *Q. pyrenaica*) à tous les mélanges possibles de deux, trois, quatre et cinq essences. Chaque parcelle expérimentale comprend 100 arbres plantés à 2 m les uns deux autres selon un motif carré de 10 × 10. La répartition des arbres dans les parcelles expérimentales est alternée et régulière, de sorte que dans les mélange, chaque arbre d'une espèce donnée est entourée des mêmes voisins. Le dispositif ORPHEE est intégré dans un réseau mondial de dispositifs construits sur le même principe pour l'étude de la relation entre diversité des arbres et fonctionnement des écosystèmes forestiers, le réseau TreeDivNet (*Tree Diversity Network*, http://www.treedivnet.ugent.be/).

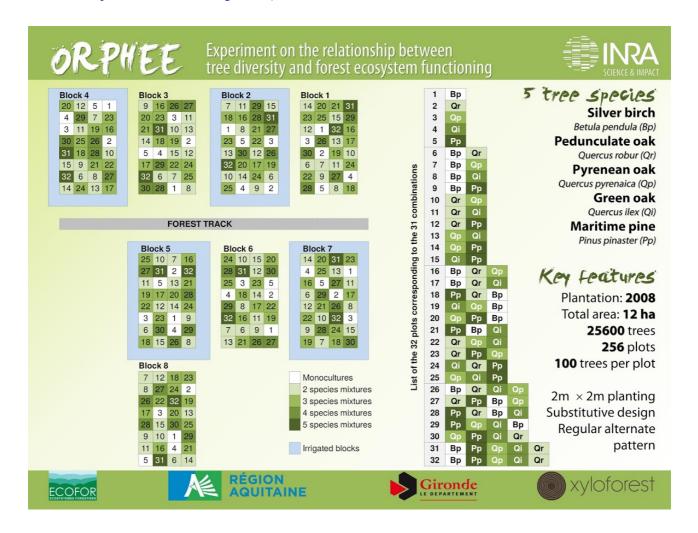


Figure 2.1 • Design expérimental du dispositif ORPHEE. Cette figure correspond au panneau mis en place à l'entrée du site.

### 2.2 - Mise en place et contrôle de l'irrigation

La moitié du dispositif ORPHEE est irriguée. L'irrigation se fait au niveau du bloc (blocs 2, 4, 5, 7). Elle consiste en l'aspersion de l'équivalent de 3 mm de précipitation par nuit et par parcelle expérimentale entre le mois de mai et le mois d'octobre. Elle est assurée par un gicleur de 2 m de haut installé au centre de

chaque parcelle expérimentale dans quatre blocs. L'eau est directement puisée dans la nappe libre au moyen d'une pompe installée sur le dispositif. Chaque demi bloc est irrigué de manière séquentielle. La quantité d'eau apportée dans chaque demi bloc est enregistrée au niveau du compteur et contrôlée régulièrement (B. Issenhuth, INRA, UE0570). Les canalisations sont purgées en fin de période d'irrigation tous les ans pour éviter les dégâts liés au gel hivernal. La description des moyens mis en œuvre pour vérifier l'effet de l'irrigation sur le stress hydrique est faite dans le chapitre 6.

### 3 - Effets de la contrainte hydrique sur la relation entre diversité des arbres et résistance aux herbivores

### 3.1 - Contexte de la tâche

Il existe une littérature abondante sur les effets de la diversité des arbres sur les dégâts causés par les insectes herbivores. De nombreuses études observationnelles et méta-analyses confortent l'idée selon laquelle les peuplements mélangés seraient plus résistants vis-à-vis des insectes herbivores que les peuplements monospécifiques (Castagneyrol et al., 2014a; Guyot et al., 2016; Jactel and Brockerhoff, 2007), un phénomène qualifié de résistance par association. Cependant le phénomène inverse – la susceptibilité par association – est également observé (Plath et al., 2011; Schuldt et al., 2010). La diversité des arbres peut avoir un effet direct sur la densité des herbivores et un effet indirect faisant intervenir les traits des arbres impliqués dans la résistance ou la palatabilité (Moreira et al., 2016). Parmi les effets directs, l'hypothèse de concentration de la ressource (Hambäck and Englund, 2005; Root, 1973) prévoit notamment que dans les peuplements mélangés, les arbres de chaque essence sont moins abondants (i.e., moins concentrés) que dans les peuplements monospécifiques, à densité totale équivalente. Il en résulterait une plus grande difficulté pour les herbivores à trouver leurs essences hôtes (Castagneyrol et al., 2014a, 2013). La dilution de la ressource, pour les herbivores, dans les peuplements mélangés, peut au contraire se traduire par une concentration des herbivores sur une ressource moins abondante (Bañuelos and Kollmann, 2011; Otway et al., 2005). La diversité des arbres peut indirectement conditionner les dégâts d'insectes herbivores au travers d'une modification de l'expression des traits foliaires, notamment ceux impliqués dans les défenses contre les herbivores (Bustos-Segura et al., 2017; Castagneyrol et al., 2018a, 2017; Glassmire et al., 2016; Kostenko et al., 2016; Moreira et al., 2014; Rosado-Sánchez et al., 2017). Les résultats de ces études récentes sont largement variables et ne permettent pas, à ce jour, de conclure quant au rôle relatif des effets directs et indirects de la diversité des arbres sur les dégâts d'insectes. Plusieurs raisons peuvent rendre compte de la variabilité dans le sens et l'intensité des effets d'association. Il a notamment été proposé que la composition en essences des peuplements mélangés jouerait un rôle prépondérant (Castagneyrol et al., 2014b; Schuldt et al., 2014), ainsi que le degré de spécialisation trophique des herbivores.

Le climat jouerait un rôle de médiateur dans les effets d'association (Kambach et al., 2016). Les interactions arbres-herbivores sont largement dépendantes du climat, et en particulier de la sécheresse. De manière générale, le stress hydrique favorise les dégâts causés par les insectes défoliateurs (Huberty and Denno, 2004; Jactel et al., 2012). Les causes principales en sont la libération dans le cytoplasme de sucres solubles et d'acides aminés libres en réponse au stress hydrique, ce qui bénéficie aux insectes défoliateurs (Gutbrodt et al., 2011a, 2011b; Walter et al., 2011; White, 1974; Ximénez-Embún et al., 2016). Un nombre croissant de travaux tend par ailleurs à montrer que la composition en essences des peuplements mélangés modulerait la manière dont les arbres répondent au stress hydrique (Forrester et al., 2010; Klaus et al., 2016; Otieno et al., 2012). Bien que très peu d'études aient directement abordé cette question, il y a tout lieu de penser qu'en conséquence, le stress hydrique pourrait modifier le sens et l'intensité des effets d'association (Castagneyrol et al., 2018a, 2018b; Jactel et al., 2017; Walter et al., 2011). Pour autant, les études ayant explicitement contrôlé à la fois la composition en essences des parcelles forestières et le climat sont encore très rares, de sorte que comprendre les déterminants écologiques des effets d'association reste un enjeu scientifique et finalisé majeur.

### 3.2 - Hypothèses testées

Dans ce contexte, le projet BIOPICC avait pour objectifs de :

- 1 Décrire les effets d'association pour trois essences (*Pinus pinaster*, *Quercus robur* et *Betula pendula*) à partir du dispositif expérimental ORPHEE ;
- 2 Tester expérimentalement les mécanismes sous-tendant les effets d'association, en particulier distinguer les effets directs de la diversité des arbres sur le recrutement des insectes herbivores des effets indirects faisant intervenir une modification dans l'expression des traits foliaires des arbres ;

3 – Tester l'effet du stress hydrique sur les traits foliaires et les dégâts d'insectes d'une part et sur le sens et l'intensité des effets d'association d'autre part.

### 3.3 - Moyens mis en œuvre

Conformément au programme annoncé dans la réponse à l'appel à projet, les travaux réalisés dans le cadre du projet BIOPICC ont concerné les trois essences ciblées dans le projet (pin, chêne et bouleau) et ont consisté en l'étude simultanée des dégâts d'insectes et des traits foliaires selon deux modalités : un suivi des dégâts d'insectes et des abondances d'herbivores, une quantification des traits foliaires sur le dispositif ORPHEE et des tests d'alimentation sur le terrain et en laboratoire.

### En particulier, nous avons:

- 1 Dénombré annuellement les abondances de chenilles processionnaires sur l'ensemble des pins présents sur le dispositif ORPHEE ;
- 2 Estimé les dégâts d'insectes (notamment défoliateurs et mineuses) sur le chêne pédonculé et le bouleau :
- 3 Quantifié les traits foliaires structuraux (surface, dureté, teneur en eau) et chimiques (rapports carbone/azote, concentration en sucres, en polyphénols) potentiellement impliqués dans les interactions avec les herbivores pour ces deux essences feuilles ;
- 5 Réalisé des tests d'alimentation *in situ* et en laboratoire sur le bombyx disparate (*Lymantria dispar*), un lépidoptère généraliste, de manière à isoler les effets indirects (*i.e.*, par l'intermédiaire des traits foliaires) de la diversité des arbres sur les dégâts d'insectes en contrôlant les effets directs de la diversité des arbres sur l'accessibilité des arbres hôtes par les herbivores.

Les résultats de ces travaux ont été publiés dans quatre articles pendant la durée du projet et ont été intégrés dans quatre articles de synthèse dans le cadre du réseau TreeDivNet (voir ci-dessous, *Dissémination*).

### 3.4 - Résultats obtenus et interprétations

### Effets de la diversité des arbres et du stress hydrique sur les dégâts d'insectes : le rôle des traits foliaires

### Les dégâts d'insectes herbivores

Nous avons quantifié les dégâts causés par les insectes herbivores sur le chêne (2015, 2017) et le bouleau (2015, 2016) en début (mai) et milieu (juillet) de saison de végétation. Dans ce rapport, nous ne présentons que les données récoltées sur le chêne en 2015 et sur le bouleau en 2017 ayant fait l'objet d'une publication. Les dégâts ont été estimés selon une méthodologie standard consistant à évaluer le pourcentage de surface foliaire consommée ou impactée par les insectes herbivores. Nous avons distingué les dégâts causés par les défoliateurs (larves de lépidoptères et de tenthrèdes, coléoptères) et les incidences (i.e., proportion de feuilles attaquées) de mineuses (essentiellement des larves de microlépidoptères et de charançons). Les mineuses trouvées sur le chêne et le bouleau sont, pour la plupart, des espèces spécialistes ne se développant que sur un seul genre (le genre *Quercus* et le genre *Betula*, respectivement). L'incidence des mineuses renseigne par conséquent sur la réponse d'un groupe d'insectes spécialistes à la diversité des arbres. Au contraire, les défoliations ne peuvent pas être attribuées à un type d'herbivore en particulier et doivent par conséquent s'interpréter comme la réponse des herbivores généralistes et spécialistes à la diversité des arbres, sans plus de distinction.

Sur le chêne pédonculé, les insectes herbivores ont été responsables d'une défoliation moyenne de l'ordre de 17 %, un taux comparable avec les études conduites dans le passé dans la région. Aucun effet significatif de la diversité des arbres ou de la composition des parcelles expérimentales n'a été observé (Figure 3.1). A la date des observations, aucun effet significatif de l'irrigation n'a été mis en évidence sur les dégâts d'insectes sur le chêne. Toutefois, il faut rappeler que ces observations n'ont été réalisées que quelques semaines après la mise en place effective de l'irrigation en 2015 (Chapitre 2).

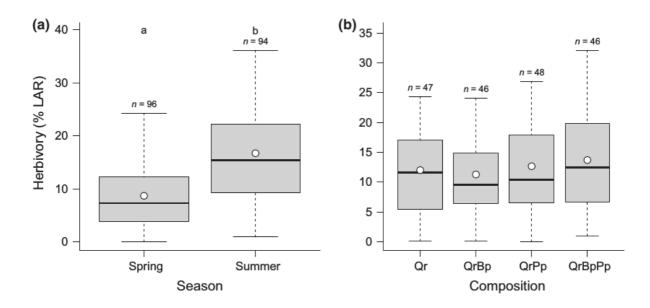


Figure 3.1 ● Comparaison des dégâts causés par les insectes herbivores sur le chêne pédonculé en 2015. (a) Comparaison des taux de défoliation entre mai (Spring) et juillet (Summer). (b) Comparaison des dégâts d'insectes sur chêne pédonculé dans les monocultures (Qr), les mélanges chêne-bouleau (QrBp), chêne-pin (QrPp), et les mélanges à trois espèces (QrBpPp). Les boites représentent le premier et dernier quartile. La médiane est représentée par les barres horizontales. Le point marque la moyenne. Les nombres entre parenthèses représentent les effectifs. Source : Castagneyrol et al. (2017).

Sur le bouleau, les insectes herbivores ont été responsables d'une défoliation moyenne de l'ordre de 4 %, un taux faible mais cohérent avec la littérature sur le bouleau et les essences feuillues en général (Kozlov et al., 2015; Muiruri et al., 2015; Vehviläinen et al., 2006; Zvereva et al., 2012). Les dégâts d'insectes défoliateurs étaient en moyenne plus élevés dans les mélanges que dans les monocultures de bouleau (Figure 3.2 b), la différence étant particulièrement marquée pour le mélange bouleau-chêne (Figure 3.2 c). Les dégâts d'insectes étaient en moyenne plus importants dans les parcelles non-irriguées que dans les parcelles non-irriguées (Figure 3.2). Fait notable, les effets de la diversité (monoculture vs. mélange, Figure 3.2 b) et la composition des mélanges (Figure 3.2 c) n'étaient significatifs que dans les parcelles non irriguées dans lesquels les bouleaux étaient potentiellement soumis à un stress hydrique.

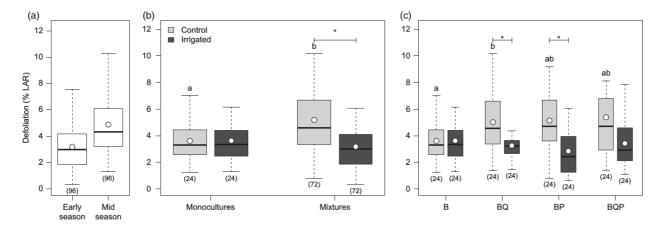


Figure 3.2 ● Comparaison des dégâts causés par les insectes herbivores sur le bouleau verruqueux 201-. (a) Comparaison des taux de défoliation entre mai (early season) et juillet (mid season). (b) Comparaison des dégâts d'insectes dans les monocultures et les mélanges pour les parcelles irriguées (gris foncé) et les parcelles non-irriguées (gris clair). (c) Comparaison des dégâts d'insectes dans les monocultures (Bp), les mélanges bouleau-chêne (BQ), bouleau-pin (BP), et les mélanges à trois espèces (BQP), pour les

parcelles irriguées (gris foncé) et les parcelles non-irriguées (gris clair). Les boites représentent le premier et dernier quartile. La médiane est représentée par les barres horizontales. Le point marque la moyenne. Les nombres entre parenthèses renvoient aux effectifs. Source : Castagneyrol *et al.* (2018a).

### Les traits foliaires

Nous avons mesuré un ensemble de traits foliaires sur les deux espèces feuillues (chêne pédonculé et bouleau verruqueux). Dans le cas du chêne, nous avons analysé les traits foliaires dans les mêmes parcelles que celles pour lesquelles nous avons analysé les dégâts d'insectes, mais sur des arbres différents. Les arbres utilisés pour mesurer les traits foliaires ont été traités à l'insecticide tous les 15 jours dès le débourrement (5% λ-cyhalothrin, KARATE®, Syngenta, dilué à 15 g/hl). L'objectif de ce traitement était de garantir que les traits mesurés correspondaient aux traits constitutifs des arbres (Castagneyrol et al., 2017). Dans le cas du bouleau, nous avons utilisé les mêmes arbres que ceux ayant fait l'objet d'une estimation des dégâts d'insectes, de sorte qu'il est possible de relier les dégâts d'insectes aux traits foliaires (Castagneyrol et al., 2018a). Compte tenu de la taille des bouleaux, le même traitement insecticide que celui appliqué sur le chêne n'était pas envisageable. En revanche, nous avons mesuré les traits foliaires sur des feuilles intactes de manière à pouvoir limiter le risque de confusion entre traits constitutifs et traits induits par les herbivores. Bien que l'on ne puisse pas s'affranchir d'un risque de réponse systémique de l'arbre aux dégâts d'insectes, cette approche permet de considérer les traits foliaires comme ayant un effet sur les herbivores, et non pas le contraire.

La majorité des traits structuraux a été mesurée sur les deux essences : SLA (Specific Leaf Area), LDMC (Leaf Dry Matter Content), rapport C/N. Nous avons également mesuré la dureté des feuilles de chênes et estimé leur épaisseur. Dans le cas particulier du bouleau, nous avons également quantifié un ensemble de traits chimiques de défenses (concentration de polyphénols totaux, notamment de tannins) et de traits métaboliques déterminant la qualité nutritive des feuilles pour les herbivores (sucres solubles et amidon), en collaboration avec Xoaquin Moreira (Misión Biológica de Galicia, MBG-CSIC, Pontevedra, Espagne).

Nous avons mis en évidence une modification des traits foliaires induite par les voisins hétérospécifiques des arbres étudiés chez les deux espèces (existence de plasticité phénotypique). Bien que les données ne se prêtent pas à l'analyse statistique, cet effet du voisinage sur l'expression de traits était qualitativement plus marqué chez le chêne que chez le bouleau. En particulier, chez le chêne, la surface spécifique des feuilles (SLA) était plus élevée dans les parcelles associant le chêne avec le pin (Figure 3.3 a). Au contraire, la dureté des feuilles était inférieure dans ces mêmes parcelles que dans les monocultures et les mélanges chêne-bouleau (Figure 3.3 b). Les feuilles étaient plus épaisses dans les monocultures, plus fines dans les mélanges chêne-pin et les mélanges à trois espèces et d'épaisseur intermédiaire dans les mélanges chêne-bouleau (Figure 3.3 d). La teneur relative des feuilles en matières sèches (LDMC) et leur C/N étaient indépendants de la composition des parcelles (Figure 3.3).

Une fois les données résumées par une analyse multivariée, les parcelles expérimentales étaient discriminées par leur composition sur les deux axes d'ACP, indiquant un effet significatif de l'identité des voisins des chênes sur la réponse simultanée de l'ensemble des traits foliaires mesurés. La différence était particulièrement marquée entre les monocultures et les mélanges chêne-pin (Figure 3.4). Compte tenu de la taille relative de chênes et des pins (Chapitre 7), il est vraisemblable que cet effet s'explique par des environnements lumineux différents, les feuilles de chênes étant soumises à un ensoleillement plus intense dans les monocultures que dans les parcelles dans lesquelles le chêne se trouvait sous la canopée des pins. Il est également vraisemblable que la quantité de lumière et sa qualité spectrale aient été différentes dans les mélanges chênes-pins et chênes-bouleaux, mais cela reste à évaluer quantitativement.

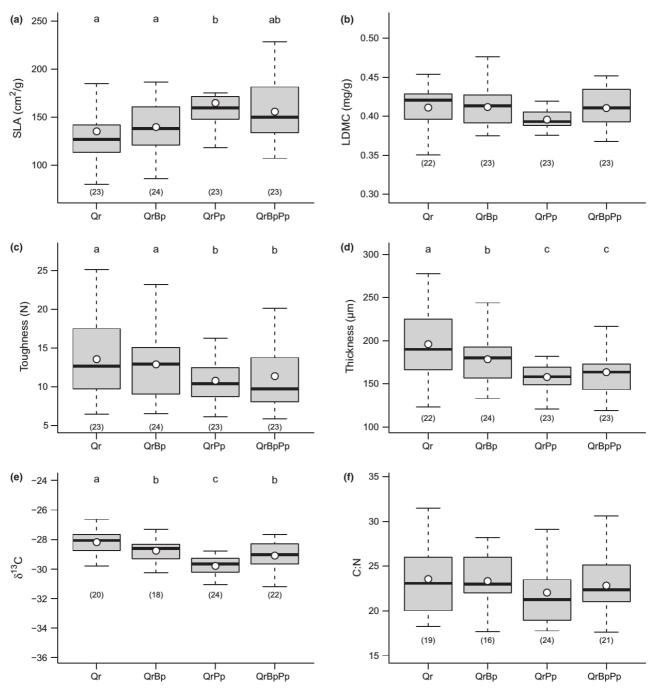


Figure 3.3 ● Comparaison des traits foliaires chez le chêne pédonculé en 2015 chêne pédonculé dans les monocultures (Qr), les mélanges chêne-bouleau (QrBp), chêne-pin (QrPp), et les mélanges à trois espèces (QrBpPp). En l'absence d'un effet significatif de l'irrigation sur les traits foliaires, les données des parcelles irriguées et non irriguées ont été agrégées. (a) Surface foliaire spécifique (SLA). (b) Teneur relative en matières sèches (LDMC). (c) Dureté des feuilles. (d) Epaisseur des feuilles. (e) δ<sup>13</sup>C (Chapitre 6). (f) Rapport C/N. Les boites représentent le premier et dernier quartile. La médiane est représentée par les barres horizontales. Le point marque la moyenne. Les nombres entre parenthèses représentent les effectifs. Source : Castagneyrol *et al.* (2017).

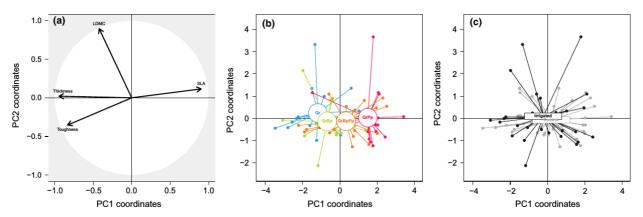


Figure 3.4 ● Analyse en composante principale des traits foliaires. (a) Correlations entre les traits foliaires (voir la figure 3.3) et les axes d'ACP. (b-c) Projection des parcelles expérimentales selon leur composition spécifique (b) et l'irrigation (c). Qr, Quercus robur, QrBp, Q. robur + Betula pendula; QrPp, Q. robur + Pinus pinaster, QrBpPp, Q. robur + B. pendula + P. pinaster. Source : Castagneyrol et al. (2017).

Dans le cas des traits mesurés chez le bouleau (SLA, LDMC, C/N, polyphénols, tannins condensés, sucres, amidon), l'analyse des traits individuels n'a montré aucun effet significatif de l'identité des arbres voisins sur la valeur des traits, à l'exception de la concentration en polyphénols totaux qui était plus élevée dans les monocultures que dans les mélanges et pour laquelle les valeurs les plus faibles ont été mesurées dans les mélanges à trois espèces. Le premier axe d'ACP discriminait les parcelles expérimentales selon leur composition spécifique. Notamment, dans les monocultures, les feuilles avaient une qualité nutritionnelle moyenne plus élevée que dans les mélanges bouleaux-pins, les autres parcelles ayant une position intermédiaire (Figure 3.5). L'axe 1 de l'ACP étant particulièrement corrélé avec les concentrations en tannins et en polyphénols totaux, ce résultat indique que la diversité des arbres a eu un effet significatif sur les défenses constitutives du bouleau, en les réduisant.

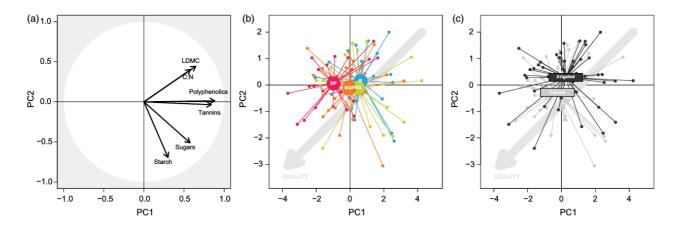


Figure 3.5 ● Analyse en composante principale des traits foliaires. (a) Corrélations entre les traits foliaires et les axes d'ACP. (b-c) Projection des parcelles expérimentales selon leur composition spécifique (b) et l'irrigation (c). La flèche grise pointant vers le cadrant inférieur gauche représente un gradient de qualité nutritive des feuilles, inféré à partir de la corrélation des traits individuels avec les axes 1 et 2 (a). B, Betula pendula; BQ, B. pendula + Q. robur; BQ, B. pendula + Pinus pinaster; BQP, B. pendula + Q. robur + P. pinaster. Source : Castagneyrol et al. (2018a).

Il est remarquable qu'à l'exception de l'amidon dans les feuilles de bouleau, l'irrigation n'a eu aucun effet significatif sur l'expression des traits foliaires, qu'ils aient été analysés séparément ou ensemble via une ACP. L'absence d'effet significatif de l'irrigation sur les traits foliaires du chêne peut en partie s'expliquer par le fait que les mesures n'ont été réalisées que quelques semaines après la mise en place de l'irrigation. Toutefois, les mesures de rapports isotopiques et de potentiels hydriques ont confirmé la réponse des chênes

à ce traitement expérimental (Chapitre 6). Il semblerait donc que les arbres aient été stressés, ne serait-ce que modérément. Cela conforte l'idée selon laquelle l'absence de réponse des traits foliaires mesurés au stress hydrique est une réalité biologique et non pas une faiblesse de l'approche expérimentale.

### Le lien entre traits foliaires et dégâts d'insectes

Dans le cas du chêne, seul le rapport C/N a eu un effet négatif sur les dégâts d'insectes, correspondant à une augmentation des dégâts avec la quantité d'azote présente dans les feuilles. Aucun des autres traits mesurés n'a eu d'effet sur les dégâts d'insectes.

Dans le cas du bouleau, nous avons mis en évidence un effet significatif des traits résumés par le second axe d'ACP sur les dégâts d'insectes, allant dans le sens d'une plus grande consommation des feuilles de moindre qualité foliaire. Toutefois, cet effet ne s'exprimait que dans les parcelles non irriguées. De plus, malgré la prise en compte des traits foliaires dans les modèles, les effets de la composition spécifique des parcelles expérimentales, en interaction avec l'irrigation, sont restés significatifs.

Ces résultats suggèrent que les effets indirects de la diversité des arbres sur les dégâts d'insectes par l'intermédiaire des traits foliaires sont modérés. Le fait que les effets de la composition spécifique des parcelles sur les dégâts d'insectes restent significatifs une fois les traits pris en compte dans les modèles peut s'expliquer de deux manières : (i) l'augmentation des dégâts d'insectes avec la diversité des arbres est principalement le résultat d'une meilleure accessibilité des bouleaux par les insectes herbivores en présence de chênes (plus petits que les bouleaux) ou d'une concentration des herbivores du bouleau sur un nombre plus restreint d'arbres hôtes dans les parcelles en mélange en comparaison des parcelles monospécifiques, ou (ii) d'autres traits que ceux mesurés sont impliqués dans les effets indirects de la diversité des arbres sur les insectes herbivores.

La seule estimation des dégâts d'insectes ne permet pas de distinguer ces deux processus intimement liés. De manière à séparer les effets directs de la diversité des arbres sur le recrutement des herbivores des effets indirects mettant en jeu les traits foliaires impliqués dans les défenses et la qualité nutritive des feuilles, nous avons conduit une série d'expérimentations sur le terrain et au laboratoire en utilisant le couple bouleau-bombyx disparate comme modèle d'étude. Des larves de bombyx disparate (*Lymantria dispar*) ont été obtenues en laboratoire à partir de pontes collectées en forêt. Nous avons utilisé ces larves pour tester les effets de la composition spécifique des parcelles expérimentales sur la consommation et la croissance de cet herbivore, de manière à s'affranchir des effets de la diversité des arbres sur le recrutement des herbivores, en isolant donc les effets de la qualité des feuilles.

Dans une première expérience, nous avons ensaché des larves de *L. dispar* sur des branches de bouleau sur le dispositif ORPHEE, dans les monocultures et les mélanges à deux et trois espèces associant le bouleau avec le chêne pédonculé et le pin maritime, dans les blocs irrigués et les blocs non irrigués (Figure 3.6). Dans une seconde expérience, nous avons prélevé des feuilles de bouleau dans les mêmes traitements et avons alimenté les chenilles au laboratoire. Dans les deux cas, nous avons pesé les chenilles au début et à la fin de l'expérience pour déterminer leur taux de croissance.

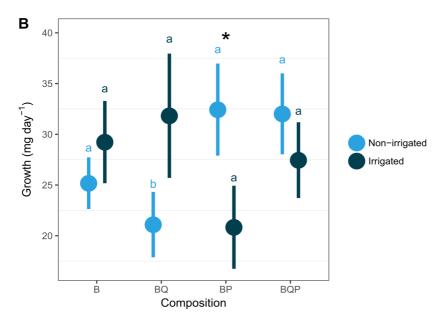




Figure 3.6 ● Tests d'alimentation réalisés en juin 2016 sur des chenilles de Lymantria dispar ensachées sur les bouleaux du dispositif ORPHEE. Une chenille au stade L3 a été installée sur trois bouleaux dans les monocultures, les mélanges bouleaupin, bouleau-chêne et les mélanges à trois espèces. Les chenilles sont restées 8 jours sur les arbres et ont été pesées avant et après leur installation sur les arbres pour déterminer leur taux de croissance.

Sur le terrain, la croissance moyenne des larves de *Lymantria dispar* était supérieure dans les parcelles irriguées que dans les parcelles non irriguées. La même tendance générale a été observée en laboratoire (Castagneyrol et al., 2018b), indiquant que cette différence résultait bien d'une différence de qualité des feuilles entre parcelles irriguées et non irriguées, en pas d'un effet direct du système d'irrigation qui aurait pu altérer le comportement des chenilles.

En laboratoire, l'effet de l'irrigation sur la croissance des chenilles était dépendant de la composition spécifique des parcelles expérimentales (Castagneyrol et al., 2018b). Notamment, l'effet de la composition spécifique des parcelles expérimentales sur la croissance des chenilles était plus marqué dans les parcelles non irriguées (Figure 3.7) que dans les parcelles irriguées. Ce résultat est conforme avec l'observation selon laquelle les effets de la diversité des arbres sur les dégâts d'insectes étaient plus marqués dans les parcelles non irriguées (ci-dessus). Il est remarquable que les mélanges bouleau-chêne non irrigués aient été ceux pour lesquels les dégâts d'insectes étaient les plus élevés et que ces mêmes mélanges aient également été ceux dans lesquels le taux de croissance des chenilles était le plus réduit (Figure 3.7). Cela suggère que les herbivores auraient été amenés à consommer une plus grande quantité de feuilles de moindre qualité dans ces mélanges. Compte tenu des différences de tailles entre les bouleaux et les chênes (voir ci-dessous, figure 3.8), il est possible que la moindre qualité s'explique par une plus forte exposition des feuilles de bouleaux à la lumière dans les mélanges associant le chêne au bouleau (Castagneyrol et al., 2018a, 2018b; Muiruri and Koricheva, 2016).



**Figure 3.7** ● Effets de la composition spécifique des parcelles expérimentales et de l'irrigation sur le taux de croissance des larves de *Lymantria dispar* élevées en laboratoire à partir de feuilles prélevées sur les bouleaux plantés sur le dispositif ORPHEE. Les points et les barres d'erreurs représentent les prédictions du modèle mixte et leur erreur standard. Les contrastes ont été calculés pour chaque niveau d'irrigation séparément. Les prédictions surmontées par des lettres différentes ne sont pas significativement différentes. L'astérisque indique une différence significative entre parcelles irriguées et non irriguées. B : Bouleau, BQ : Bouleau + Chêne, BP: Bouleau + Pin, BQP: Bouleau + Chêne + Pin. Source : Castagneyrol et al. (2018b).

### Implications pour la gestion forestière

Dans l'ensemble, on retiendra de ces résultats que :

- (i) l'expression des traits foliaires des bouleaux et des chênes potentiellement impliqués dans l'interaction arbre-herbivore est affectée par la diversité et l'identité de leurs voisins ;
- (ii) le stress hydrique n'a (pour le moment) que peu d'effet sur ces traits foliaires ;
- (iii) les effets des arbres voisins sur l'expression des traits foliaires contribuent peu à expliquer les dégâts d'insectes dans les peuplements mélangés ;
- (iv) l'effet direct de la diversité des arbres sur les dégâts d'insectes via une modification de l'accessibilité de la ressource est probablement le principal mécanisme expliquant les effets d'association.

Ces résultats représentent un intérêt majeur pour l'étude des interactions arbres insectes dans la mesure où ils sont parmi les premiers à démontrer la possibilité d'un effet indirect de la diversité des arbres via une modification des traits impliqués dans les interactions arbres-insectes. Toutefois, l'importance quantitative de ces effets reste à mieux évaluer de sorte qu'il est prématuré d'en tirer des conséquences en termes de gestion forestière. L'augmentation des dégâts d'insectes avec le stress hydrique, bien que connue (Jactel et al., 2012), rappelle l'importance de la gestion forestière pour la mitigation des stresses abiotiques.

### Dynamique temporelle des effets d'association<sup>1</sup>

Dans une étude préalable au projet BioPICC, nous avions montré que la présence de bouleau dans les parcelles expérimentales du dispositif ORPHEE réduisait la probabilité d'attaque des pins par la chenille processionnaire *Thaumetopoea pityocampa* (Castagneyrol et al., 2014b). Dans le cadre du projet BioPICC, nous avons estimé tous les ans les attaques des pins par la chenille processionnaire (i.e., de 2013 à 2018) en quantifiant le nombre de nids d'hiver par pin, sur l'ensemble du dispositif ORPHEE. Cela a permis de révéler la dynamique des effets d'association pin-bouleau vis-à-vis de la processionnaire du pin le long d'une phase de gradation du ravageur.

Le suivi annuel des attaques des pins par la chenille processionnaire sur l'ensemble du dispositif ORPHEE a montré que non seulement le nombre de nids mais également la proportion d'arbres attaqués étaient significativement plus faibles en présence de bouleaux. Ce résultat s'interprète comme un effet de

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> ● Un article présentant de manière détaillée l'ensemble de ces résultats devrait être soumis dans le courant de l'été 2018. Nous ne présentons ici que les principales tendances.

masquage physique et chimique réalisé par les bouleaux, réduisant la capacité des papillons femelles de processionnaire à localiser et à atteindre les pins (Castagneyrol et al., 2014b; Damien et al., 2016).

Nous avons considéré que l'état du dispositif ORPHEE peut en outre permettre de distinguer les effets de densité (des arbres hôtes) vs. des effets d'association. En absence de bouleau, les chênes étant beaucoup plus petits que les pins sur le dispositif ORPHEE (Figure 3.8), le gradient de diversité peut s'interpréter comme un gradient de dilution du pin c'est-à-dire de réduction de la densité d'arbres hôtes. Cette affirmation est évidente pour quiconque a eu l'occasion de visiter le dispositif ORPHEE, mais elle devra certainement être révisée dans le futur quand les chênes auront atteint une dimension d'arbre.

Nous avons ainsi pu mettre en évidence un effet de la densité de pins (considérée comme étant le nombre de pins par placette) sur les attaques de processionnaires : le nombre de nids par placette augmentait avec le nombre de pins, mais la proportion de pins attaqués diminuait avec le nombre de pins par parcelle (Figure 3.9). Les mêmes résultats ont été obtenus en présence et en absence de bouleau, avec toujours un nombre absolu de nids de processionnaires plus élevé en absence de bouleau (Figure 3.9). Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse de concentration de la ressource (Hambäck and Englund, 2005; Root, 1973) qui prévoit une augmentation du recrutement des herbivores avec la quantité de ressource disponible. La réponse opposée du nombre de nids par parcelle et de la proportion d'arbres attaqués peut s'expliquer comme le résultat de la dilution d'un plus grand nombre d'herbivores parmi un nombre encore plus grand d'arbres dans les monocultures : bien que plus de processionnaires soient recrutées dans les monocultures en comparaison des mélanges d'essences, elles se distribuent sur un plus grand nombre d'arbres, d'où un effet négatif de la densité de pins sur la proportion d'arbres attaqués (Damien et al., 2016).

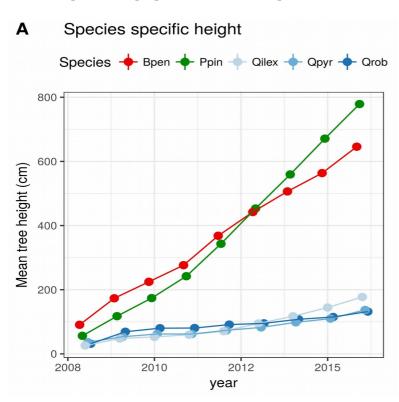


Figure 3.8 • Dynamique de croissance en hauteur des arbres plantés sur le dispositif expérimental ORPHEE. Les points représentent la hauteur moyenne des arbres de chaque espèce, toutes parcelles confondues.

Le principal fait marquant de notre étude des attaques de processionnaires du pin sur le long terme est que la force des effets de densité (i.e., dans les monocultures de pins et les mélanges pins-chênes) et les effets d'association (i.e., comparaison des parcelles avec vs. Sans bouleau à densité égale de pins) a changé au cours du temps :

(1) l'effet protecteur du bouleau, fort les premières années, s'est estompé dans le temps (Figure 3.9), ce que l'on peut expliquer par un changement de taille relative des arbres au cours du temps : à partir de 2014, les pins étaient devenus plus grands que les bouleaux en moyenne, limitant les effets de masquage physique et chimique ;

- (2) l'effet positif de la densité de pins sur le nombre de nids de processionnaires par parcelle a disparu après six ans, indépendamment de la présence ou non de bouleau (Figure 3.9). Ce résultat pourrait en partie s'expliquer par une modification du volume de houppier de pins dans les parcelles associant le pin avec un nombre croissant de chênes. Sur le dispositif ORPHEE, il est probable que la réduction de la compétition pour la lumière dans les parcelles associant pins et chênes en comparaison des monocultures de pins se soit traduite par un étalement du houppier des pins dans les parcelles les moins denses. En conséquence, alors que le nombre de pins par placette n'a pratiquement pas changé au cours du temps (aux rares événements de mortalité près), en considérant que ce n'est pas le nombre d'arbres mais bien le volume de houppier qui constitue la ressource pour la chenille processionnaire, il est possible que les différences de ressource disponibles le long du gradient de densité de pins se soient estompées dans le temps. Cela restera à vérifier avec les données sur les volumes de houppiers acquis dans le cadre du projet ANR DiPTICC (2017-2020).
- (3) l'effet négatif de la densité de pins sur la proportion de pins attaqués par la processionnaire s'est au contraire renforcé dans le temps, indépendamment de la présence ou non de bouleau (Figure 3.9). Ce renforcement doit être interprété à la lumière de l'effet de la densité de pins sur le recrutement de la processionnaire : alors qu'avec le temps, monocultures et mélanges pins-chênes ont eu tendance à recruter le même nombre de processionnaires, les attaques en monocultures restaient réparties sur un plus grand nombre de pins que dans les mélanges pins-chênes, renforçant ainsi l'effet de *dilution des attaques*.
- (4) Nous avons mis en évidence qu'en absence de bouleau, la probabilité que le même arbre soit attaqué plusieurs années consécutives était plus élevée qu'en présence de bouleau. Il est possible qu'en altérant la capacité des papillons femelles de processionnaires à exploiter les signaux émis par les pins, le bouleau ait induit une plus grande variabilité des attaques à l'échelle individuelle.

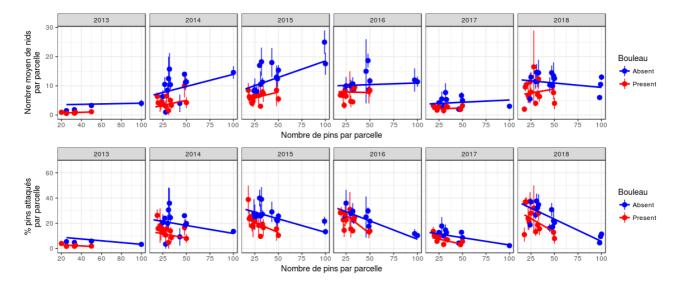


Figure 3.9 • Dynamique des effets de la densité de pins sur le nombre de nids de chenilles processionnaire (en haut) et le % de pins attaqués (en bas) en présence et en absence de bouleau. La présence de bouleau a contribué à réduire non seulement le nombre de nids (i.e., la colonisation des parcelles) mais également la proportion d'arbres attaqués, correspondant ainsi à de la résistance par association. Les densités de processionnaires ont tendu à augmenter avec la densité de pin, conformément à l'hypothèse de concentration de la ressource. Au contraire, la proportion d'arbres attaqués a diminué avec la densité de pins, suggérant une dilution des herbivores parmi une ressource plus concentrée. On note que les effets de la densité de pins sur le nombre de nids de processionnaires diminue dans le temps. On note au contraire une tendance à un renforcement de l'effet de la densité de pins sur la proportion d'arbres attaqués.

### 3.5 - Dissémination

### **Publications scientifiques**

- 15. Grossman, J.J., M. Vanhellemont, N. Barsoum, J. Bauhus, H. Bruelheide, B. Castagneyrol, J. Cavender-Bares, N. Eisenhauer, O. Ferlian, D. Gravel, A. Hector, H. Jactel, H. Kreft, S. Mereu, C. Messier, B. Muys, C. Nock, A. Paquette, J. Parker, M.P. Perring, Q. Ponette, P.B. Reich A. Schuldt, M. Staab, M.Weih, D.C. Zemp, M. Scherer-Lorenzen, K. Verheyen. (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
- 16. Paquette, A., Hector, A., Castagneyrol, B., Vanhellemont, M., Koricheva, J., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., and TreeDivNet, A million and more trees for science, Nature Ecology & Evolution
- 17. Castagneyrol, B., Jactel, H., Moreira, X., 2018a. Anti-herbivore defences and insect herbivory: Interactive effects of drought and tree neighbours. Journal of Ecology in press. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12956
- 18. 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, 3520–3531. https://doi.org/10.1002/ece3.2950
- 19. Castagneyrol, B., Moreira, X., Jactel, H., 2018b. Drought and plant neighbourhood interactively determine herbivore consumption and performance. Scientific Reports 8, 5930. <a href="https://doi.org/10.1038/s41598-018-24299-x">https://doi.org/10.1038/s41598-018-24299-x</a>
- 20. 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 Report, 3(3), 223-243
- 21. 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
- 22. Díaz, S., Jens Kattge, Johannes H. C. Cornelissen, Ian J. Wright, Sandra Lavorel, Stéphane Dray, Björn Reu, Michael Kleyer, Christian Wirth, I. Colin Prentice, Eric Garnier, Gerhard Bönisch, Mark Westoby, Hendrik Poorter, Peter B. Reich, Angela T. Moles, John Dickie, Andrew N. Gillison, Amy E. Zanne, Jérôme Chave, S. Joseph Wright, Serge N. Sheremet'ev, Hervé Jactel, Christopher Baraloto, Bruno Cerabolini, Simon Pierce, Bill Shipley, Donald Kirkup, Fernando Casanoves, Julia S. Joswig, Angela Günther, Valeria Falczuk, Nadja Rüger, Miguel D. Mahecha, Lucas D. Gorné. (2016) The global spectrum of plant form and function, Nature, 529(7585), 167-171

### Rapports de stages (niveau Master 2 ou équivalent)

- 2018 KADIRI Yasmine Dynamique de la résistance des arbres aux insectes herbivores dans les forêts mélangées
- 2016 CEBALLOS-ESCALERA Angelina Interactive effects of tree diversity and hydric constraint on insect herbivory
- 2015 DAMIEN Maxime Temporal shifts between associational resistance and susceptibility in mixed forests

#### Présentations orales

- Castagneyrol et al. (2018) Interacting effects of climate and plant neighbours on phytochemistry; do plants care? Ecological Society of America 2018, New Orleans
- Castagneyrol et al. (2017) Bottum-up and top-down effects of tree diversity on insect herbivory on pedunculate oak, IUFRO 150th anniversary meeting, Freiburg, Oct. 2017
- Castagneyrol et al. (2016) Pest damage in mixed forests: disentangling the effects of neighbour identity, host density and host apparency at different spatial scales, sfécologie 2016, Marseille

- Jactel et al. (2016) Effects of tree species diversity on resistance to biotic disturbances in planted forests. IUFRO conference on Planted Forests, Biarritz June 2016
- Jactel et al. (2016) Effects of tree species diversity on resistance to natural disturbances in planted forests. EcoSummit, Montpellier, Aout 2016
- Jactel et al. (2016) Tree diversity forest resistance relationships. EuMixFor final conference, Praha, Oct. 2016 (invited keynote)
- Jactel et al. (2016) Biodiversity and regulating ecosystem services in forests. IUFRO Asia-Oceania conference, Beijing Oct. 2016 (invited keynote)
- Jactel H. & Castagneyrol B. (2017) Effet de la diversité des forêts sur leur résistance aux insectes ravageurs natifs et exotiques. Conférence REGEFOR, Nancy, Juin 2017.

### Autres formes de dissémination

• Castagneyrol et al. (2018) La chenille processionnaire du pin : une menace ?, Forêt Entreprise (à paraître)

### 3.6 - Ajustements par rapport à la proposition initiale

Les tests d'alimentation réalisés sur les chenilles de *Lymantria dispar* à partir de feuilles de bouleaux avaient été initialement prévus sur le chêne. Les gelées tardives survenues en mai 2016 nous ont contraint à adapter les objectifs (Figure 3.10). Bien qu'il soit connu que le bouleau n'est pas l'essence hôte principale du bombyx disparate dans le Sud-Ouest de la France, c'est le cas en d'autres points de son aire de distribution, notamment en Sibérie. Les résultats obtenus ont malgré tout donné lieu à deux publications. Nous reconnaissons que cet ajustement par rapport à la proposition initiale limite la possibilité de transposer directement nos résultats en termes d'applications pour la sylviculture en France, mais nous estimons que leur caractère générique offre de nouvelles pistes de recherche pour améliorer la compréhension des mécanismes sous-tendant les effets d'association.



**Figure 3.10** ● Conséquences du gel tardif sur les feuilles de chêne pédonculé en mai 2016 ayant conduit à modifier le programme expérimental par rapport à la proposition initiale.

L'expérimentation consistant à tester les effets de la diversité des arbres et du stress hydrique sur la mortalité de la processionnaire du pin au stade embryonnaire a été mise en place aux prix de coûteux efforts d'élevage au printemps 2015. Toutefois, une proportion trop importante de pontes a été perdue pendant la période d'exposition sur le dispositif ORPHEE à l'été 2015 pour permettre une analyse fiable de ces données. Nous avons préféré renoncer à exploiter les données obtenues plutôt que de prendre le risque de mal interpréter des données peu fiables.

### 3.7 - Références

Bañuelos, M.-J., Kollmann, J., 2011. Effects of host-plant population size and plant sex on a specialist leaf-miner. Acta Oecologica 37, 58–64. https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.11.007

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. Ecol. Lett. 20, 87–97. https://doi.org/10.1111/ele.12713

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. Ecol. Evol. 7, 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. J. Ecol. 101, 418–429. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12055

Castagneyrol, B., Jactel, H., Moreira, X., 2018a. Anti-herbivore defences and insect herbivory: Interactive effects of drought and tree neighbours. J. Ecol. in press. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12956

Castagneyrol, B., Jactel, H., Vacher, C., Brockerhoff, E.G., Koricheva, J., 2014a. Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. J. Appl. Ecol. 51, 134–141. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12175

Castagneyrol, B., Moreira, X., Jactel, H., 2018b. Drought and plant neighbourhood interactively determine herbivore consumption and performance. Sci. Rep. 8, 5930. https://doi.org/10.1038/s41598-018-24299-x

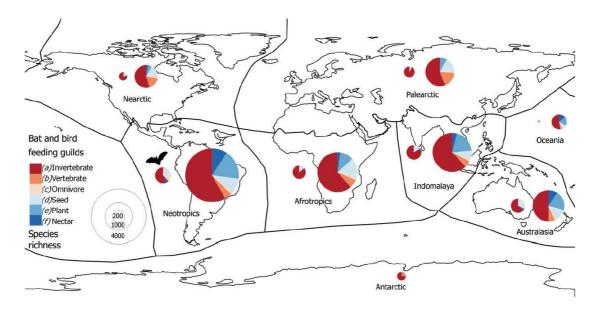
- Castagneyrol, B., Régolini, M., Jactel, H., 2014b. Tree species composition rather than diversity triggers associational resistance to the pine processionary moth. Basic Appl. Ecol. 15, 516–523. https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.06.008
- Damien, M., Jactel, H., Meredieu, C., Régolini, M., van Halder, I., Castagneyrol, B., 2016. Pest damage in mixed forests: Disentangling the effects of neighbor identity, host density and host apparency at different spatial scales. For. Ecol. Manag. 378, 103–110. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.025
- Forrester, D.I., Theiveyanathan, S., Collopy, J.J., Marcar, N.E., 2010. Enhanced water use efficiency in a mixed *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* plantation. For. Ecol. Manag. 259, 1761–1770. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.036
- Glassmire, A.E., Jeffrey, C.S., Forister, M.L., Parchman, T.L., Nice, C.C., Jahner, J.P., Wilson, J.S., Walla, T.R., Richards, L.A., Smilanich, A.M., Leonard, M.D., Morrison, C.R., Simbaña, W., Salagaje, L.A., Dodson, C.D., Miller, J.S., Tepe, E.J., Villamarin-Cortez, S., Dyer, L.A., 2016. Intraspecific phytochemical variation shapes community and population structure for specialist caterpillars. New Phytol. 212, 208–219. https://doi.org/10.1111/nph.14038
- Gutbrodt, B., Dorn, S., Mody, K., 2011a. Drought stress affects constitutive but not induced herbivore resistance in apple plants. Arthropod-Plant Interact. 6, 171–179. https://doi.org/10.1007/s11829-011-9173-0
- Gutbrodt, B., Mody, K., Dorn, S., 2011b. Drought changes plant chemistry and causes contrasting responses in lepidopteran herbivores. Oikos 120, 1732–1740. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19558.x
- Guyot, V., Castagneyrol, B., Vialatte, A., Deconchat, M., Jactel, H., 2016. Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe. Biol. Lett. 12, 20151037. https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.1037
- Hambäck, P.A., Englund, G., 2005. Patch area, population density and the scaling of migration rates: the resource concentration hypothesis revisited: Density-area relations in sources and sinks. Ecol. Lett. 8, 1057–1065. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00811.x
- Huberty, A.F., Denno, R.F., 2004. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. Ecology 85, 1383–1398. https://doi.org/10.1890/03-0352
- 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. Curr. For. Rep. 3, 223–243. https://doi.org/10.1007/s40725-017-0064-1
- Jactel, H., Brockerhoff, E.G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. Ecol. Lett. 10, 835–848. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01073.x
- Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M.-L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., Koricheva, J., 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. Glob. Change Biol. 18, 267–276. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02512.x
- Kambach, S., Kühn, I., Castagneyrol, B., Bruelheide, H., 2016. The Impact of Tree Diversity on Different Aspects of Insect Herbivory along a Global Temperature Gradient A Meta-Analysis. PLOS ONE 11, e0165815. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165815
- Klaus, V.H., Hölzel, N., Prati, D., Schmitt, B., Schöning, I., Schrumpf, M., Solly, E.F., Hänsel, F., Fischer, M., Kleinebecker, T., 2016. Plant diversity moderates drought stress in grasslands: Implications from a large real-world study on 13C natural abundances. Sci. Total Environ. 566–567, 215–222. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.008
- Kostenko, O., Mulder, P.P.J., Courbois, M., Bezemer, T.M., 2016. Effects of plant diversity on the concentration of secondary plant metabolites and the density of arthropods on focal plants in the field. J. Ecol. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12700
- Kozlov, M.V., Lanta, V., Zverev, V., Zvereva, E.L., 2015. Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. Glob. Ecol. Biogeogr. n/a-n/a. https://doi.org/10.1111/geb.12347
- 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, e105438. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105438
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Castagneyrol, B., Mooney, K.A., 2016. Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent findings, and future directions. Curr. Opin. Insect Sci. 14, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.10.003

- Muiruri, E.W., Koricheva, J., 2016. Going undercover: increasing canopy cover around a host tree drives associational resistance to an insect pest. Oikos 126, 339–349. https://doi.org/10.1111/oik.03307
- Muiruri, E.W., Milligan, H.T., Morath, S., Koricheva, J., 2015. Moose browsing alters tree diversity effects on birch growth and insect herbivory. Funct. Ecol. 29, 724–735. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12407
- Otieno, D., Kreyling, J., Purcell, A., Herold, N., Grant, K., Tenhunen, J., Beierkuhnlein, C., Jentsch, A., 2012. Drought responses of *Arrhenatherum elatius* grown in plant assemblages of varying species richness. Acta Oecologica-Int. J. Ecol. 39, 11–17. https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.10.002
- Otway, S.J., Hector, A., Lawton, J.H., 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. J. Anim. Ecol. 74, 234–240. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00913.x
- Plath, M., Dorn, S., Riedel, J., Barrios, H., Mody, K., 2011. Associational resistance and associational susceptibility: specialist herbivores show contrasting responses to tree stand diversification. Oecologia 169, 477–487. https://doi.org/10.1007/s00442-011-2215-6
- Root, R.B., 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). Ecol. Monogr. 43, 95. https://doi.org/10.2307/1942161
- Rosado-Sánchez, S., Parra-Tabla, V., Betancur-Ancona, D., Moreira, X., Abdala-Roberts, L., 2017. Tree species diversity alters plant defense investment in an experimental forest plantation in southern Mexico. Biotropica. https://doi.org/10.1111/btp.12527
- Schuldt, A., Assmann, T., Bruelheide, H., Durka, W., Eichenberg, D., Härdtle, W., Kröber, W., Michalski, S.G., Purschke, O., 2014. Functional and phylogenetic diversity of woody plants drive herbivory in a highly diverse forest. New Phytol. 202, 864–873. https://doi.org/10.1111/nph.12695
- Schuldt, A., Baruffol, M., Böhnke, M., Bruelheide, H., Härdtle, W., Lang, A.C., Nadrowski, K., Von Oheimb, G., Voigt, W., Zhou, H., Assmann, T., 2010. Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. J. Ecol. 98, 917–926. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01659.x
- Vehviläinen, H., Koricheva, J., Ruohomäki, K., Johansson, T., Valkonen, S., 2006. Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. Basic Appl. Ecol. 7, 1–11. https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.05.003
- Walter, J., Hein, R., Auge, H., Beierkuhnlein, C., Löffler, S., Reifenrath, K., Schädler, M., Weber, M., Jentsch, A., 2011. How do extreme drought and plant community composition affect host plant metabolites and herbivore performance? Arthropod-Plant Interact. 6, 15–25. https://doi.org/10.1007/s11829-011-9157-0
- White, T.C.., 1974. A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. Oecologia 16, 279–301.
- Ximénez-Embún, M.G., Ortego, F., Castañera, P., 2016. Drought-Stressed Tomato Plants Trigger Bottom-Up Effects on the Invasive Tetranychus evansi. PLOS ONE 11, e0145275. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145275
- Zvereva, E.L., Zverev, V., Kozlov, M.V., 2012. Little strokes fell great oaks: minor but chronic herbivory substantially reduces birch growth. Oikos 121, 2036–2043. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20688.x

### 4 - Effet de la diversité en arbres sur l'intensité d'insectivorie des oiseaux forestiers

### 4.1 - Contexte de la tâche

Parmi les mécanismes impliqués dans la réponse des insectes herbivores à la diversité de la végétation, en particulier arborée, la quantité et la qualité de la ressource alimentaire fournie par la plante-hôte sont généralement considérés comme les plus importants. Cependant, les insectes herbivores s'insèrent en tant que maillon essentiel dans un réseau trophique pouvant être particulièrement complexe et diversifié dans les écosystèmes forestiers. La régulation, tant en densité qu'en biomasse, de ces insectes herbivores par des prédateurs de niveau trophique supérieur comme les oiseaux insectivores, est ainsi un mécanisme alternatif mis en avant par « l'hypothèse des ennemis naturels », qui est soutenue par un nombre croissant d'études empiriques et expérimentales dans des écosystèmes variés à travers le monde (Figure 4.1).



**Figure 4.1** ● Proportions relatives de vertébrés insectivores (oiseaux et chiroptères) dans les principales zones biogéographiques mondiales (d'après Maas et al. 2016).

Les oiseaux insectivores forestiers sont ainsi des pourvoyeurs majeurs de fonctions et de services écosystémiques ayant des effets importants sur le fonctionnement, sur la santé et sur la productivité des écosystèmes forestiers (Brockerhoff et al. 2017). Cependant, le rôle exact de la diversité forestière (en termes de composition comme de structure) et l'échelle spatiale à laquelle cette diversité agit sur la fonction d'insectivorie assurée par les oiseaux forestiers insectivores, reste une question non élucidée à l'heure actuelle.

### 4.2 - Hypothèses testées

L'hypothèse principale testée ici est celle d'un effet positif de la diversité spécifique des arbres et de la composition du mélange d'essences sur une fonction écosystémique remplie par les oiseaux insectivores forestiers : la prédation d'insectes herbivores, et particulièrement de lépidoptères défoliateurs. La seconde hypothèse testée est celle d'un effet interactif de cette diversité avec celui de l'irrigation partielle du dispositif simulant l'effet d'une sécheresse printanière sur l'abondance des oiseaux et l'intensité d'insectivorie avienne. Les questions de recherche examinées ont été successivement les suivantes :

• Quel est l'effet de la diversité en essences sur la composition et la richesse des communautés d'oiseaux ?

- Quel est l'effet de cette diversité sur les taux de recherche alimentaire et de prédation effective mesurés sur des chenilles leurres en plasticine ?
- Quel est l'effet de l'irrigation et de la structure verticale de la végétation sur les taux de recherche alimentaire et de prédation avienne ?

### 4.3 - Moyens mis en oeuvre

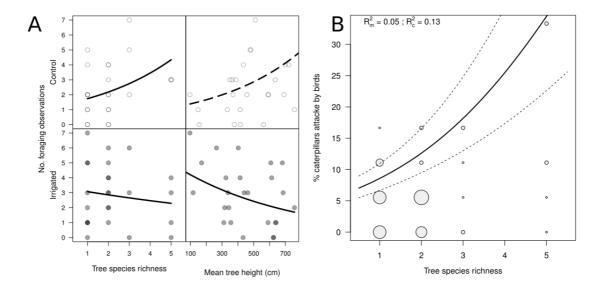
Nous avons échantillonné au printemps 2016 les communautés d'oiseaux par points d'écoute avec deux passages de 10 minutes au printemps, dans les 48 parcelles du dispositif Orphée distribués dans les 8 blocs sur un gradient de diversité en essences croissant (Figure 4.2). Nous y avons également conduit des observations de recherche alimentaire en notant systématiquement les individus de chaque espèce observés ayant un comportement de prédation. Les mélanges testés étaient les combinaisons à 3, 2 et 1 essence de chênes, bouleau et pin maritime, incluant aussi un mélange à 5 essences avec chênes vert et tauzin.

Dans chaque parcelle, le taux de prédation de chenilles leurres en plasticine a été mesuré aux printemps 2015 et 2016 selon le protocole suivant : nous avons posé 3 chenilles leurres sur 6 arbres (env. 1.5 m de haut) par parcelle dans les 48 parcelles, soit  $48 \times 6$  arbres = 288 arbres  $\times$  3 chenilles = 864 chenilles. Les marques typiques laissées par les prédateurs (oiseaux, micromammifères, arthropodes) sont comptabilisées après respectivement 3 et 6 semaines d'exposition début juin puis début juillet.

### 4.4 - Résultats obtenus et interprétations

Nous avons comptabilisé 1129 individus de 36 espèces d'oiseaux dont 6 espèces insectivores dominantes : pouillot véloce *Phylloscopus collybita*, pinson des arbres *Fringilla coelebs*, pipit des arbres *Anthus trivialis*, fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla*, fauvette pitchou *S. undata* et troglodyte mignon *Troglodytes troglodytes*. Nous avons noté 129 observations de recherche alimentaire, dont 86% étaient le fait de passereaux insectivores glaneurs de la canopée et de la strate buissonnante. Le taux de prédation des chenilles leurres était de 8% et la grande majorité des chenilles leurres a été attaquée par des oiseaux (68 chenilles attaquées parmi les 864 posées).

Nous avons trouvé que l'irrigation modifiait l'effet positif de la diversité en arbres sur l'abondance des oiseaux forestiers et l'intensité de leur recherche alimentaire. Ainsi l'effet positif de la richesse en arbres sur l'activité des oiseaux insectivores dans les parcelles non irriguées devient négatif dans les parcelles irriguées, sans doute par une combinaison d'effets directs et indirects via une modification de la végétation et de la ressource alimentaire en insectes proies (Figure 4.2). Enfin, les taux de prédation des chenilles leurres étaient maximaux dans les mélanges à 3 ou 5 essences, avec une tendance non significative à augmenter dans les mélanges dans lesquels le bouleau verruqueux était présent (Figure 4.2).



**Figure 4.2** ● A gauche: Nombre d'oiseaux en recherche alimentaire en fonction des modalités irrigation vs non-irrigation, par niveau de diversité des essences (1 à 5 essences) et par hauteur moyenne des arbres (cm). A droite: Taux de prédation des chenilles leurres en fonction de la richesse spécifique en essences.

### 4.5 - Dissémination

### **Publications scientifiques**

- 1. Barbaro L., Rusch A., Muiruri E.W., Gravellier B., Thiéry D., Castagneyrol B. 2017 Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity. Journal of Applied Ecology 54: 500-508
- 2. Brockerhoff E.G., Barbaro L., Castagneyrol B., Forrester D.I., Gardiner B., Gonzalez J.R., Lyver P.O.B., 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 & Conservation 26: 3005-3035.
- 3. 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 & Evolution 7: 3520-3531.
- 4. Muiruri E.W., Castagneyrol B., Koricheva J., Barbaro L., Jactel H., Verheyen K. et al. in prep. Experimental effects of forest diversity on bird insectivory at the global scale. Proceedings Royal Society B

### Rapports de stages

- 1. Lucas Paschetto (Licence 2, 2 mois, 2016) Effet de la diversité des arbres sur la prédation par les oiseaux insectivores. Rapport de Licence 2, INRA Biogeco Univ. Bordeaux.
- 2. Bastien Gravellier (Master 2, 6 mois, 2015): Interacting effects of bird functional diversity, grass cover and landscape composition on avian insectivory in vineyards. Rapport de M2, INRA Biogeco Univ. Bordeaux.

### Présentations orales

- 1. Castagneyrol B., Bonal D., Damien M., Jactel H., Meredieu C., Muiruri E.W., Barbaro L. 2017 Bottom-up and top-down effects of tree diversity on insect herbivory on pedunculate oak. IUFRO 125th Anniversary Congress 2017, 18-22th September, Freiburg, Germany
- 2. Castagneyrol B., Jactel H., Barbaro L., Moreira X. 2017. Insect herbivory in a drier world: direct, trait-mediated and enemy-mediated effects of neighbours. Pontevedra, April 28th 2017
- 3. Muiruri E.W., Castagneyrol B., Barbaro L., Koricheva J. 2017. Experimental effects of forest diversity on bird insectivory at the global scale. TreeDivNet annual meeting, INRA Pierroton, France, 31st January 1th February 2017
- 4. Barbaro L., Castagneyrol B., Paschetto L., Muiruri E.W., Jactel H. 2017 Tree diversity effects on bird insectivory under experimental irrigation. Biopicc annual meeting, INRA Pierroton, 10th-11th January 2017
- 5. Barbaro L., Rusch A., Muiruri E.W., Castagneyrol B. 2016 Bird functional insectivory and landscape complexity in vineyard agroecosystems. French Ecological Society Meeting, Marseille 24-28 October 2016
- Castagneyrol B., Muiruri E.W., Jactel H., Bonal D., Barbaro L. 2016 Insect herbivory depends on tree diversity but we (still) don't really know why. TreeDivNet Annual Meeting, Uppsala, Sweden, 3-5 February 2016

### 4.6 - Ajustements par rapport à la proposition initiale

L'étude de la prédation comportait deux volets dans la proposition initiale. Un volet sur la processionnaire du pin, et un volet sur les leurres en plasticine. Le volet sur la processionnaire du pin qui a été abandonné pour les motifs expliqués dans le rapport d'avancement et repris ici : "L'étude de l'effet de la diversité des arbres sur la prédation des chenilles processionnaires (Action 2.2.) a été réalisée conformément au calendrier initial.

Plusieurs pontes n'ont pas pu être retrouvées après exposition aux ennemis naturels. Il est à craindre que les résultats obtenus ne soient pas exploitables. Compte tenu de l'investissement matériel et humain que représente ce type d'expérimentation (collecte de 10 000 chenilles sur une période d'un mois, matériel de protection collectif et individuel) et du calendrier prévisionnel de 2016, cette expérimentation ne sera pas renouvelée."

En revanche, la quantification de la pression de prédation exercée par les oiseaux et les micromammifères sur les larves de lépidoptères a été réalisée conformément aux objectifs initiaux, à ceci près que les communautés d'oiseaux n'ont pas été échantillonnées dès la première année du projet, ce qui a donné lieu à une utilisation d'autres données, mais sans changement majeur de sujet du rapport de stage de M2 en année 1 du projet. A noter que ce stage a cependant donné lieu à une publication (Barbaro et al. 2017).

## 4.7 - Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche

La principale connexion est la valorisation des données de prédation de chenilles leurres acquises sur Orphée dans un réseau international de dispositifs expérimentaux à travers le monde, TreeDivNet. Les analyses des expérimentations de prédation répétées à travers le monde sur des gradients de richesse en essences forestières sont en cours de rédaction.

# 5 - Effet de la contrainte hydrique et de la diversité des arbres sur les communautés végétales du sous-bois

#### 5.1 - Contexte de la tâche

La canopée forestière et le contexte hydrique des forêts sont susceptibles d'affecter le fonctionnement abiotique des forêts (Figure 5.1) et la composition floristique du sous-bois.

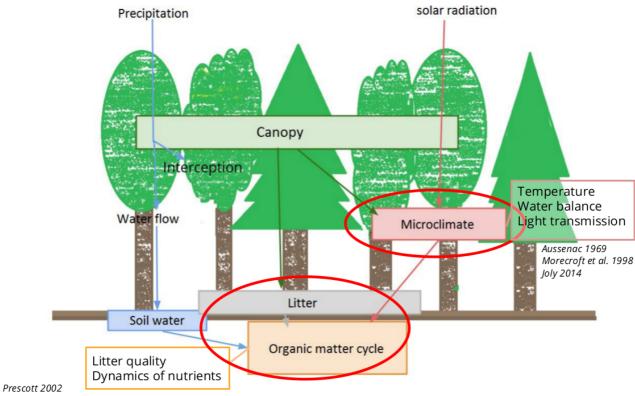


Figure 5.1 • Modification des paramètres physico-chimiques du sous-bois engendrée par l'action de la canopée forestière.

Cette tâche avait pour objectif d'aborder expérimentalement l'effet de la canopée sur le sous-bois via la diversité en arbres, ce qui a été relativement peu étudié dans la littérature (mais voir Ampoorter et al. 2016). Les interactions biodiversité-fonctionnement ont également été abordées en quantifiant le microenvironnement sous canopée, notamment le microclimat, et la décomposition des litères qui constitue un paramètre essentiel de fonctionnement des écosystèmes.

## 5.2 - Hypothèses testées

- (1) La diversité des communautés végétales du sous bois répond :
  - aux différences de micro-habitats générées par les variations de composition de canopée forestière ;
  - à la différence de disponibilité en eau liée à l'irrigation.
- (2) La richesse spécifique de la canopée influence directement la végétation du sous-bois.
- (3) Certains types fonctionnels de canopées sont susceptibles de présenter des effets spécifiques sur les communautés végétales et la décomposition des litières.
- (4) Les litières issues des différents types de canopées (pin vs. bouleau, monoculture vs. mélange, irrigué vs. non irrigué) présentent des dynamiques de décomposition différentes.

#### 5.3 - Moyens mis en œuvre

Les relevés floristiques ont été effectués en 2016 dans les parcelles unitaires du dispositif ORPHEE, avec un accent porté sur 11 modalités de compositions de canopées répétées 8 fois. Les essences forestières manipulées sont : *Betula pendula, Quercus ilex, Quercus pyrenaica, Quercus robur* et *Pinus pinaster*. Nous avons considéré des monocultures et des mélanges à 2, 3, 4 et de ces essences forestières. Dans chacune de ces parcelles unitaires de 400 m² (20 × 20 m), 4 quadrats de 1m² ont été délimités au centre de la parcelle pour effectuer les relevés floristiques sous-bois. La hauteur de la végétation a été déterminée à chaque coin des quadrats.

La décomposition des litières a été appréhendée en positionnant des sachets de litière contenant une masse connue de feuilles, qui sont pesées avant la disposition sur le terrain et à la fin de l'expérimentation. La différence de masse permet d'estimer l'intensité de décomposition des litières. Deux protocoles ont été mis en oeuvre pour déterminer (1) la décomposabilité des litières de pins et de bouleaux et (2) l'activité biologique des décomposeurs :

- (1) influence de l'origine des feuilles sur leur décomposition en conditions identiques. Des feuilles de pin et de bouleau ont été disposés seules ou en mélange dans un milieu ouvert pour comparer leur vitesse de décomposition. Le fait que ces feuilles proviennent de parcelles irriguée ou non, de monocultures ou de mélanges de canopées a été pris en compte. Le plan d'expérimentation consiste donc en trois facteurs de deux niveaux chacun (espèce : pin vs. bouleau ; origine : monoculture vs. mélange ; et irrigation : irrigué vs. non-irrigué). Nous avons ainsi installé des sachets de litière monospécifiques provenants des modalités irriguées et non irriguées (8 modalités) et des sachets de litière associant aiguilles de pins et feuilles de bouleau à partir de feuilles prélevées en monocultures (i.e., un mélange de monocultures) ou de feuilles prélevées en mélange (i.e., mélange de mélange).
- (2) caractérisation de l'influence de la diversité de canopée et de l'irrigation sur la vitesse de décomposition des litières. Nous avons utilisé une matériel cellulosique standardisé (papier kraft) que nous avons placé via des sachets litières dans notre dispositif expérimental dans les parcelles de pins et de bouleaux, en monoculture et en mélange.

**L'étude du microclimat** a consisté à placer 43 sondes microclimatiques (température, humidité de l'air) dans six des huit blocs de l'expérimentation, sur les 7 parcelles unitaires suivies dans le cadre du projet BioPICC. Une sonde a été placée hors couvert pour référence.

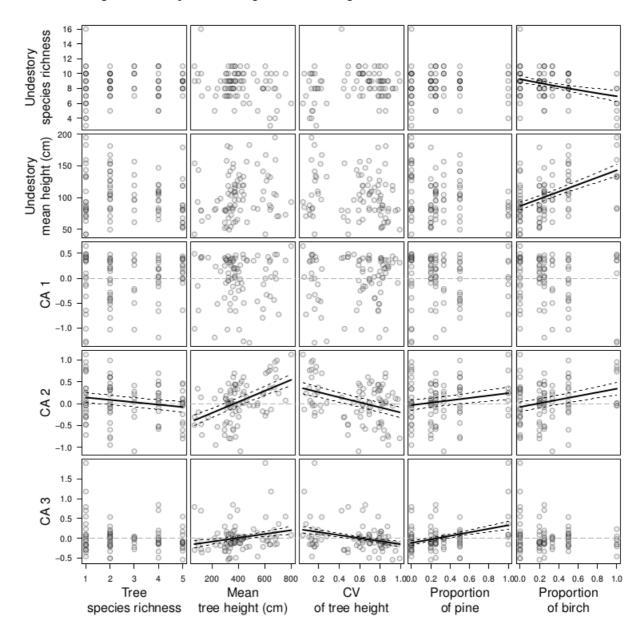
L'ensemble de ce travail a mobilisé différents enseignants-chercheurs et chercheurs, personnel technique, stagiaires de Master et CDD pendant plusieurs années lors de la préparation expérimentale (ex.: préparation des sachets litières), de la prise de données (ex.: relevés floristiques), et le suivi des expérimentations (ex.: récupération périodique des données microclimatiques).

## 5.4 - Résultats obtenus et interprétations

Au niveau floristique, la richesse en canopée n'influence pas significativement la richesse du sous-bois, mais fait varier significativement la composition végétale du sous bois (axe 2 de l'analyse factorielle des correspondance, Figure 5.2). Il est par ailleurs notable que la structure des parcelles expérimentales en terme de hauteur moyenne de de variabilité dans la hauteur des arbres a eu un effet significatif sur la composition de la végétation du sous bois (Figure 5.2). Ce résultat est à relier avec l'effet significatif de la proportion des deux essences dominantes (le pin et le bouleau) sur la composition de la végétation du sous bois et la hauteur et la richesse des espèces présentes (Figure 5.2). Toutefois, le *design* du dispositif ORPHEE ne permet pas de séparer complètement les effets de la hauteur des arbres des effets de leur identité fonctionnelle (conifère vs. essence caducifoliée pionnière). Les effets du bouleau et du pin sur la végétation du sous bois peuvent s'expliquer par un effet sur l'environnement lumineux des plantes sous la canopée (avec une lumière d'autant plus réduite que les arbres sont de grande taille, ce qui correspond à une plus grande proportion de pins et de bouleaux). Ils peuvent également s'expliquer par un effet de ces deux essences sur la qualité des

litières. L'amélioration du bilan trophique du sol lié à la qualité de la litière de bouleau pourrait par exemple expliquer l'augmentation de la hauteur des plantes du sous bois. Cette possibilité reste à vérifier.

La hauteur de la végétation du sous bois était supérieure dans les parcelles irriguées en comparaison des parcelles non irriguées. Nous n'avons cependant mis en évidence aucun effet de l'irrigation sur la richesse spécifique ou la composition de la végétation du sous bois. Il est toutefois important de rappeler que l'irrigation du dispositif ORPHEE n'a été effective qu'à partir de Mai 2015. Il n'est par conséquent pas surprenant qu'un an après, ce soit simplement la biomasse de la végétation du sous bois qui ait répondu à la levée du stress hydrique. On ne peut pas exclure un changement dans la trajectoire de la dynamique des communautés végétales entre parcelles irriguées et non irriguées dans le futur.



**Figure 5.2** ● Relations entre les différents facteurs de canopée (CV of tree height = variabilité de hauteur d'arbres au sein d'une parcelle) et les variables du sous-bois (CA 1, 2 et 3 = coordonnées factorielles des parcelles sur les axes 1, 2 et 3 des Analyses Factorielles des Correspondances des relevés floristiques; Corcket et al. en préparation).

Les données de litière sont en cours de traitement. Les premiers résultats (Figure 5.3) montrent que le taux de décomposition de la litière standard de papier kraft augmente avec l'irrigation, notamment dans les parcelles

mélangées associant bouleau et pin maritime. On note également une tendance à ce que le taux de décomposition soit plus élevé en présence de bouleau qu'en présence de pin. Ce résultat est cohérent avec l'idée selon laquelle les feuilles de bouleau constituerait un substrat plus facile à métaboliser pour les organismes décomposeur que les aiguilles de pin. Il suggère que malgré le jeune âge du dispositif ORPHEE, une différenciation des cortèges de décomposeurs pourrait être en cours entre parcelles expérimentales de différente composition spécifique. En outre, ce résultat est cohérent avec l'observation selon laquelle la biomasse de la végétation du sous bois augmente avec la proportion de bouleau (Figure 5.2). Des résultats complémentaires sur la seconde cohorte de sachets de litière sont attendus pour confirmer ces tendances.

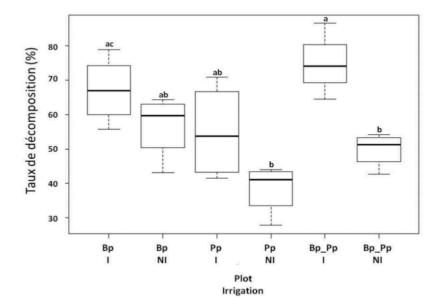


Figure 5.3 ● Différence de taux de décomposition de litière de papier kraft en fonction du type de canopée (Bp: Betula pubecens, Pp: Pinus pinaster) et du niveau d'irrigation (I: Irrigué, NI: non irrigué; Routier 2017).

Au niveau du microclimat, le VPD est plus faible dans les peuplements de bouleau que dans les peuplements composés totalement ou en partie de pins. Les effets de type de canopée sont plus forts que les effets de richesse de canopée sur le microclimat. Le bouleau, feuillu à forte croissance diminue donc la sécheresse relative atmosphérique en sous bois.

## 5.5 - Dissémination

## **Publications scientifiques**

Emmanuel Corcket, Didier Alard, Inge van Halder, Hervé Jactel, Begoña Garrido Diaz, Edith Reuzeau, Bastien Castagneyrol. Canopy composition and drought shape understorey plant assemblages in early stages of a tree diversity experiment. *En préparation*.

## Rapports de stages

- Pierre Gruyer 2016. Effet des types de canopées forestières et de l'irrigation sur le microclimat et l'humidité du sol en forêt landaise. Master 1 Biodiversité et Ecosystèmes Continentaux. Université de Bordeaux.
- Sarah Pottier-Giquel 2016. Effet de la diversité de la canopée forestière sur la diversité spécifique du sous-bois landais. Master 2 parcours Biodiversité et Fonctionnement des écosystèmes Terrestres. Université de Bordeaux.
- Florine Routier 2017. Effets de la diversité de canopée forestière sur les facteurs physiques du sousbois et le cylce de la matière organique. Master 2 parcours Biodiversité et Suivis Environnementaux, Université de Bordeaux.

## 5.6 - Ajustements par rapport à la proposition initiale

La partie concernant les traits fonctionnels des plantes du sous bois a été abandonnée comme indiqué dans le premier rapport intermédiaire.

## 5.7 - Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche

La partie "décomposition des litières" sera être mise en relation avec le projet Dipticc en cours de réalisation. Les données acquises dans le cadre du projet BioPICC seront également mises en commun avec les données acquises sur le dispositif ORPHEE dans le cadre de la thèse de Séverin Jouveau sur les communautés de Carabes et avec les données générées par le projet SoilForEurope (BIODIVERSA, Coord. Stephan Hattenschwiler).

#### 5.8 - Références

Ampoorter E. (2016). Driving mechanisms of overstorey–understorey diversity relationships in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 19, 21-29.

Aussenac, G. (1969) Influences du couvert forestier sur les précipitations. Revue Forestière Française, XXI-7-1969, 631-635.

Joly, D. (2014) Etude comparative de la température en forêt et en espace ouvert dans le parcnaturel régional du Haut-Jura. Climatologie, 11, 19–33.

Morecroft, M., Taylor, M. & Oliver, H. (1998) Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. Agricultural and Forest Meteorology, 90, 141–156.

# 6 - Effet de la contrainte hydrique sur le fonctionnement hydrique et carboné des arbres et sur leur profondeur d'enracinement

#### 6.1 - Contexte de la tâche

La disponibilité en eau influence directement le fonctionnement hydrique et carboné des arbres, et donc leur croissance. La sécheresse édaphique engendre le déclenchement de signaux hydrauliques et/ou hormonaux dans la plante (ex: Tardieu and Davies 1993) qui contribuent à la régulation de la conductance stomatique et des échanges gazeux (CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O) au niveau foliaire. Cette régulation résulte en une augmentation de l'efficience d'utilisation de l'eau (Water Use Efficiency, WUE). Celle-ci s'explique par une augmentation du rapport entre photosynthèse (A) et conductance stomatique pour la vapeur d'eau (gs), car la diminution de gs est plus marquée que celle de A (ex: Ehleringer and Cooper 1988).

Des travaux ont montré l'influence de la diversité en espèces sur la transpiration ou l'efficience d'utilisation de l'eau de l'écosystème. Par exemple, en forêt boréale, Grossiord et al. (2014) montrent une plus forte valeur de WUE en forêts mélangées par rapport aux parcelles pures, en situation de sécheresse édaphique (*i.e.* meilleure assimilation du CO<sub>2</sub>), alors que Forrester *et al.* (2010) montrent le résultat inverse dans des plantations tropicales. Des interactions négatives (compétition pour l'eau) ou positives (complémentarité de niche pour l'acquisition de l'eau) sont à l'origine de ces tendances.

## 6.2 - Hypothèses testées

- (1) Dans la plantation d'ORPHEE, l'état hydrique et le fonctionnement hydrique et carboné des arbres dépendent de la disponibilité en eau du sol pour les arbres ;
- (2) La disponibilité en eau des arbres est elle-même dépendante des interactions positives (facilitation, différentiation de niche) ou négatives (compétition) entre les espèces d'arbres en interaction.

## 6.3 - Moyens mis en œuvre

Le suivi des de la pluviométrie et de la profondeur de la nappe de 2015 à 2017 a été effectué dans une plantation de Pins à proximité (distance = 200 m) de la plantation ORPHEE. Afin de caractériser, au plus fort de la période de sécheresse estivale (fin de l'été), l'état hydrique des arbres des différentes espèces dans les différents types de peuplement (différents mélanges) et dans les 2 traitements hydriques, nous avons effectué des mesures de potentiel hydrique foliaire de base (Ψ<sub>b</sub>, MPa), avant le lever du soleil (« *predawn leaf water potential »*), à l'aide d'une chambre à pression de Scholander. Cette mesure donne une estimation des différences d'accès à la ressource hydrique entre espèces, le potentiel hydrique de base d'un arbre représentant le potentiel hydrique du sol moyen du système racinaire de l'arbre intégré sur le volume occupé par le système racinaire. Le potentiel hydrique de base (négatif) est d'autant plus faible que le sol est sec.

Des campagnes de mesure ont été réalisées au cours des étés 2015, 2016 et 2017. Le Tableau 6.1 résume les modalités expérimentales testées. Malheureusement, du fait des conditions climatiques lors de l'été 2016, celles-ci n'ont pas pu être réalisées dans les conditions optimales attendues et ne sont pas présentées ici. Il est important en effet que ces mesures soient réalisées quand l'humidité de l'air la nuit est très forte (proche de 100%) et la température modérée. De telles conditions n'ont pas pu être obtenues en 2016.

Afin de caractériser le fonctionnement foliaire (en termes de gestion de l'eau et du carbone par la feuille au cours de la journée) des arbres dans les différents peuplements au cours de l'été 2015, nous avons effectué des prélèvements de feuille sur un sous-échantillon d'arbres de chaque espèce. Les traits fonctionnels suivant ont alors été obtenus :

- Teneur en carbone [C, %] et azote [N, %]

- Teneur en tannins et phénols
- Masse surfacique [SLA, cm² g⁻¹, Specific Leaf Area], capacité de stockage des feuilles en eau [g g⁻¹, LDMC, Leaf Dry Mass Content], Dureté des feuilles (résistance au pénétromètre)
- Composition isotopique du carbone [δ¹³C, ‰] proxy de l'efficience d'utilisation de l'eau (c'est-à-dire le ratio entre l'assimilation de CO<sub>2</sub> et la conductance stomatique qui contrôle le flux d'eau).

Les analyses élémentaires et isotopiques ont été réalisées par nos soins à la Plateforme Technique d'Ecologie Fonctionnelle (PTEF, appelée « Silvatech » depuis 2018) de l'INRA de Nancy.

		Codes Peuple-	
Plot	Nbre d'espèces	ment	Espèce cible
1	1	Вр	Вр
2	1	Q٢	Q٢
5	1	Рр	Рр
6	2	ВрQг	Вр
6	2	QгВр	Q٢
9	2	ВрРр	Вр
9	2	РрВр	Рр
12	2	РрQг	Рр
12	2	QгPp	Q٢
18	3	ВрQгРр	Рр
18	3	РрВрQг	Рр
18	3	QгРpВp	Q۲

**Tableau 6.1 ●** Caractéristiques des différents plots et codes utilisés dans les différentes figures de cette tâche.

## 6.4 - Résultats obtenus et interprétations

#### Conditions hydriques dans la plantation

La pluviométrie mensuelle montre, sans surprise pour cette région, une très grande variabilité entre les années (Figure 6.1). Les pluies sont généralement fréquentes et fortes en hiver, mais certains étés (ex. 2017) sont caractérisés par de fortes pluies. Ces variations de pluviométrie engendrent une variation forte du niveau de la nappe phréatique. Celle-ci est haute en hiver (jusqu'à 40 cm de profondeur) et faible vers la fin de l'été et en automne (jusqu'à 1.75 m de profondeur). Du fait de la faible pluviométrie au cours de l'hiver 2016-2017, la profondeur de la nappe en 2017 est restée en dessous de 1.0 m de profondeur en 2017. Ces niveaux influencent fortement la disponibilité en eau des arbres en été (sécheresse), ainsi que l'hypoxie éventuelle subie par les racines des arbres au cours de l'hiver.

#### Teneur en eau du sol

L'objectif de l'irrigation apportée de mai à octobre est de supprimer le risque de limitation de la disponibilité en eau pour les arbres au cours de l'été, qui peut engendrer une régulation de leur fonctionnement hydrique et carboné (photosynthèse, conductance stomatique, efficience d'utilisation de l'eau), et donc une diminution de leur croissance. La Figure 6.2 montre l'impact de l'irrigation sur la teneur en eau du sol dans les horizons supérieurs. Alors qu'au cours de l'été, cette teneur en eau est très faible dans les blocs non-irrigués, celle-ci atteint des niveaux forts (à l'exception des blocs avec du Bouleau seul Bp) dans les blocs irrigués. Dans les blocs non-irrigués, les valeurs obtenues (3-5 %) suggèrent un niveau de sécheresse intense pour les arbres. Dans les blocs irrigués, les niveaux moyens atteints (7-15 %) confirment que ces niveaux de sécheresse potentielle sont bien moindres, mais pas totalement éliminés. Les arbres dans les blocs irrigués (à l'exception probablement dans les plots Bp) devraient ainsi montrer un état hydrique au cours de l'été bien moins stressé que dans les blocs non-irrigués.

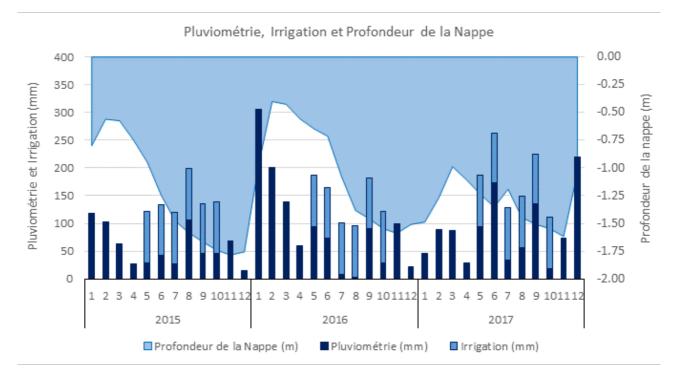


Figure 6.1 ● Précipitations naturelles (mm), Irrigation (mm), et profondeur de la nappe phréatique (m) de 2015 à 2017. Les précipitations et la profondeur de la nappe phréatique ont été mesurées mensuellement dans une plantation de Pins proche de la plantation ORPHEE. L'irrigation (mai à octobre) a été estimée à 3 mm par nuit et ajoutée aux précipitations naturelles. Elle est représentée ici afin de rappeler les périodes pendant lesquelles elle a été appliquée, mais elle n'a pas d'influence directe sur la profondeur de nappe (mesurée dans une autre plantation).

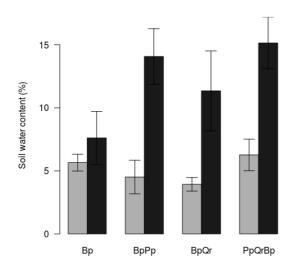


Figure 6.2 ● Teneur en eau du sol entre 20 et 40 cm dans les différents blocs (Irrigués / non-Irrigués) et peuplements mesurée fin août 2016 à partir d'un échantillon composite de trois prélèvements réalisés sur l'ensemble de huit blocs. Bp: Betula pendula, Qr: Quercus robur, Pp: Pinus pinaster. La taille de l'échantillon est égale à 4 pour chaque barre (4 blocs répliqués par type de peuplement et traitement d'irrigation). Les barres noires et grises représentent respectivement les blocs irrigués et non irrigués. Les barres d'erreur représentent SE.

## Etat hydrique des arbres

Les mesures de potentiel hydrique de base foliaire ( $\Psi_b$ , MPa) (Figure 6.3) permettent de répondre à l'hypothèse proposée ci-dessus. Il est important de souligner néanmoins que ces mesures ponctuelles

(réalisées sur un jour) caractérisent l'état hydrique des arbres au moment de la mesure, et non de façon intégrée dans le temps.

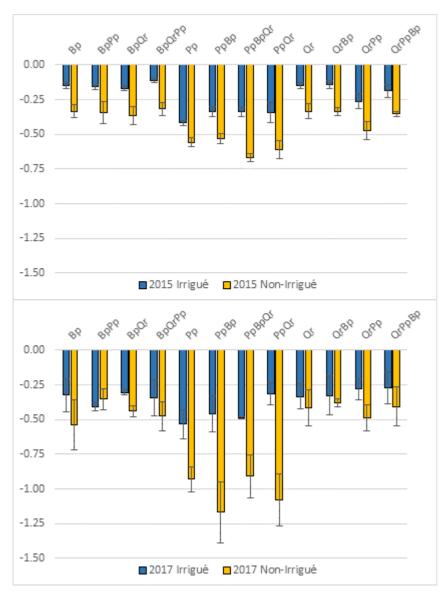


Figure 6.3 • Potentiels hydriques de base foliaire (Ψ<sub>b</sub>, MPa) des différentes espèces dans les différents blocs (Irrigués en bleu / Non-Irrigués en jaune) et type de peuplements, mesurés lors des étés 2015 et 2017. Les barres verticales représentent les écarts à la moyenne pour les différentes espèces (n = 4 arbres).

**Tableau 6.2** ● Résultats du test statistique (PROC GLM, SAS) sur l'effet de l'année, du type de peuplement, de l'irrigation, et de leurs interactions, sur le potentiel hydrique foliaire de base.

Source	DDL	Somme des carrés	Moyenne quadratique	Valeur F	Pr > F
Model	47	7.7582	0.1651	7.86	<.0001
Error	120	2.5211	0.0210		
Corrected Total	167	10.2793			

Source	DDL	Type III SS	Moyenne quadratique	Valeur F	Pr > F
Year	1	1.1239	1.1239	53.49	<.0001
Mixed	11	3.0232	0.2748	13.08	<.0001
Trait	1	2.2829	2.2829	108.66	<.0001

year*trait	1	0.0384	0.0384	1.83	0.1789
mixed*trait	11	0.7453	0.0678	3.22	0.0007
mixed*year	11	0.3268	0.0297	1.41	0.1751
mixed*year*trait	11	0.5406	0.0491	2.34	0.0120

Globalement, les valeurs de  $\Psi_b$  sont moins négatives en 2015 qu'en 2017 (p < 0.0001), suggérant que l'état hydrique des arbres était meilleur en 2015 qu'en 2017 (Tableau 6.2). Ce résultat est observé aussi bien pour les blocs irrigués ou non. Cela ne semble pas être directement dû à la profondeur de la nappe phréatique, qui était similaire aux deux dates de mesure. Cela pourrait être dû en revanche à un niveau de contrainte hydrique en surface plus fort en 2017 qu'en 2015, en lien avec la plus faible pluviométrie au cours de l'été en 2017 qu'en 2015. En 2017, même dans les blocs irrigués, un léger stress hydrique semble ainsi caractériser les arbres.

Il apparaît un effet « espèce » très significatif sur  $\Psi_b$  (p < 0.0001), avec les valeurs pour les Pins toujours plus négatives que celles pour les Bouleaux et les Chênes, quelle que soit l'année, le type de peuplement, ou l'irrigation (Tableau 6.2).

De même, il apparaît un effet « irrigation » très significatif sur  $\Psi_b$  (p < 0.0001) pour les 3 espèces en 2015, mais pas en 2017 pour les Chênes (Tableau 6.2). Les valeurs sont plus négatives dans les blocs non-irriguées, confirmant l'effet attendu de l'irrigation : celle-ci permet de réduire l'effet du manque d'eau dans le sol sur l'état hydrique des arbres de ces 3 espèces. L'absence d'effet significatif en 2017 pour les Chênes laisse penser que ces arbres sont peu stressés dans les blocs non-irrigués et possèdent donc vraisemblablement un enracinement profond qui leur permet d'accéder à des horizons humides même au plus fort de la sécheresse.

Une analyse plus fine des résultats de la figure 6.3 permet de mettre en évidence des comportements particuliers des espèces dans les différents peuplements. Il est à noter par exemple que la levée de stress hydrique dans les blocs irrigués est systématiquement moins forte chez les pins. Les valeurs de  $\Psi_b$  restent peu négatives (inférieures à -0.25 MPa en 2015 et à -0.50 MPA en 2017), suggérant que le fonctionnement hydrique et carboné de ces arbres n'est pas optimum. L'écart de potentiel hydrique entre les blocs irrigués et non-irrigués est similaire entre les espèces en 2015, mais en 2017, sous conditions de contrainte hydrique générale plus fortes, cet écart est nettement plus marqué chez les Pins, les deux autres espèces montrant des tendances similaires.

Enfin, pour une espèce donnée et un type d'irrigation donné, il n'existe pas d'effet significatif du type de peuplement dans lequel les arbres se trouvent sur  $\Psi_b$  (tous les p > 0.10, Tableau 6.2).

L'ensemble de ces résultats nous permet de proposer les conclusions suivantes sur le niveau de stress hydrique des espèces dans les différents blocs et peuplements, et potentiellement sur la profondeur d'enracinement de ces espèces.

- L'effet de l'irrigation sur le fonctionnement des arbres est évident. Il permet de lever une partie de la contrainte hydrique, même si cette levée n'est pas totale, en particulier pour les Pins. Un apport d'arrosage plus important au cours de l'été pourrait être intéressant. Il est également possible que la végétation herbacée capte rapidement une partie de l'eau apportée lors de l'irrigation. La prise en compte de la variabilité de la biomasse du sous bois dans les différents peuplements pourrait affiner les prédictions faites sur l'effet de l'irrigation sur la croissance des arbres.
- Dans la plantation, les Bouleaux et les Chênes semblent avoir un enracinement plus profond que les Pins. Ces derniers semblent souffrir de façon plus marquée du manque d'eau au cours de l'été, en particulier quand l'été (comme en 2017) est très sec. Même si cela n'est pas très marqué, la profondeur d'enracinement des Bouleaux semblerait dépendre de l'identité des arbres en interaction.
- La composition en espèces des peuplements, à ce stade de la plantation, n'influence pas le niveau de contrainte hydrique subie par les espèces. Les interactions souterraines potentiellement attendues entre les racines de ces différentes espèces ne sont pas évidentes à ce stade. Nous pouvons nous interroger si celle-ci apparaîtront éventuellement dans les prochaines années. La poursuite de tels suivis de l'état hydrique des arbres est donc programmée.

#### Traits foliaires

En moyenne, les valeurs de  $\delta^{13}$ C sont statistiquement moins négatives dans les blocs non-irrigués que dans les blocs irrigués pour les 3 espèces (Figure 6.4). Ce résultat confirme un effet marqué de l'irrigation sur le fonctionnement hydrique et carboné des Bouleaux et des Pins, et dans une moindre mesure pour les Chênes (l'écart est faible). Or,  $\delta^{13}$ C est un proxy de l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) des feuilles (le rapport entre la photosynthèse et la conductance stomatique), intégré sur leur période de vie. Quand le sol est sec, les arbres régulent différemment leur photosynthèse et leur conductance stomatique, et une augmentation de WUE (et donc de  $\delta^{13}$ C) est observée (Ehleringer et al. 1993 ; Ehleringer and Cooper 1988). Les valeurs moins négatives de  $\delta^{13}$ C dans les plots non-irrigués suggèrent donc que les arbres irrigués sont moins stressés au cours de l'été par la sécheresse. Ce résultat, combiné à celui pour les potentiels de base, confirme donc le succès du traitement de l'irrigation dans la plantation et la levée importante (même si pas totale) de la contrainte hydrique dans les blocs irrigués pour les Bouleaux et les Pins. Pour les Chênes, les valeurs sont très négatives quelles que soient l'irrigation. L'absence de différence marquée pour les Chênes entre les différents blocs, et le fait que les valeurs de  $\delta^{13}$ C sont très négatives, suggèrent que cette espèce ne subit que légèrement la sécheresse dans les blocs non-irrigués. Ce résultat est cohérent avec les mesures de potentiel de base (Figure 6.3) et confirme un enracinement assez profond de cette espèce, quel que soit le régime hydrique dans le sol.

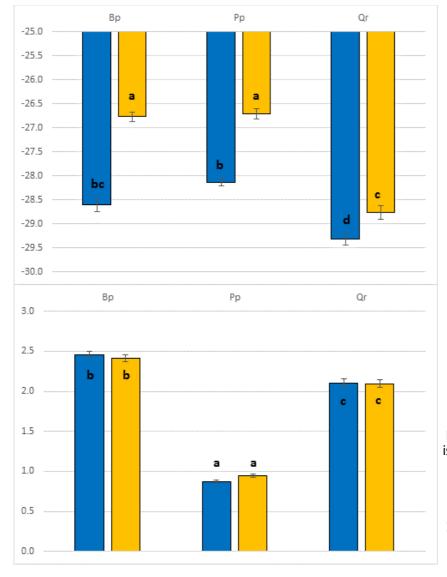
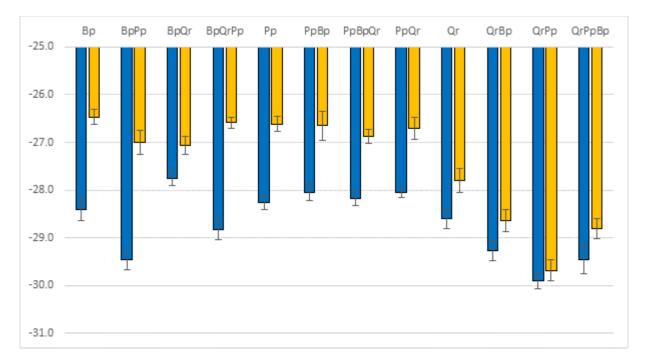


Figure 6.4 ● Moyennes de la composition isotopique du carbone foliaire (δ¹³C, ‰) (en haut) et de la teneur en azote foliaire (N, %) (en bas) des trois espèces dans les différents blocs (Irrigués en bleu / Non-Irrigués en jaune) mesurés à la fin de l'été 2015. Les barres verticales représentent les écarts à la moyenne pour les différentes espèces (n = 43-48 arbres).

Il n'existe aucun effet de l'irrigation sur la teneur en azote foliaire (P > 0.50), alors que des différences très fortes entre espèces sont observées (Figure 6.4). Les teneurs observés sont en accord avec les connaissances chez ces espèces, avec des teneurs en azote beaucoup plus faibles chez le conifère. Pour chaque espèce, il n'existe aucun effet des types de peuplement (mélanges) sur la teneur en azote foliaire (P > 0.50) (données non présentées).

La figure 6.5 illustre les effets croisés de l'irrigation, du type de peuplement, et de leur interaction, sur les valeurs de  $\delta^{13}$ C des 3 espèces. Les 3 espèces présentent des résultats statistiques différents (Tableau 6.3). Comme souligné précédemment, l'effet « irrigation » est fort et significatif pour les 3 espèces. Cependant, l'effet « peuplement » n'apparaît que pour les Bouleaux et les Chênes, et les interactions ne sont significatives que pour les Bouleaux.



**Figure 6.5** • Composition isotopique du carbone foliaire (δ¹³C, ‰) des différentes espèces dans les différents blocs (Irrigués en bleu / Non-Irrigués en jaune) et type de peuplements, mesurés à la fin de l'été 2015. Les barres verticales représentent les écarts à la moyenne pour les différentes espèces (n = 10-14 arbres).

**Tableau 6.3** • Résultats des tests statistiques des effets irrigation, peuplement, et leur interaction sur les valeurs de  $\delta^{13}$ C pour chaque espèce.

Bouleau					_
Source	DDL	Type III SS	Moyenne quadratique	Valeur F	Pr > F
Trait	1	74.596	74.596	176.29	<.001
Mixed	3	9.856	3.285	7.76	<.001
Trait*mixed	3	10.342	3.447	8.15	<.001

Pin					
Source	DDL	Type III SS	Moyenne quadratique	Valeur F	<b>P</b> Γ > <b>F</b>
Trait	1	47.200	47.200	115.49	<.001
mixed	3	0.416	0.139	0.34	0.797

Trait*mixed	3	0.428	0.143	0.35	0.790
-------------	---	-------	-------	------	-------

Chêne					
Source	DDL	Type III SS	Moyenne quadratique	Valeur F	Pr > F
Trait	1	7.565	7.565	12.98	<.001
Mixed	3	28.901	9.634	16.53	<.001
Trait*mixed	3	1.059	0.353	0.61	0.613

Nous pouvons ainsi conclure que:

- Pour les Bouleaux, l'effet « irrigation » sur δ¹³C dépend des espèces avec lesquelles ils sont en interaction. Cet effet est fort quand les Bouleaux sont en interaction avec des Bouleaux ou des Pins, et bien moins marqués quand ils sont en présence de Chênes. Les Bouleaux subissent donc fortement la compétition pour l'eau avec leurs congénères ou des Pins, sans différence notable entre des compétiteurs Bouleaux ou Pins. Ils semblent par ailleurs « profiter » d'une meilleure alimentation en eau quand ils sont en interaction avec des Chênes seulement. Considérant la taille des chênes, ce résultat n'est pas surprenant et suggère en fait que la présence des Chênes pour les Bouleaux correspondrait à une diminution de la pression de compétition pour l'eau dans le sol, équivalente à une diminution de la densité de plantation dans le peuplement BpQr par rapport à la monoculture Bp.
- Pour les Pins, seul l'effet « irrigation » apparait significatif. Cela montre que le fonctionnement hydrique et carboné des Pins ne dépend pas de l'identité des compétiteurs. La sécheresse, en absence d'irrigation, engendre une forte augmentation de δ¹³C pour tous les Pins, qui subissent le manque d'eau quelle que soit l'identité des compétiteurs. Cela suggère un enracinement principalement superficiel chez cette espèce, en cohérence avec les résultats obtenus avec les potentiels de base.
- Pour les Chênes, l'absence d'irrigation n'engendre pas de changement marqué de fonctionnement hydrique et carboné par rapport aux blocs irrigués. Quand les Chênes sont en interaction avec des Chênes ou des Bouleaux, l'effet irrigation existe, même s'il est faible. Avec des Pins, en revanche, il n'y a pas d'effet de l'irrigation, et les valeurs de δ¹³C sont les plus négatives. Cela suggère qu'en présence de Pins, avec ou sans Bouleaux, les Chênes auraient tendance à développer un enracinement plus profond. Les racines plus profondes puisent de l'eau dans les horizons humides même au plus fort de l'été et leurs valeurs de δ¹³C restent négatives. Il est à noter que les valeurs très négatives de δ¹³C des Chênes en présence des Pins peuvent être expliquées par l'ombre faite par les Pins sur les Chênes. Il est connu en effet depuis longtemps que l'ombre engendre une plus faible WUE foliaire, et donc des valeurs très négatives de δ¹³C (Leavitt & Long 1986).

#### Réponses aux questions posées initialement

L'ensemble des mesures de traits foliaires réalisées dans la plantation nous permet de donner des éléments de répondre aux questions et hypothèses formulées dans ce WP.

Hypothèse (1) : L'état hydrique et le fonctionnement hydrique et carboné des arbres dépendent de la disponibilité en eau du sol pour les arbres

L'apport d'eau dans le sol dans la plantation par irrigation modifie fortement l'état hydrique et le fonctionnement hydrique et carboné des arbres. Cet effet va dans le sens attendu par les connaissances générales que nous pouvons avoir en écophysiologie sur l'effet de la sécheresse sur le fonctionnement des arbres. L'irrigation permet de réduire fortement le stress hydrique édaphique subi par les arbres au cours de l'été et montre combien les arbres des 3 espèces sont stressés par le manque d'eau naturel.

Hypothèse (2): La disponibilité en eau des arbres est elle-même dépendante des interactions positives (facilitation, différentiation de niche) ou négatives (compétition) entre les espèces d'arbres en interaction.

Les interactions entre les espèces dans la plantation semblent influencer en effet l'état hydrique et le fonctionnement hydrique et carboné des arbres, et donc potentiellement la disponibilité en eau des arbres. Mais les 3 espèces ne sont pas impactées de façon identique par ces interactions (cf. plus haut).

Les mécanismes à l'origine potentiellement de ces effets (interactions aériennes et souterraines) n'ont pas fait l'objet d'une étude précise dans le cadre de ce projet, mais le sont dans le cadre du programme de thèse de S. Martin-Blangy débutée en novembre 2017, sous la responsabilité de D. Bonal (INRA, UMR Silva) et M. Charru (BordeauxSciencesAgro, UMR ISPA).

#### 6.5 - Dissémination

Les données sur les potentiels hydriques et les modalité d'accès et d'utilisation de l'eau générées dans le cadre du projet BioPICC n'ont pas été valorisées en tant que telles, à ce jour. Elles ont toutefois été utilisées dans les publications issues de la Tâche 1 (Chapitre 3) et le seront prochainement dans d'autres publications en cours de finalisation. Elles seront par ailleurs mises à disposition de l'ensemble des partenaires souhaitant aborder les effets interactifs de la diversité des arbres et du stress hydrique à partir du dispositif ORPHEE (notamment dans le cadre du projet ANR DIPTICC, voir §6.7).

## 6.6 - Ajustements par rapport à la proposition initiale

Le déroulement de l'ensemble de la tâche 4 a été perturbé par le retard d'un an dans la mise en place effective de l'irrigation sur le dispositif ORPHEE.

Il était prévu d'appliquer une méthodologie basée sur le marquage isotopique au deutérium de l'eau du sol (Stahl *et al.* 2013) afin de caractériser la profondeur moyenne d'extraction de l'eau par les arbres. Ce type d'expérimentation consiste à utiliser le deutérium (<sup>2</sup>H, isotope stable de l'hydrogène <sup>1</sup>H) comme traceur de l'eau prélevée par les arbres. Or, il s'est avéré que le sol dans la plantation présente de façon irrégulière, et avec une grande hétérogénéité spatiale, une couche dure (alios) qui ne permet pas d'appliquer cette méthode proprement. En effet, cette méthode consiste à créer artificiellement un gradient vertical de composition isotopique du deutérium de l'eau dans le sol, qui doit être homogène dans toute la plantation afin de pouvoir interpréter le signal isotopique de l'eau prélevée par les arbres. Afin de discuter des différences d'accès à la ressource hydrique, nous avons donc dû nous limiter aux interprétations des résultats de potentiel hydrique de base. Nous avons répété ces mesures sur 3 années, au lieu d'une seule année comme initialement prévu, afin de renforcer nos observations et prendre en compte la variabilité temporelle de ces profondeurs de prélèvement.

## 6.7 - Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche

Le projet ANR DIPTIC (2017-2020) bénéficiera des résultats apportés par le projet BIOPICC. La continuité des travaux entre ces deux projets sera assurée par le fait que les mêmes équipes de recherche sont impliquées. Les résultats préliminaires fournis par le projet BIOPICC seront d'autant mieux valorisés qu'ils représenteront l'état initial du comportement des arbres vis à vis de la ressource en eau avant la mise en place effective de l'irrigation. Ainsi, alors que le projet BIOPICC n'avait pour ambition de n'aborder *que* les effets de la diversité des arbres sur leur *résistance* au stress hydrique, combinés avec les résultats du projet DIPTICC, ils permettront d'aborder également les effets de la diversité des arbres sur leur *résilience* suite à un épisode de stress hydrique.

## 6.8 - Références

Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD (1993) Stable isotopes and plant-carbon water relations, Ac. Press Inc.

Leavitt SW, Long A (1986) Stable-carbon isotope variability in tree foliage and wood. Ecology 67:1002-1010

## 7 - Effets de la contrainte hydrique sur la relation diversité-productivité

#### Partenaires:

- UE0570 Forêt Pierroton (INRA), 69 route d'Arcachon, 33612 Cestas Cedex Céline MEREDIEU (CR), Patrick Pastuszka (IR), Frédéric BERNIER (IE), Bernard Issenhuth (TR)
- UMR1202 BIOGECO (INRA-Univ. de Bordeaux), 69 route d'Arcachon, 33612 Cestas Cedex Maude TOÏGO (Post-doc), Bastien CASTAGNEYROL (CR), Hervé JACTEL (DR)
- UMR5175 CEFE (CNRS-Univ. Montpellier-EPHE), 1919 rte de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5 Xavier MORIN (CR)

#### 7.1 - Contexte de la tâche

Les mécanismes qui sous-tendent la relation diversité-productivité (complémentarité, facilitation et interactions compétitives) sont connus depuis longtemps (Vandermeer 1989). Pourtant, les déterminants biotiques et abiotiques de cette relation restent à définir (Forrester et al 2014). Dans un contexte de changement climatique il apparait non seulement essentiel de définir l'influence des événements de sécheresse et de l'herbivorie sur l'effet du mélange d'essences sur leur productivité mais aussi celle de la structure et de la composition du peuplement, deux variables sur lesquelles le gestionnaire peut agir.

Ainsi l'effet du mélange sur la productivité des essences est souvent asymétrique et la bibliographie révèle qu'un effet positif du mélange d'essences sur la productivité totale du peuplement est la résultante d'effets dont le sens et la magnitude diffèrent selon les essences associées (Lu et al 2016). L'effet du mélange d'essences est aussi dépendant de la maturité et de la structure du peuplement (Condes et al 2013). Ainsi, la plupart des études comparent des peuplements purs et mélangés toute chose égale par ailleurs, pour éviter les biais liés aux conditions abiotiques et biotiques dans lesquelles ils se trouvent. En particulier la densité est maintenue à des niveaux comparables entre les peuplements purs et mélangés. Cette condition de densité équivalente entre peuplements pur et mélangé est obtenue dans le cas de la substitution d'une essence par une autre.

Pour des questions de gestion forestière, on peut cependant s'intéresser à l'effet de l'addition d'une seconde espèce dans une monoculture de faible densité. Les objectifs appliqués sont le maintien de la production de l'essence cible et l'obtention de nouveaux services associés au mélange des essences (Gamfeldt et al 2014).

Ce projet repose sur un dispositif expérimental, ORPHEE (décrit ci-dessous), pour lequel les dimensions (circonférence et hauteur) des arbres sont mesurées après chaque saison de végétation. Ces mesures permettent de calculer la croissance et la production des peuplements dans différentes conditions de mélanges d'espèces, de densité et de disponibilité en eau. Ces données ont également été utilisées pour calibrer un modèle de dynamique forestière, ForCEEPS, permettant la réalisation de simulations à long terme.

Après 9 années d'expérimentation (en 2016) les chênes, qui sont des essences à croissance lente par rapport aux pins et aux bouleaux, sortent à peine de la strate herbacée (Figure 5.5). Nous avons donc mis l'accent sur l'étude de la croissance du pin maritime et du bouleau verruqueux en 2014 avant l'irrigation et en 2016 après la mise en place de l'irrigation estivale du dispositif Orphée. En particulier nous avons étudié : les effets de la substitution d'une essence en monoculture par une autre essence (les mélanges sont comparés à des monocultures qui ont un nombre de tiges identique) et les effets de l'addition hétérospécifique d'une essence dans une monoculture (les mélanges sont comparés à des monocultures qui ont une densité totale de moitié inférieure, mais de même nombre de tiges dans les deux peuplements pour l'essence cible considérée). Pour comprendre les effets du mélange d'essence sur la croissance des peuplements, les analyses ont aussi bien été conduites au niveau arbre qu'au niveau peuplement.

## 7.2 - Hypothèses testées

- (1) La productivité des parcelles en mélanges est meilleure que la moyenne de productivité des monocultures correspondantes (i.e. overyielding, Loreau and Hector 2001);
- (2) L'intensité de la réponse des arbres à la composition des mélanges varie selon l'essence concernée, la structure et le niveau de densité du peuplement.

## 7.3 - Moyens mis en oeuvre

#### Suivi dendrométrique de l'ensemble du dispositif ORPHEE et choix d'échantillonnage

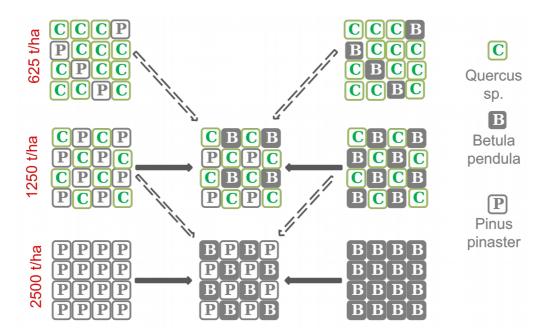
Pendant le projet Biopicc, le protocole expérimental de mesures dendrométriques a porté sur les 36 arbres du centre des placettes (sur 6 des 10 lignes centrales des placettes, les 2 lignes de part et d'autre sont considérées comme des bordures et leurs arbres sont exclus des mesures). Ce protocole est résumé dans le Tableau 7.1.

Tableau 7.1 ● Récapitulatif des échantillonnages d'arbres pour les mesures dendrométriques (H : hauteur totale, C : Circonférence à 1.30 m, D : diamètre à 1.30 m)

Date mesures	Millésime	Age	B. pendula + P. pinaster	Quercus sp.
Février 2015	2014	7	H + 7CH ou H+11CH sur 36 (11CH = C et H des 7 arbres au centre + des 4 arbres des angles pour les placettes 1 et 5 de monoculture)	H sur 36
Février 2016	2015	8	C + 7CH ou C+11CH sur 36 (11 CH pour les placettes 1, 5, 6, 9, 12, 18, cibles des mesures pour Biopicc)	H sur 36
Février 2017	2016	9	C + 7CH ou C+11CH sur 36 (11 CH pour les placettes 1, 5, 6, 9, 12, 18, cibles des mesures pour Biopicc)	H sur 16 ou 36 (selon placette) Pour Q. robur, H et mesure du D à 1.30 m si possible sur 16 ou 36
Mars 2018	2017	10	C + 7CH ou C+11CH sur 36 (11 CH pour les placettes 1, 5, 6, 9, 12, 18, cibles des mesures pour Biopicc)	H sur 16 ou 36 (selon placette)  Pour Q. robur, H et D à 1.30 m si possible sur 16 ou 36

Le projet a permis de mesurer pendant quatre années supplémentaires l'ensemble du dispositif (n = 256 parcelles) avec un accent particulier sur les placettes comprenant du Pin, du bouleau et du Chêne pédonculé. L'utilisation des relations d'allométrie disponibles pour le pin et le bouleau nous a permis de travailler également sur le volume total aérien (Deleuze et al. 2014).

En 2016 les chênes sont confondus avec la strate herbacée compte tenu de leur hauteur (Chapitre 3) ; la strate arborée est donc constituée uniquement des pins et des bouleaux. Ces différences de croissance nous ont permis d'étudier l'effet du mélange d'essence à différents niveaux de densité (la densité totale du peuplement est définie comme la somme des pins et des bouleaux dans la strate arborée). Le design du dispositif ORPHEE permet d'analyser 96 parcelles regroupant 6 000 arbres répartis en plantations équiennes pures ou mélangées : des placettes à forte densité (2500 t/ha), à densité intermédiaire (1250 tiges/ha) et à faible densité (625 tiges/ha) (Figure 5.1). La comparaison des modalités 2 à 2 de la production totale des peuplements et des hauteurs et circonférences moyennes des arbres d'une essence par parcelle permet de dégager les effets de l'addition et la substitution d'une essence à deux niveaux de densité.



**Figure 5.1** ● Schéma expliquant les niveaux de densité des pins et des bouleaux dans les placettes suivant le mélange et les comparaisons effectuées : flèches pleines substitution, flèches pointillées addition hétérospécifique.

Pour mesurer l'effet du mélange d'essence sur leur production nous avons calculé deux indices : le premier détermine si la production des essences en mélange est supérieure ou inférieure à la moyenne des productions des essences en peuplements pur (appelé effet du mélange). Le deuxième indice compare la production des essences en mélange par rapport à celle de l'essence la plus productive en monoculture (appelée effet du mélange transgressif).

Les analyses statistiques se sont faites à l'échelle du peuplement et de l'arbre grâce à l'utilisation d'une série de modèles linéaires généralisés à effets mixtes avec le bloc en effet aléatoire pour tenir compte de la variabilité entre bloc (et un effet aléatoire au niveau de la placette pour les analyses au niveau de l'arbre). Les variables de réponse qui ont été analysée au niveau peuplement sont : les deux indices intégrateurs de l'effet du mélange sur la production totale et au niveau individuels les deux variables réponses utilisées sont la circonférence et la hauteur des pins et des bouleaux.

## Intégration des résultats dans le modèle de croissance à long terme ForCEEPS

Une des critiques inhérentes faites aux expérimentations forestières est de ne pas pouvoir estimer la robustesse des effets trouvés sur le long terme. De plus, la diversité des communautés affecte la productivité des écosystèmes. Elle peut aussi conduire à une réduction de l'herbivorie, via le phénomène de résistance par association (voir Tâche 1, Chapitre 3). Ainsi les peuplements de pins mélangés avec des bouleaux seraient moins impactés par les chenilles processionnaires dans les Landes, au moins pendant les premières années après la plantation simultanée des pins et des bouleaux. Mais là encore, il est difficile d'estimer la persistance des effets sur le long terme.

Nous avons cherché à pallier ces limites en utilisant une approche originale basée sur un modèle de dynamique forestière, le modèle ForCEEPS (FORest Community Ecology and Ecosystem ProcesseS, Morin, Bugmann et de Coligny, <a href="http://capsis.cirad.fr/capsis/help\_en/forceeps">http://capsis.cirad.fr/capsis/help\_en/forceeps</a>, développé grâce au projet Distimacc [BGF-ECOFOR]) Plus précisément, nous avons testé l'effet du mélange sur la productivité des placettes ORPHEE sur le long terme, puis la résistance des pins à l'herbivorie, via des simulations. Pour ce faire, nous avons tout d'abord calibré le ForCEEPS pour les conditions d'ORPHEE (ce qui inclue l'implémentation du pin maritime et du bouleau dans l'ensemble des espèces pour lequel le modèle était initialement calibré). Pour cela nous avons mobilisé les données acquises sur le dispositif ORPHEE et des données dendrométriques Pin maritime mesurées dans un dispositif SYLCOOP situé dans le même domaine forestier

et pour le bouleau mesurées dans le réseau Islandes. Puis nous avons implémenté un module d'herbivorie dans le modèle, grâce aux données et aux équations disponibles dans l'unité BioGeCO (Damestoy, 2016). Ensuite, des simulations ont été réalisées pour prédire la productivité des forêts de pins et de bouleaux, pour tester i) si les patrons observés dans l'expérimentation étaient retrouvés dans les simulations, puis ii) si les effets liés au mélange persistaient dans le futur, en prenant en compte le changement climatique ou non. Enfin, en utilisant le nouveau module d'herbivorie, nous avons testé l'effet des impacts de la chenille en comparant notamment les mélanges pin-bouleau et peuplements purs de pins.

## 7.4 - Résultats obtenus et interprétations

## Analyse des données de croissance : fin 2014 puis fin 2016 pour mettre en évidence les contraintes hydriques sur la relation diversité –productivité

#### La relation diversité-productivité : effet de la composition et de la structure du peuplement

<u>Cas de la substitution</u>: Les indices de l'effet du mélange indiquent d'une part que la production du mélange pin-bouleau est plus importante que la production moyenne des essences en monoculture, cet effet positif est significatif seulement au niveau densité intermédiaire (Figure 7.4). D'autre part le mélange est moins performant que le pin en monoculture à densité équivalente (Figure 7.2, Figure 7.4. L'effet positif du mélange d'essence à densité intermédiaire est la résultante d'effets antagonistes au niveau des essences : la circonférence des pins est augmentée en mélange par rapport au peuplement pur alors qu'elle est diminuée pour les bouleaux (Figure 7.2). La substitution n'a pas d'effet sur les hauteurs.

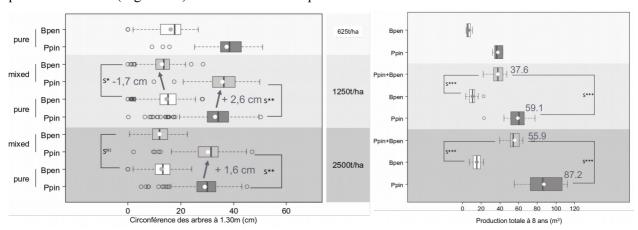


Figure 7.2 ● Distribution des circonférences et des volumes totaux en 2014 des pins et des bouleaux en peuplement purs et mélangés à 625t/ha, 1250t/ha et 2500t/ha. Les points correspondent à la valeur moyenne, les barres verticales en gras correspondent à la médiane, les boites contiennent 50% des données, les traits verticaux de part et d'autre des boites s'étendent d'une fois et demi l'écart-type de la distribution. La significativité des effets est indiquée par des étoiles (\* 0.1> p.values >=0.05 ;\*\*\* p.values<0.001). A gauche, tests pour la Substitution (S) du bouleau ; à droite tests pour le pin.

<u>Cas de l'addition</u>: L'effet négatif du mélange indique que la production du mélange est toujours plus faible que la productivité moyenne des monocultures quelle que soit la densité. En revanche la production du mélange pin-bouleau n'est pas significativement différente de celle des peuplements purs de pin (Figure 5.4). Au niveau arbre, l'effet négatif du mélange s'explique par une diminution forte de la circonférence du bouleau (environ -20%) et une diminution faible pour les pins (-4% à densité intermédiaire uniquement) (Figure 7.3). Il n'y a pas d'effet de l'addition sur les hauteurs des arbres.

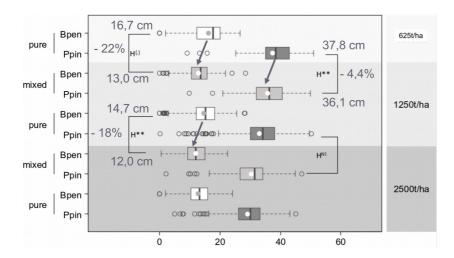


Figure 7.3 ● Distribution des circonférences en 2014 des pins et des bouleaux en peuplement purs et mélangé. Les points correspondent à la valeur moyenne, les barres verticales en gras correspondent à la médiane, les boites contiennent 50% des données, les traits verticaux de part et d'autre des boites s'étendent d'une fois et demi l'écart-type de la distribution. La significativité des effets est indiquée par des étoiles (\* 0.1> p.values >=0.05;\*\*\*\* p.values<0.001). A gauche, tests pour la Substitution (S) du bouleau; à droite tests pour le pin.

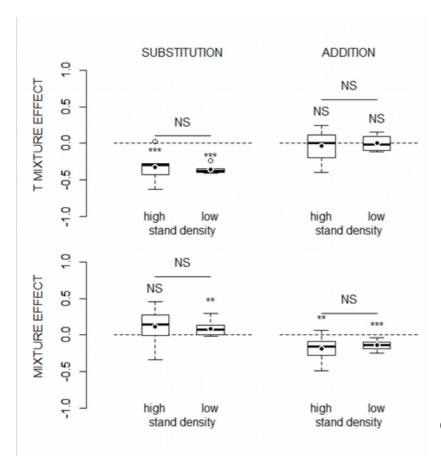


Figure 7.4 ● Effet transgressif du mélange et effet du mélange en cas de substitution et d'addition à densité variée. Niveau de signification à 5% indiqué avec des étoiles (\*\* 0.01> p-values >0.001; \*\*\* p-values>0.001; NS non significatif).

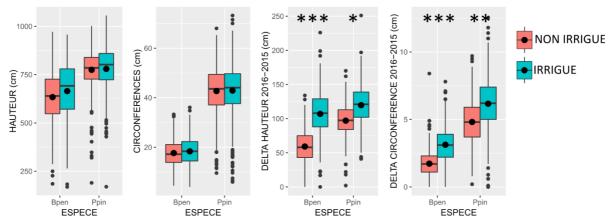
Conclusion: La substitution d'une essence par une autre induit un effet positif du mélange d'essence à densité intermédiaire. Cet effet positif s'explique par un avantage compétitif du pin sur le bouleau. Cependant, l'effet du mélange n'est pas significatif avec une densité du peuplement plus forte. Concernant l'addition hétérospécifique, le mélange est aussi productif que les peuplements purs de pins de densité de moitié inférieure : ceci indique que les pertes de production des essences liées à l'apparition d'une compétition interspécifique sont compensées au niveau peuplement par la production du bouleau. Nous

pouvons également noter que les pertes en circonférence des pins ne sont significatives qu'à densité intermédiaire.

#### L'effet du mélange sur les dimensions des arbres est dépendant de la disponibilité en eau

#### Effet de l'irrigation sur les dimensions et les accroissements des arbres.

Fin 2016, les pins et les bouleaux dominent toujours largement les chênes (Figure 3.8) avec 7.80 m de haut pour les pins, 6.48 m pour les bouleaux, et une hauteur moyenne inférieure à 2m pour les trois chênes : 1.78 m pour les chênes verts, 1.42 m pour les chênes pédonculés et 1.38 m de haut pour les chênes tauzins. Après deux années d'irrigation, les différences de hauteurs et de circonférences des pins et des bouleaux entre condition irriguée et non irriguée ne sont pas significativement différentes de zéro (Figure 7.4). Cependant les accroissements en hauteur et en circonférence en 2016 sont plus élevés en condition irriguée qu'en condition non irriguée (Figure 7.4). L'irrigation sur le dispositif constitue bien une levée du stress hydrique et les écarts de hauteurs et de circonférences entre les deux modalités devraient se creuser dans les années à venir.



**Figure 7.4** ● Distribution des dimensions des pins et des bouleaux fin 2016 et des accroissements 2015-16 correspondants en conditions irriguées et non-irriguées. Les points correspondent aux valeurs moyennes, les barres horizontales en gras correspondent aux médianes, les boites contiennent 50% des données, les traits verticaux de part et d'autre des boites s'étendent d'une fois et demi l'écart-type de la distribution. La significativité des effets est indiquée par des étoiles (\* 0.1>p.values>=0.05;\*\* 0.01<p.values<0.001;\*\*\* p.values<0.001).

## Effet de la diversité des arbres sur la croissance du pin et du bouleau : une comparaison entre conditions irriguée et non-irriguée

<u>Cas de la substitution</u>: Aussi bien à forte qu'à densité intermédiaire, l'accroissement 2015-16 en circonférence des pins est augmenté en mélange par rapport au peuplement pur (Figure 7.5). Ces effets ne sont pas modifiés par l'irrigation (Figure 7.5). Sous contrainte hydrique, l'accroissement 2015-16 en circonférence des bouleaux est diminué en mélange par rapport au peuplement pur aux niveaux de densité fort et intermédiaire (Figure 7.5). Ces effets négatifs de la présence de pin sur la croissance du bouleau disparaissent ou sont diminués lorsque la contrainte hydrique est levée (Figure 7.5).

<u>Cas de l'addition</u>: dans les peuplements de pins, l'addition de bouleaux s'accompagne d'une augmentation de l'accroissement 2015-16 en circonférence des pins à forte densité mais pas à densité du peuplement intermédiaire. Ces effets ne sont pas modifiés par l'irrigation (Figure 7.5). L'addition de pins dans des peuplements de bouleaux s'accompagne d'effet négatif sur la croissance des bouleaux à densité intermédiaire uni-

quement. Ces effets négatifs de la présence de pin sur la croissance du bouleau disparaissent lorsque la contrainte hydrique est levée (Figure 7.5).

H : ADDITION CONSPECIFIQUE

S : SUBSTITUTION

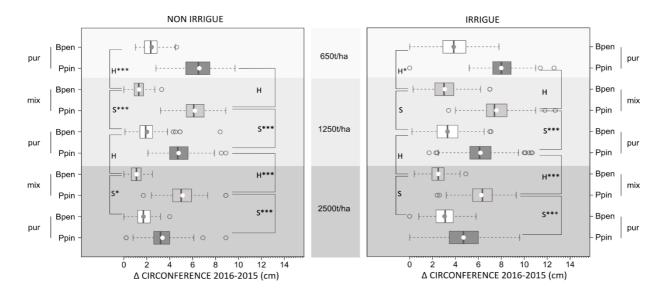


Figure 7.5 ● Distribution des accroissements en circonférence des pins et des bouleaux en peuplement purs et mélangés à 625t/ha, 1250t/ha et 2500t/ha. Les points correspondent à l'accroissement moyen, les barres verticales en gras correspondent à la médiane, les boites contiennent 50% des données, les traits verticaux de part et d'autre des boites s'étendent d'une fois et demi l'écart-type de la distribution. La significativité des effets est indiquée par des étoiles (\* 0.1>p.values>=0.05;\*\*\* p.values<0.001). A gauche, test pour l'Addition (H) et la Substitution (S) du bouleau ; à droite tests pour le pin.

Contrairement aux accroissements en circonférence, les accroissements en hauteur 2015-16 ne sont pas sensibles aux mélanges d'essences quelles que soit les conditions d'irrigation.

Conclusion sur l'effet de l'irrigation : l'irrigation du mois de mai à octobre du dispositif permet de lever la contrainte hydrique sur la croissance des deux essences principales que sont le pin et le bouleau. Mais il est encore trop tôt pour observer des écarts dans leurs dimensions acquises fin 2016 après seulement deux ans de levée de contrainte. De plus cette plus grande disponibilité en eau modifie l'effet du mélange d'essences sur la croissance du bouleau mais pas sur celle du pin qui est une essence bien plus tolérante à la sécheresse. Ces premiers résultats illustrent le fait que le rôle tampon du mélange des essences face au risque de sécheresse est dépendant de l'identité des espèces en mélange et vraisemblablement de leur tolérance à la sécheresse.

## Intégration des résultats dans le modèle de croissance à long terme ForCEEPS

Les simulations ont tout d'abord confirmé les résultats expérimentaux en montrant un effet de diversité initial négatif ou neutre sur la productivité. Cependant, des effets positifs du mélange sur la productivité des pins ont émergé après 6 ans et se sont maintenus sur le long terme (Figure 7.6). Les simulations n'ont toutefois pas montré de différence entre les scénarios avec et sans changement climatique.

Les simulations considérant l'effet de la chenille processionnaire ont confirmé que cet herbivore réduit la croissance des pins, comme attendu. La modélisation de la croissance des pins en monoculture et en mélange au-delà du temps du projet BioPICC suggère que les bénéfices du mélange se maintiennent quelques années après que les pins passent au-dessus des bouleaux. Ce bénéfice retardé peut s'expliquer par une meilleure croissance initiale des pins en mélanges du fait de la réduction des attaques par la chenille processionnaire.

Toutefois, après 50 ans, les différences de biomasse à l'hectare entre monocultures et mélanges sont du même ordre, en présence ou en absence de processionnaires (6,3 et 6,5 t.ha-1 de moins en mélange en comparaison des monocultures). Il est cependant remarquable que pour le pin les biomasses finales soient relativement comparables en mélange et en monoculture malgré une différence de densité initiale de 50 %.

Les données empiriques et les résultats des simulations mathématiques montrent donc que le mélange a un effet positif sur la croissance des pins. La présence de chenilles a un effet négatif sur la croissance des pins, atténué par la présence du bouleau, mais relativement faible. Ce genre de modélisation semble donc un outil prometteur pour l'étude des interactions plante-herbivore. De plus, l'ajout récent d'un module de gestion dans ForCEEPS devrait permettre de tester si des mesures de gestion appropriées pourraient permettre de maximiser l'effet du mélange sur la résistance à l'herbivorie.

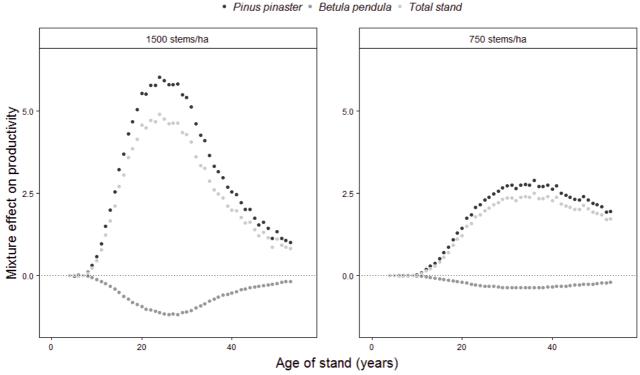


Figure 7.6 ● Résultats de la simulation des effets du mélange sur la croissance à long terme des pins et des bouleaux pour deux densités initiales. L'axe des ordonnées représente la différence entre la productivité de chaque espèce ou du mélange observée par rapport à la productivité attendue, à densité équivalente de chaque espèce, sous l'hypothèse nulle selon laquelle le mélange n'a aucun effet sur la productivité.

#### 7.5 - Dissémination

#### Publications scientifiques (en prep)

Morin, X., Castagneyrol, B., de Coligny, F., Damestoy, T., Jactel, H., Meredieu, C. (in prep.) Diversity effects on the productivity of maritime pines in mixed stands with birches: a case study using a forest dynamics model (soumission à un numéro spécial de *Annal of Forest Sciences*)

Toïgo, M., Castagneyrol, B., Jactel, H. Morin, X., Meredieu, C. (in prep.) Disentangling the effects of species addition and substitution in young mixed stands from plantation (soumission à Forest Ecology and Management)

#### Rapports de stage

- Thomas DAMESTOY (Master 2, 6 mois, 2016) : Étude de l'impact de la processionnaire du pin sur la croissance du pin en fonction de la composition en essences d'arbres de l'écosystème forestier. Effets du mélange pin-bouleau sur la productivité du pin.
- Mélanie HONGSAVANH (Master 2, 6 mois, 2015) : Rôle de la diversité dans la productivité et la stabilité temporelle de parcelles forestières de pins maritimes (*Pinus pinaster*) et de bouleaux verruqueux (*Betula pendula*)

#### Présentations orales

- Damestoy, T. 2017. Survie et croissance des arbres dans les peuplements mélangés attaqués par un ravageur. Séminaire Biopicc du 10 janvier 2017, Cestas
- Toïgo M., Meredieu C. 2017. Croissance en hauteur et diamètre du mélange Pinus pinaster-Betula pendula au stade jeune. Séminaire Biopicc du 10 janvier 2017, Cestas
- Toïgo M., Castagneyrol B., Jactel H., Meredieu C. 2018. Production du bouleau et du pin maritime en mélange au stade jeune : substitution et addition d'essences dans le massif landais. Journées Caqsis 26 au 28/03/2018 Clermont Ferrand

#### Autres formes de dissémination

Les données dendrométriques ont été confiées à une autre équipe de recherche au Canada (Université Laval) dans le cadre du réseau TreeDivNet.

## 7.6 - Ajustements par rapport à la proposition initiale

La dernière mesure dendrométrique permettant de recueillir les dimensions acquises par les arbres fin 2017 a été réalisée en mars et avril 2018 après dégagement du dispositif. Ces mesures ne sont pas disponibles à la date de ce rapport car elles n'ont pas encore fait l'objet de la curation nécessaire à leur mise à disposition. Néanmoins, elles ont été acquises sans souci majeur conformément aux engagements. Toutes les analyses ainsi que la calibration du modèle ont été menées à bien.

## 7.7 - Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche

Ce dispositif et les mesures dendrométriques réalisées et à venir seront mis à disposition de tous programmes de recherche. Ainsi, le projet ANR Dipticc (2017 -2020) bénéficie déjà de ce dispositif. Un projet ANR (porté par Bastien Castagneyrol, INRA et Sergio Rasmann, U. Neuchatel) a été déposé en avril 2018 et se propose de prolonger les travaux menés dans le cadre du projet BioPICC en incluant notamment la réponse des champignons pathogènes à l'irrigation et à la diversité des arbres, et leurs effets sur la croissance des arbres et leur résistance aux herbivores.

#### 7.8 - Références

- Condés, S., Del Rio, M., Sterba, H., 2013. Mixing effect on volume growth of Fagus sylvatica and Pinus sylvestris is modulated by stand density. Forest Ecology and Management 292, 86–95. <a href="https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.013">https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.013</a>
- Deleuze, C., Morneau, F., Renaud, J. P., Vivien, Y., Rivoire, M., Santenoise, P., Longuetaud, F., Mothe, F. Hervé, J.C., Vallet, P. 2014. Estimer le volume total d'un arbre, quelles que soient l'essence, la taille, la sylviculture, la station. Rendez-vous techniques ONF 44, 22-32.
- Forrester, D.I., 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: from pattern to process. Forest Ecology and Management 312, 282–292.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F.,

- Moen, J., Bengtsson, J., 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. Nature Communications 4, 1340. <a href="https://doi.org/10.1038/ncomms2328">https://doi.org/10.1038/ncomms2328</a>
- Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature 412, 72–76. <a href="https://doi.org/10.1038/35083573">https://doi.org/10.1038/35083573</a>
- Lu, H., Mohren, G.M.J., den Ouden, J., Goudiaby, V., Sterck, F.J., 2016. Overyielding of temperate mixed forests occurs in evergreen–deciduous but not in deciduous–deciduous species mixtures over time in the Netherlands. Forest Ecology and Management 376, 321–332. <a href="https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.032">https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.032</a>

Vandermeer, J.H., 1992. The ecology of intercropping. Cambridge University Press.

## 8 – Conclusions et perspectives pour la recherche et la gestion forestière

### 8.1 – La gestion du stress hydrique, un enjeu majeur

L'ensemble des résultats obtenus dans le cadre du projet BioPICC confirment la complexité des processus sous-tendant la relation diversité-productivité. En particulier, le résultat le plus marquant du projet BioPICC est que la majorité des effets directs et indirects de la diversité des arbres sur la croissance des arbres et les processus associés sont dépendants du stress hydrique et peuvent être indirectement sous l'influence du sous bois. Nos résultats sont par conséquent en accord avec le nombre croissant d'études indiquant que la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes ne peut pas être interprétée indépendamment de l'environnement abiotique servant de cadre aux interactions biotiques (Paquette et al. 2017, Ratcliffe et al. 2017, Castagneyrol et al. 2018).

Bien que le système d'irrigation permettant de contraster le fonctionnement des parcelles expérimentales entre conditions stressantes et conditions témoin (ici, irriguées) n'ait été opérationnel que tardivement, nos résultats indiquent clairement que la gestion de la réponse des arbres au stress hydrique devrait être un priorité pour la gestion forestière. En effet, dans le cas du bouleau, nous avons montré que non seulement, les arbres stressés sont plus sensibles aux herbivores que les arbres non stressés, mais qu'en plus, dans ces conditions stressantes, la diversité des arbres conduit à une augmentation des dégâts causés par les insectes herbivores (Chapitre 3). Nous avons en outre constaté que les paramètres climatiques sont susceptibles d'annuler, de renforcer, voire d'inverser l'effet de la diversité en essences sur les herbivores au travers de leurs ennemis naturels, au premier rang desquels les oiseaux (Chapitre 4). A ce titre, le sous bois semble avoir joué un rôle essentiel dans les interactions proies-prédateur et pourrait être un levier de gestion à mieux considérer dans le futur.

Il est probable que ces effets interactifs du stress hydrique, des herbivores et de la diversité des arbres aient un impact négatif sur la croissance des arbres sur le long terme. Dans ce contexte, nous avons montré que l'impact de l'irrigation en 2016 sur la croissance du Pin maritime est plus faible que pour le bouleau pour lequel cette levée du déficit hydrique modifie fortement la croissance (Chapitre 7). Considérant les dimensions acquises en 2016 après deux ans d'irrigation et l'absence de différence de dimensions, nous pouvons dire que les deux périodes de sécheresse à ce stade n'ont pas affectée les deux espèces mais la poursuite de la levée du stress hydrique devrait accentuer rapidement les différences entre modalités irriguée et non irriguée et ce d'autant plus vite chez le bouleau. Comme préconisé en gestion, nous confirmons que le bouleau doit être réservé aux stations les moins sèches du massif au risque de constater de forte mortalité (10% dans le dispositif ORPHEE) et une faible croissance.

Le projet BioPICC a contribué à démêler les effets directs (Chapitre 7) et indirects de la diversité des arbres sur leur croissance en intégrant la réponse des niveaux trophiques supérieurs que sont les herbivores (Chapitre 3) et leur prédateurs (Chapitre 4) dans une approche empirique (Chapitres 3 et 4) complétée par un travail de modélisation (Chapitre 7). Nous avons ainsi montré que les herbivores répondent non seulement à la diversité des arbres, mais également qu'ils sont susceptibles d'altérer l'expression des effets directs de la diversité des arbres sur la productivité (Chapitre 7). Toutefois, les niveaux de dégâts d'insectes observés dans le cours du projet BioPICC se sont avérés faibles, en particulier pour les deux essences feuillues. S'il est attendu que même de faibles niveaux de défoliation puissent avoir sur le long terme des conséquences négatives sur la croissance des arbres, il est probable qu'en conditions normales les effets indirects de la diversité des arbres sur la productivité des forêts faisant intervenir la plus ou moins grande résistance ou susceptibilité vis-à-vis des insectes herbivores aient une importance quantitative modérée au regard d'autres facteurs tels que la compétition pour la lumière ou pour l'eau. Toutefois, il faut rappeler ici que le dispositif ORPHEE est un dispositif encore jeune et que, comme le suggèrent les résultats de nos travaux de modélisation, même des effets modérés sur les stades jeunes peuvent avoir des conséquences notables à long terme sur la dimension des arbres en peuplements purs vs. en mélange.

L'ensemble des résultats du projet BioPICC confirment, si besoin était, que **les effets de la diversité** des arbres sur la productivité des forêts font intervenir des processus indirects s'inscrivant dans le temps long. Nous avons montré le rôle protecteur du bouleau vis à vis de la processionnaire du chêne pendant les premières années de croissance des arbres. En effet, depuis la plantation, la croissance en

diamètre du pin et du bouleau est toujours contrastée au bénéfice du pin maritime tout comme les niveaux de mortalité (non présenté dans ce rapport). En revanche, la croissance en hauteur du bouleau a été plus dynamique que celle du pin pendant les 6 premières années, puis le pin a dépassé le bouleau quelles que soit les modalités. Pendant ces 6 premières années, les pins ont été significativement moins attaqués par les chenilles processionnaires car les bouleaux exerçaient un effet de masquage physique et chimique, réduisant la capacité des papillons femelles de processionnaire à localiser et à atteindre les pins. Toutefois, si l'effet protecteur des bouleaux s'est maintenu les premières années, il a diminué au moment où les pins ont dépassé les bouleaux. Il serait possible de prolonger ces effets dans le temps en retardant la date d'installation des pins par rapport à la date de plantation des bouleaux (de sorte que ces derniers demeurent plus longtemps de taille plus haute que les pins). De même des travaux précédents de l'équipe ont montré un effet de réduction des attaques de processionnaire sur les pins situés en arrière de haies de feuillus (incl. des bouleaux) : le maintien à long terme de ces haies, de haute stature, pourrait permettre de prolonger la durée de protection vis-à-vis des attaques de processionnaire. Des essais de pré-développement faisant varier la composition (différentes essences feuilles) et l'épaisseur de ces haies sont d'ailleurs menés dans le cadre du GIS Pin maritime du futur.

Enfin, les premiers résultats obtenus sur la végétation du sous bois et la décomposition des litières renforcent l'idée selon laquelle la dynamique des relations entre canopée, sous bois et litières pourrait différer entre peuplements purs et peuplements mélangés, en particulier en fonction de la présence d'essences particulièrement structurantes comme le pin et le bouleau. Il ressort clairement de nos résultats que la quantification de la compétition entre la strate arborée et la strate herbacée représente un enjeu majeur pour la compréhension des processus sous tendant la relation diversité productivité. C'est particulièrement le cas dans les milieux contraints dans lesquels le stress hydrique est un facteur majeur structurant les communautés biologiques et les interactions biotiques.

Au final, il apparaît clairement que malgré le caractère jeune de la plantation et le fait que l'irrigation n'ait été opérationnelle qu'à partir de 2015, une dynamique de différenciation de la biodiversité d'une part et des processus écosystémiques d'autre part est déjà à l'œuvre sur le dispositif ORPHEE. Pour autant encourageantes qu'elles soient pour la recherche, ces tendances ne permettent pas de conclure de manière définitive, pour des arbres de cet âge, que privilégier des peuplements avec une forte diversité en espèces, en comparaison avec des peuplements purs de Bouleaux, Pins ou Chênes, permettrait d'assurer une meilleure tolérance de la sécheresse subie chaque été ou serait de nature à renforcer la résistance des arbres vis à vis des insectes herbivores. Mais il faut également souligner qu'à l'inverse, à l'exception notable des bouleaux dans les parcelles non irriguées, les mélanges ne montrent pas non plus d'effet globalement négatif sur les fonctions écosystémiques : il n'y a donc pas de raison à ce stade-là de vouloir les exclure des modes de gestion, s'ils permettent d'obtenir d'autres types d'effets positifs dans un futur proche.

## 8.2 - Le cas particulier du mélange pin-bouleau

Les résultats du projet BIOPICC montrent clairement comment la substitution du pin maritime par le bouleau, ou l'addition du bouleau dans des peuplements peu denses de pin maritime, peuvent favoriser la croissance de ces peuplements mélangés et améliorer leur résistance aux attaques d'insectes ravageurs, comme la processionnaire du pin, au moins pendant les premières années faisant suite à la plantation. Un message concernant le rôle fonctionnel du bouleau dans les forêts mélangées doit donc être élaboré à destination des gestionnaires forestiers. Cela est d'autant plus important que, dans le contexte français, le bouleau est le plus souvent considérée comme une essence secondaire, voire négligeable, et que la filière de valorisation des ressources ligneuses à base de bouleau est quasi-inexistante.

Pour informer les acteurs de la filière forêt-bois des intérêts socio-économiques du bouleau, nous avons proposé un projet d'étude bibliographique à des étudiants de l'école d'agriculture de Bordeaux (BSA). Malheureusement le rendu n'a pas été à la hauteur de nos espérances, tout au moins d'une qualité insuffisante pour donner lieu à une publication dans une revue professionnelle. Nous avons donc entrepris une autre démarche, engageant une collaboration avec l'IFGN/IFN afin d'utiliser les données de l'inventaire forestier pour informer les gestionnaires du potentiel de services écosystémiques rendus par le bouleau en forêt française. Nous avons ainsi convenu de recenser l'ensemble des placettes d'inventaire en peuplement pur de pin maritime ou pur de bouleau (surface terrière supérieure à 75%) et en peuplement bispécifiques pin

maritime – bouleau (minimum 15% de surface terrière pour chacune des deux essences, total des deux > 75%) afin de constituer une base de données dendrométriques (incluant le bois mort) et floristiques, dans les sylvo-éco-régions où elles sont présentes. Ces données seront ensuite analysées de façon à construire des proxys de fonction ou services écosystémiques (approvisionnement, régulation, biodiversité) qui permettront d'évaluer leur gamme de variation en peuplement purs ou mélangés. Ces statistiques seront complétées par une revue bibliographie des usages du bouleau pour la filière forêt-bois et la bio-économie, sur la base des pratiques actuelles dans le nord de l'Europe, afin de produire une publication de synthèse dans une revue technique (Forêt Entreprise ou les Cahiers Techniques de l'ONF).

## 8.3 - Après BioPICC

Dans le cadre du programme BGF du GIP ECOFOR de nombreux échanges ont été organisés entre les différents partenaires, permettant d'identifier des opportunités de collaboration. En particulier, des points de convergence, tant théoriques que méthodologiques, sont apparus entre les projets BIOPICC et DISTIMACC car ils traitent globalement des mêmes questions de rôle de la diversité des arbres pour le fonctionnement des écosystèmes forestiers et utilisent des approches analogues de comparaison entre peuplements purs vs. mélangés dans un contexte de gradient climatique. Nous avons donc conjointement réfléchi au montage d'un projet commun et eu la chance de le voir financé par l'ANR. Ce projet DiPTiCC (Diversity and Productivity of Trees in the context of Climate Change) va donc permettre la poursuite des études dans les deux plateformes expérimentales cofinancées par ECOFOR, à savoir ORPHEE en Aquitaine (gradient de sécheresse) et BIOPROFOR (gradient de température) dans les Alpes. De plus, il est rapidement apparu au cours du projet BioPICC qu'outre les herbivores, les microbes de la phyllosphère pouvaient représenter un acteur majeur de la relation diversité-productivité en forêt. C'est dans cet optique d'un projet ANR associant partenaires français et suisses a été déposé en avril 2018 (Tree diversity effects of forest resistance to multiple interactive stresses). L'un des enjeux majeurs de ces nouveaux projets est le passage des patterns aux processus, avec un focus particulier sur les traits foliaires et les mécanismes d'utilisation des ressources en lumière, eau et nutriments pour mieux comprendre les phénomènes de croissance des arbres et de productivité des forêts mélangées. Une autre avancée importante est la prise en compte des processus écologiques souterrains, impliquant notamment la décomposition des litières, la croissance des racines, les interactions symbiotiques avec les mycorhizes. Le suivi de l'impact des insectes herbivores sur la croissance des arbres sera poursuivi sur ORPHEE et étendu à BIOPROFOR en appliquant les mêmes protocoles. De même le modèle de fonctionnement des forêts mélangées à base de processus ForCEEPS sera affiné pour permettre de simuler les effets à long terme du changement climatique sur la productivité des forêts pures ou mélangées. Ces projets sont bâtis sur les méthodes développées pendant le projet BioPICC et permettront en outre de prolonger les travaux initiés et de valoriser les résultats en cours d'analyse.

Fin du rapport