



Ecologie de la résistance des plantes aux attaques d'insectes herbivores

Bastien Castagneyrol

► To cite this version:

Bastien Castagneyrol. Ecologie de la résistance des plantes aux attaques d'insectes herbivores. Interactions entre organismes. Université de Bordeaux, 2020. tel-03276155

HAL Id: tel-03276155

<https://hal.science/tel-03276155>

Submitted on 1 Jul 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Ecologie de la résistance des plantes aux attaques d'insectes herbivores

Mémoire pour le Diplôme de l'Habilitation à Diriger des Recherches

Présenté à l'Université de Bordeaux
Ecole Doctorale Sciences et Environnement
par

Bastien Castagneyrol

Chargé de recherche
INRAE UMR 1202 BIOGECO

Soutenu le 30 juin 2020 devant la commission d'examen formée de :

Emmanuelle Porcher (MNHN)

Sergio Rasmann (Université de Neuchâtel)

Philippe Tixier (CIRAD)

Marie Laure Desprez-Loustau (INRAE)

David Giron (CNRS)

Rapportrice

Rapporteur

Rapporteur

Examinatrice, Présidente

Examineur

Table des matières

Pardon, merci, bisou.....	4
« Me Myself and I ».....	9
Cursus.....	9
Projets de recherche.....	10
Encadrement scientifique.....	11
Productions scientifiques.....	13
Activités et responsabilités collectives.....	23
Enseignement.....	24
De quoi parle-t-on ?.....	26
L'enfer, c'est (pas toujours) les autres.....	32
Résistance et susceptibilité par association.....	33
Un équilibre subtil.....	39
Les mains dans le cambouis.....	40
« Ce que j'en sais, c'est que j'en suis là ».....	65
Boîte à outils et terrains de jeux.....	67
ORPHEE, l'Observatoire Régional de la Phénologie.....	68
TreeDivNet, Tree Diversity Network.....	68
Bien, mais peut mieux faire.....	70
« C'est quand qu'on va où ? ».....	76
Ma plante, ma bataille.....	77
Chaud (et sec) devant !.....	81
« Et maintenant, que vais-je faire ? ».....	85
Quand le climat (et le public) s'emmêlent.....	90
« Engagez vous qu'ils disaient ».....	92
Un bénéfice réciproque en demie-teinte.....	94
La science citoyenne avec les écoles, un cas un peu particulier.....	97
« <i>Oak bodyguards</i> », un partenariat entre écoliers et scientifiques professionnels.....	99
Ce que m'inspire mon expérience de science citoyenne.....	105
Références.....	117
Annexes (articles plus ou moins grand public).....	144
« Je cherche la petite bête ».....	144
Menace sur les marrons glacés : haro sur le cynips du châtaignier !.....	146
« Effet McDo », les forêts aussi.....	149
Biodiversité : et si vous profitez des vacances pour faire de la science citoyenne ?.....	153

Sciences citoyennes : des promesses pas (encore) tout à fait réalisées.....	156
Des chenilles en pâte à modeler pour étudier les effets du climat sur les insectes.....	161
Méta-analyses : de l'art de bien mélanger torchons et serviette.....	165
Fin des pesticides pour les particuliers, misez sur la biodiversité.....	170
Un scientifique ne peut pas se tromper, il le doit !.....	174
« D'après une étude » : cet imparable argument d'autorité !.....	178
The climbing metaphor, or where should we encourage students to send their papers to?.....	185
Résumé.....	191

PARDON, MERCI, BISOU

L'arrêté du 23 novembre 1988 (ça date !) indique que « L'HDR sanctionne la reconnaissance du haut niveau scientifique du candidat, du caractère original de *sa* démarche dans un domaine de la science, de son aptitude à maîtriser une stratégie de recherche dans un domaine ». Je me doute bien qu'il peut être fastidieux de se plonger dans ce genre de lecture qui réclame habituellement une attention soutenue du début à la fin. Plutôt que le classique et formel (1) Introduction, (2) Synthèse de mes travaux, (3) Perspectives de recherche, j'ai opté pour une forme plus détendue, même si en trame de fond, c'est à peu près ce que le lecteur y trouvera. J'ai bien conscience que mon choix de présentation rendra l'évaluation de *mon* travail plus difficile pour mes rapporteurs, mais si je navigue entre des considérations très générales, je les agrmente à ma sauce et les alimente avec des éléments directement issus de mes travaux.

Ça et là, j'illustre mon propos d'anecdotes personnelles. Pourquoi ? Parce qu'il s'agit d'une habilitation à diriger la recherche. Derrière recherche, je mets bien sûr la science avec ses méthodes et ses résultats, mais aussi les gens et les structures qui ont permis d'obtenir ces résultats. Il me paraît important de (re)contextualiser les résultats que je présente, du point de vue de

la réflexion comme des personnes impliquées. D'où les (rares) anecdotes.

J'avoue d'emblée avoir eu quelques difficultés à structurer ce rapport. La principale raison en est une tendance naturelle à l'éparpillement. Je me rassure en me disant que ce n'est pas de la dispersion mais de la saine curiosité. Aussi, j'ai décidé de ne pas présenter la totalité de mes travaux. J'ai pris le parti de faire des interactions plantes – insectes herbivores le fil directeur de ce rapport. Cela rend compte de l'essentiel des travaux sur lesquels je considère avoir été si ce n'est moteur, au moins particulièrement impliqué. Est-ce que ces travaux sont originaux ? Pas tous. Faut il vraiment que tous les travaux soient originaux ? Pas sûr. Il en faut, j'en conviens bien volontiers. Mais je suis de plus en plus amené à penser que la consécration d'un travail original se fait finalement *a posteriori*, par le nombre de travaux moins originaux ayant confirmé les résultats du premier. De ce point de vue là, j'assume pleinement le fait de présenter des travaux qui ne sont pas les plus originaux que l'on puisse imaginer, mais qui ont le mérite d'exister et d'apporter de l'eau aux différents moulins de la science, ou au contraire d'en tarir d'autres, ce qui est aussi important.

Je n'ai malheureusement pas de belle histoire à raconter qui commencerait par « Déjà tout petit je ne me promenais jamais sans une loupe pour observer les petites bêtes ». Ce serait mentir. Et puis, ce n'est pas non plus ce qu'on me demande. Il n'empêche qu'avant d'entrer dans le vif du sujet, j'ai cru comprendre que la contextualisation humaine de la recherche était une sorte de convention sociale. Je me plie donc à la règle tacite. Les travaux que je développe aujourd'hui sont le résultat d'une succession de hasards heureux (pour moi), potentialisés par des interactions profitables (pour moi) avec des gens avec qui j'ai eu plaisir à travailler. Je veux croire qu'il y a eu quelque réciprocité.

Spoiler alert : c'est le moment des remerciements.

Disclaimer : les remerciements, c'est comme un mariage, quand tu commences à élargir le cercle des invités au-delà des deux témoins réglementaires, la machine s'emballe et tu te retrouves à... trop. Ou alors tu assumes de froisser des gens. Je n'assume pas, mais je prends le risque.

J'ai, dans les grandes lignes, les mêmes personnes à remercier que pour ma thèse. C'est tout l'avantage d'officier aujourd'hui dans le même labo qui m'a supporté (on appréciera le double sens de ce mot) à l'époque. C'était aussi toute la difficulté parce qu'il a fallu, pour tout le monde, faire table rase et repartir sur de nouvelles bases. Un grand merci donc à tous mes collègues, jeunes et moins jeunes, enkystés et évaporés, de la regrettée équipe *Entomologie* qui n'est plus ce qu'elle était pour m'avoir mis les coups de pieds aux fesses dont j'avais besoin, et à ceux qui en ont reçu quand j'apprenais le métier de chercheur¹. Un merci non moins grand aux collègues qui ont eu la chance de partager mon bureau et à ceux qui ont eu la chance de ne pas le partager. Merci pour m'avoir mis le pied à l'étrier en m'associant à vos projets. Je regrette que l'ANR n'ait pas financé SUNLIFE, et je remercie BIODIVERSA pour SPONFOREST. Mais dans un cas comme dans l'autre, c'était un plaisir de voir d'autres façons de travailler, et un plaisir d'apprendre à le faire correctement². Je décline aussi le merci en *gracias* pour saluer les collègues et amis venus de l'autre côte des Pyrénées.

Je dois rédiger un paragraphe spécial pour les étudiants (**Figure 1.1**). Oh le vilain mot. Comme il est valorisant pour celui

1 Je me rends compte que ce n'est pas très explicite et comme il ne faut jamais laisser place à l'interprétation, je précise : Merci Hervé pour m'avoir accompagné dans le grand bain malgré les élaboussures, merci Luc pour m'avoir fait prendre de la hauteur, merci Inge pour ton infaillibilité, merci Fabrice pour nos conflits idéologiques somme toute enrichissants. Mention spéciale pour Guillaume qui a joué les anciens combattants à mon retour d'exil, merci pour ton irrévérence érudite. Sur le même registre, merci Maude pour cette rigueur implacable et détendue qui me fait parfois envie et qu'il est grand tant que tu reconnais comme une vertu. Merci aussi, bien sûr, aux plus jeunes collaborateurs qui m'ont subit et qui mériteront une mention spéciale par la suite.

2 Dans l'ordre alphabétique : l'Aquarium, Arndt, Cécile, Corinne, Lilian, Marie Lise, Pessac B2

THE CLIMBING METAPHOR

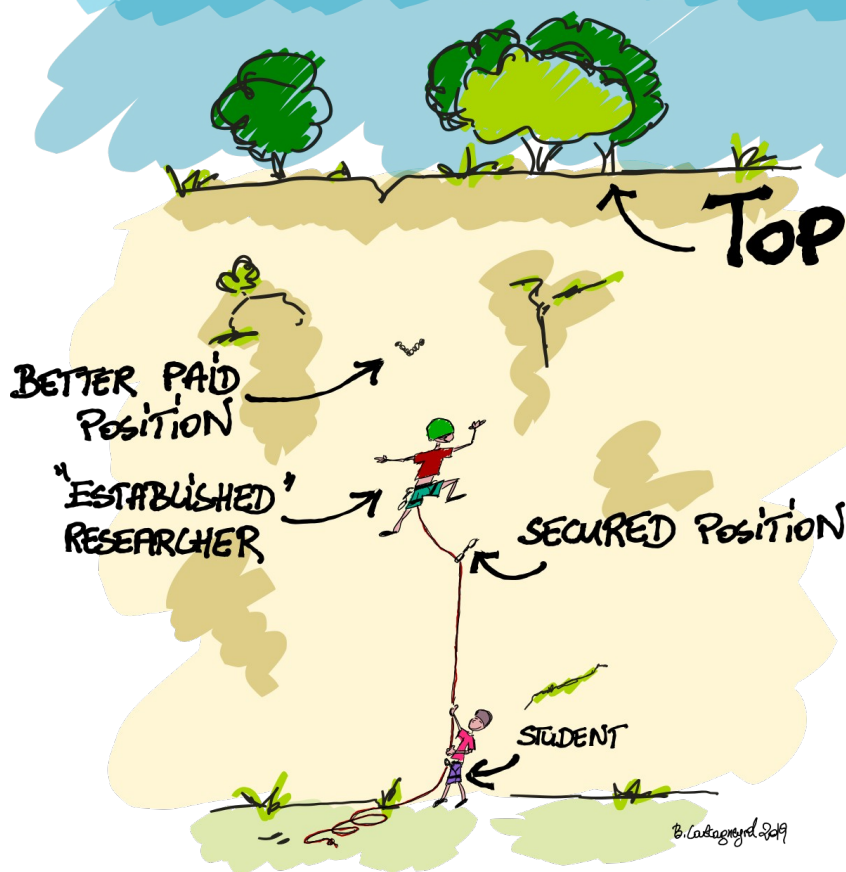


Figure 1.1 – Une métaphore du rôle des « étudiants » dans ma situation professionnelle actuelle et j'espère future. Je précise en passant que comme tout modèle, cette analogie est très imparfaite. Elle n'est pas la réalité. Elle a vocation à être améliorée. Par exemple, les étudiants, c'est une chose. Mais *quid* des autres acteurs de la recherche ? Je serai par exemple tenté de dire que les techniciens/ingénieurs/gestionnaires sont ceux qui ont préparé le matériel (je ne me serai jamais risqué à grimper sans). Et les autres chercheurs ? Peut être que ce sont ceux qui ont tracé les voies ? NB – J'ai bien noté que si l'assureur tient la corde comme il le fait, le grimpeur est dans une situation extrêmement dangereuse. Oups.

qui l'emploi ! Comme il est parfois mal employé ! Je ne donnerai pas dans la bienséance en disant à quel point ça a été un plaisir de travailler avec de nombreux étudiants en master et en thèse. Dans certains cas, c'était au mieux neutralement professionnel. Dans d'autres cas, j'ai pris des claques. J'ai pris plaisir à avoir en face de moi des personnes juste assez impertinentes pour être très pertinentes, des faussement naïfs qui par une question anodine ont complètement réorienté la trame d'un article ou m'ont donné l'envie de prendre le risque de sortir de ma zone de confort pour « tenter des trucs ». Ils se reconnaîtront.

Voici comment j'ai organisé les quelques pages qui suivent. Elles commencent par un récapitulatif de mon parcours (*Me Myself and I*). Elles continuent par un très court chapitre introductif – vraiment très court (*De quoi parle-t-on ?*). De là, j'enchaîne sur un chapitre plus long sur l'effet de la diversité des plantes sur les dégâts d'insectes – mon fond de commerce depuis ma thèse (*L'enfer c'est [pas toujours] les autres*). Ce chapitre a pour but de faire le point sur ce que l'on comprend des effets d'association. Je l'illustre en grande partie d'exemples tirés de mes travaux. Je continue avec un court chapitre sur les approches méthodologiques pour l'étude des effets d'interaction, particulièrement en forêt (*Boîte à outils et terrains de jeux*). Je conclue la séquence avec quelques perspectives de recherche sur les effets d'association (« *C'est quand qu'on va où ?* »). Dans le dernier chapitre (*Quand le climat [et le public] s'emmêlent*), je remets l'étude de la résistance des plantes aux insectes herbivores dans un contexte de changement climatique et confesse avoir récemment cédé au spectre de la délocalisation et du travail gratuit. C'est très volontairement que je ne conclue pas et que je laisse la porte ouverte après les trois lettres tant espérées (F, I, N) : il faut bien en garder un peu pour le jury.

Voilà voilà, bonne lecture...

«ME MYSELF AND I »³

INRAE – UMR BIOGECO, 69 route d'Arcachon, 33612 Cestas (France) ☎
+33(0)557122730 ✉ bastien.castagneyrol@inrae.fr

Cursus

2013 –	Chargé de recherche INRA dans l'UMR BIOGECO
2012-2013	Post-doctorat au Royal Holloway College (Univ. Londres)
2009-2012	Doctorat en écologie fonctionnelle, évolutive et des communautés à l'université de Bordeaux 1
2008-2009	Master Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes Terrestres, Université Bordeaux 1
2007-2008	Agrégation de Sciences de la Vie, Sciences de la Terre et de l'Univers (secteur B)
2006-2007	Maîtrise de Biologie Générale, Sciences de la Terre et de l'Univers
2003-2006	Licence de Biologie Générale, Sciences de la Terre et de l'Univers

3 Dernière mise à jour : Novembre 2019

Projets de recherche

Comme porteur de projet

Tree Bodyguards ► Fondation BNPP – Climate & Biodiversity initiative (235 k€) • 2020-2022

Latitudinal gradients in bottom-up and top-down forces driving insect herbivory 2.0 (LAGRIBOT 2.0) ► Financement LABEX COTE (14 k€) • 2018-2019

Latitudinal gradients in bottom-up and top-down forces driving insect herbivory (LAGRIBOT) ► Financement LABEX COTE (30 k€) • 2018-2019

Projet de collaboration franco-qubécoise – Nouvelles collaborations de recherche ► Fonds France Canada pour la Recherche (13 k€) • 2017-2018

Biodiversité et productivité des forêts : effet des interactions biotiques sous contrainte hydrique (BIOPICC) ► Financement GIP-ECOFOR (110 k€) • 2014-2018

Comme partenaire

Edu Oak Bodyguards (Développer les compétences professionnelles des enseignants et les apprentissages des élèves lors de la mise en œuvre d'un projet de sciences participatives) ► Maison des sciences de l'homme de Bretagne • Coord. Patricia Marzin Janvier • 2020-2021

Holistic management of emerging forest pests and diseases (HOMED) ► H2020 • Coord. Hervé Jactel • 2018-2022

Diversity and Productivity of trees under climate change (DIPTICC) ► ANR • Coord. Hervé JACTEL • 2017-2020

Unraveling the potential of spontaneous forest establishment for improving ecosystem functions and services in dynamic landscapes (SPONFOREST) ► BIODIVERSA • Coord. Arndt HAMPE (INRA BIOGECO) • 2017-2020

Geographic Variation in the Impacts of Land Use Changes on Ecosystem Stability (GILES) ► ERANET-LAC • Coord. Mikhail Kozlov, University of Turku • 2016-2019

Functional significance of forest biodiversity (FUNDIV Europe) ► FP7 • Coord. Michael SCHERER LORENZEN (Univ. Freiburg) • 2012-2015

Biodiversity and climate change : a risk analysis (BACCARA) FP7 ► Coord. Hervé JACTEL (INRA BIOGECO) • 2009-2012

Encadrement scientifique

Encadrement de stages de Master 2

Quand	Qui	A quel propos	Et maintenant
2019	Alex Stemmelen*	Drivers of insect herbivory on urban trees	PhD (2019-) INRA BIOGECO
2018	Yasmine KADIRI	Dynamique de la résistance des arbres aux insectes herbivores dans les forêts mélangées	CDD Ingénieure d'étude INRA BIOGECO
2016	Myriam GARROUJ*	Performances of <i>Spodoptera exigua</i> fed alfalfa growing on contaminated soils	PhD (2017 -2020) Restauration écologique des zones humides alluviales en contexte péri-urbain
2016	Sarah POTIER-GIQUEL*	Effet de la diversité de la canopée forestière sur la diversité spécifique du sous-bois landais	Animatrice développement durable, mairie de Combs la Ville (77)
2016	Angelina CEBALLOS-ESCALERA	Interactive effects of tree diversity and hydric constraint on insect herbivory	PhD (2016 -2020) Tracking the associations of tree-pathogenic fungi and insect vectors in space and through time
2015	Maxime DAMIEN	Temporal shift between associational resistance and susceptibility in mixed forests	Post-doc (Canada)
2015	Bastien GRAVELLIER*	Interacting effects of bird functional diversity, grass cover and landscape composition on avian insectivory in vineyards	PhD (2017 -) Simulation et la conception de schémas de sélection chez l'abeille
2014	Quentin BAILLAVOINE*	Effet de l'histoire évolutive et de l'histoire d'introduction des espèces d'arbres sur les communautés fongiques de laphyllosphère	
2014	Pilar FERNANDEZ-CONRADI	Effets de la diversité génétique sur la croissance et la résistance du Chêne pédonculé aux insectes herbivores	Post-doc (Univ. Neuchâtel)
2012	Benjamin JOUBARD*	Etude de la diversité sémiochimique des forêts sur le comportement de deux insectes ravageurs	Assistant ingénieur Bordeaux Sciences Agro

Encadrement de doctorants

2017 – 2020 Elena VALDES CORRECHER • Effects of the genetic structure of spontaneously established oak stands on the structure of insect communities and herbivory • Co-direction : Arndt HAMPE (INRA-UMR BIOGECO) • ADT délivrée par l'EDSE • Financement : projet SPONFOREST (BIODIVERSA).

2017 – 2019 Thomas DAMESTOY • Effets de la diversité génétique et spécifique des peuplements forestiers sur la résistance des chênes à la chenille processionnaire *Thaumetopoea processionea* • Co-direction : Christophe PLOMION (INRA-UMR BIOGECO) • ADT délivrée par l'EDSE • Financement : 50 % INRA, département EFPA, 50 % ONF

2014 – 2017 Pilar FERNANDEZ CONRADI ● Diversité des arbres et résistance des forêts aux invasions biologiques : Application au châtaigner et son complexe de bio-agresseurs exotiques, chancre (*Cryphonectria parasitica*) et cynips (*Dryocosmus kuriphilus*) ● Co-direction : Hervé JACTEL & Cécile ROBIN (INRA-UMR BIOGECO) ● Financement : 50 % INRA, département EFPA, 50 % DSF

Participation à des jurys de thèses, comités de thèse, et jurys de master

Jurys de thèse

Thomas DAMESTOY ► Novembre 2019 ● Effets de la diversité génétique et spécifique des peuplements forestiers sur la résistance des chênes à la chenille processionnaire *Thaumetopoea processionea* ● Univ. Bordeaux

Pilar FERNANDEZ CONRADI ► Décembre 2017 ● Sujet : Diversité des arbres et résistance des forêts aux invasions biologiques : Application au châtaigner et son complexe de bio-agresseurs exotiques, chancre (*Cryphonectria parasitica*) et cynips (*Dryocosmus kuriphilus*) ● Univ. Bordeaux

Maude DENIAU ► Décembre 2016 ● Sujet : Mécanismes de recrutement du chêne (*Quercus sp.*) en forêt tempérée : rôle des arbres adultes sur les graines et les plantules ● Univ. Rennes

Comités de thèse

Myriam GARROUJ ► Sujet : Restauration écologique des zones humides alluviales en contexte péri-urbain ● Univ. Bordeaux

Nadège OUSTRIERE ► Sujet : Assemblages végétaux pour phytomanager des sols contaminés en métaux (Cu et Zn/Pb/Cd), rhizofiltrer de l'eau contaminée en Cu et fournir des biomasses à la bioéconomie ● Univ. Bordeaux

Maude DENIAU ► Sujet : Mécanismes de recrutement du chêne (*Quercus sp.*) en forêt tempérée : rôle des arbres adultes sur les graines et les plantules ● Univ. Rennes

Noémie OSTANDIE ► Sujet : Approche multicritères des performances écologiques et économiques des systèmes viticoles en agriculture biologique dans un contexte d'expansion ● Univ. Bordeaux

Jurys de Master

Participation aux jurys de soutenance de stage du Master 2 (Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres) depuis 2014, responsabilité de l'UE depuis 2016.

Productions scientifiques

J'ai souligné les noms des étudiants de Master ou des doctorants que j'ai encadrés. Les références accompagnées d'un astérisque correspondent à mes travaux de thèse.

A ce jour (8 mai 2020), Web of Science référence 66 articles auxquels j'ai contribué (**Figure 2.1**), auxquels s'ajoutent quelques articles soumis ou à paraître. Pour la dernière mise à jour systématique, voir *Google scholar* :

<https://scholar.google.fr/citations?user=nNQSvU8AAAAJ&hl=fr>

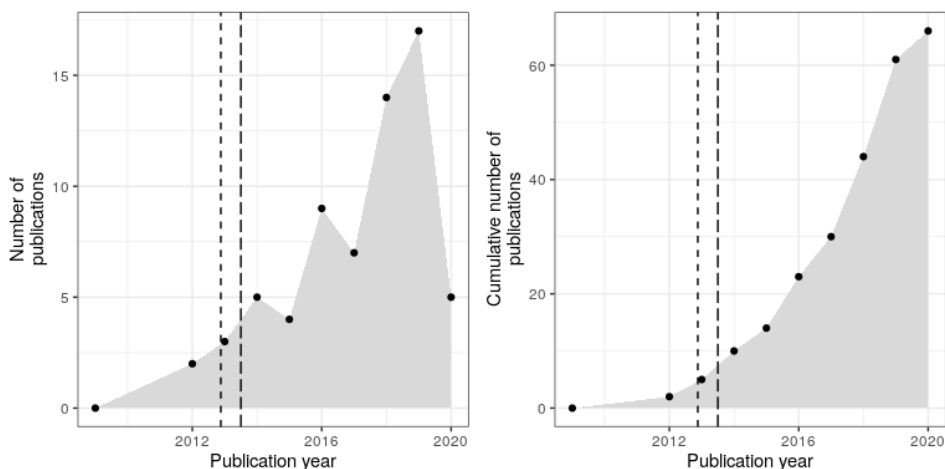


Figure 2.1 – Dynamique de publication. Les traits verticaux en tirets courts et longs indiquent la fin de ma thèse et de mon post-doc, respectivement. Source : Web of Science, consulté le 8 mai 2020.

2020

Preprints

Cesarz, S., D. Craven, H. Auge, H. Bruelheide, **B. Castagneyrol**, A. Hector, H. Jactel, J. Koricheva, C. Messier, B. Muys, M. J. O'Brien, A. Paquette, Q. Ponette, C. Potvin, P. B. Reich, M. Scherer-Lorenzen, A. R. Smith, K. Verheyen, and N. Eisenhauer. 2020. Biotic and abiotic drivers of soil microbial functions across tree diversity experiments. bioRxiv:2020.01.30.927277.

Stemmelen, A., A. Paquette, M.-L. Benot, Y. Kadiri, H. Jactel, and **B. Castagneyrol**. 2020. Insect herbivory on urban trees: Complementary effects of tree neighbours and predation. *bioRxiv*:2020.04.15.042317.

Valdés-Correcher, E., X. Moreira, L. Augusto, L. Barbaro, C. Bouget, O. Bouriaud, M. Branco, G. Centenaro, G. Csóka, T. Damestov, J. Dobrosavljević, M.-L. Duduman, A.-M. Dulaurent, C. B. Eötvös, M. Faticov, M. Ferrante, Á. Fürjes-Mikó, A. Galmán, M. M. Gossner, A. Hampe, D. Harvey, A. G. Howe, Y. Kadiri, M. Kaennel-Dobbertain, J. Koricheva, A. Kozel, M. V. Kozlov, G. L. Lövei, D. Lupaştean, S. Milanović, A. Mrazova, L. Opgennoorth, J.-M. Pitkänen, A. Popova, M. Popović, A. Prinzing, V. Queloz, T. Roslin, A. Sallé, K. Sam, M. Scherer-Lorezen, A. Schuldt, A. Selikhovkin, L. Suominen, A. J. M. Tack, M. Tahadlova, R. Thomas, and **B. Castagneyrol**. 2020. Search for top-down and bottom-up drivers of latitudinal trends in insect herbivory in oak trees in Europe. *BioRxiv*:2020.02.25.964213.

Sous presse

Field, E., **B. Castagneyrol**, M. Gibbs, H. Jactel, N. Barsoum, K. Schönrogge, and A. Hector. 2020. Associational resistance to both insect and pathogen damage in mixed forests is modulated by tree neighbour identity and drought. *Journal of Ecology* in press.

Publiés

Ampoorter, E., L. Barbaro, H. Jactel, L. Baeten, J. Boberg, M. Carnol, **B. Castagneyrol**, Y. Charbonnier, S. M. Dawud, M. Deconchat, P. De Smedt, H. De Wandeler, V. Guyot, S. Hattenschwiler, F.-X. Joly, J. Koricheva, H. Milligan, B. Muys, D. Nguyen, S. Ratcliffe, K. Raulund-Rasmussen, M. Scherer-Lorezen, F. van der Plas, J. Van Keer, K. Verheyen, L. Vesterdal, and E. Allan. 2020. Tree diversity is key for promoting the diversity and abundance of forest-associated taxa in Europe. *Oikos* 129:133–146.

Castagneyrol, B., M. Kozlov, C. Poeydebat, M. Toigo, and H. Jactel. 2020. Associational resistance to a pest insect fades with time. *Journal of Pest Science* 93:427–437.

Castagneyrol, B., E. Valdés-Correcher, A. Bourdin, L. Barbaro, O. Bouriaud, M. Branco, G. Centenaro, G. Csóka, M.-L. Duduman, A.-M. Dulaurent, C. B. Eötvös, M. Faticov, M. Ferrante, Á. Fürjes-Mikó, A. Galmán, M. M. Gossner, D. Harvey, A. G. Howe, M. Kaennel-Dobbertain, J. Koricheva, G. L. Lövei, D. Lupaştean, S. Milanović, A. Mrazova, L. Opgennoorth, J.-M. Pitkänen, M. Popović, T. V. Roslin, M. Scherer-Lorezen, K. Sam, M. Tahadlová, R. Thomas, and A. J. M. Tack. 2020. Can School Children Support Ecological Research? Lessons from the Oak Bodyguard Citizen Science Project. *Citizen Science: Theory and Practice* 5:10.

Damestov, T., H. Jactel, T. Belouard, H. Schmuck, C. Plomion, and **B. Castagneyrol**. 2020. Tree species identity and forest composition affect the number of oak processionary moth captured in pheromone traps and the intensity of larval defoliation. *Agricultural and Forest Entomology* 22:169–177.

Jouveau, S., M. Toigo, B. Giffard, **B. Castagneyrol**, I. Van Halder, F. Vetillard, and H. Jactel. 2020. Carabid activity-density increases with forest vegetation diversity at different spatial scales. *Insect Conservation and Diversity* 13:36–46.

Kattge, J., G. *et al.* 2020. TRY plant trait database - enhanced coverage and open access. *Global Change Biology* 26:119–188.

2019

Baeten, L., H. Bruelheide, F. van der Plas, S. Kambach, S. Ratcliffe, T. Jucker, E. Allan, E. Ampoorter, L. Barbaro, C. C. Bastias, J. Bauhus, R. Benavides, D. Bonal, O. Bouriaud, F. Bussotti, M. Carnol, **B. Castagneyrol**, Y. Charbonnier, E. Checko, D. A. Coomes, J. Dahlgren, S.

M. Dawud, H. De Wandeler, T. Domisch, L. Finer, M. Fischer, M. Fotelli, A. Gessler, C. Grossiord, V. Guyot, S. Hattenschwiler, H. Jactel, B. Jaroszewicz, F.-X. Joly, J. Koricheva, A. Lehtonen, S. Mueller, B. Muys, D. Nguyen, M. Pollastrini, K. Radoglou, K. Raulund-Rasmussen, P. Ruiz-Benito, F. Selvi, J. Stenlid, F. Valladares, L. Vesterdal, K. Verheyen, C. Wirth, M. A. Zavala, and M. Scherer-Lorenzen. 2019. Identifying the tree species compositions that maximize ecosystem functioning in European forests. *Journal of Applied Ecology* 56:733–744.

Barantal, S., **B. Castagneyrol**, W. Durka, G. Iason, S. Morath, and J. Koricheva. 2019. Contrasting effects of tree species and genetic diversity on the leaf-miner communities associated with silver birch. *Oecologia* 189:687–697.

Barbaro, L., E. Allan, E. Ampoorter, **B. Castagneyrol**, Y. Charbonnier, H. De Wandeler, C. Kerbirou, H. T. Milligan, A. Vialatte, M. Carnol, M. Deconchat, P. De Smedt, H. Jactel, J. Koricheva, I. Le Viol, B. Muys, M. Scherer-Lorenzen, K. Verheyen, and F. van der Plas. 2019. Biotic predictors complement models of bat and bird responses to climate and tree diversity in European forests. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 286:20182193.

Castagneyrol, B., B. Giffard, E. Valdes-Correcher, and A. Hampe. 2019. Tree diversity effects on leaf insect damage on pedunculate oak: The role of landscape context and forest stratum. *Forest Ecology and Management* 433:287–294.

Damestoy, T., B. Brachi, X. Moreira, H. Jactel, C. Plomion, and **B. Castagneyrol**. 2019. Oak genotype and phenolic compounds differently affect the performance of two insect herbivores with contrasting diet breadth. *Tree Physiology* 39:615–627.

Fernandez-Conradi, P., T. Fort, **B. Castagneyrol**, H. Jactel, and C. Robin. 2019. Fungal endophyte communities differ between chestnut galls and surrounding foliar tissues. *Fungal Ecology* 42:UNSP 100876.

Guyot, V., H. Jactel, B. Imbaud, L. Burnel, **B. Castagneyrol**, W. Heinz, M. Deconchat, and A. Vialatte. 2019. Tree diversity drives associational resistance to herbivory at both forest edge and interior. *Ecology and Evolution* 9:9040–9051.

van Halder, I., **B. Castagneyrol**, C. Ordóñez, F. Bravo, M. del Río, L. Perrot, and H. Jactel. 2019. Tree diversity reduces pine infestation by mistletoe. *Forest Ecology and Management* 449:117470.

Jactel, H., J. Koricheva, and **B. Castagneyrol**. 2019a. Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. *Current Opinion in Insect Science* 35:103–108.

Jactel, N., C. Poeydebat, I. van Halder, and **B. Castagneyrol**. 2019b. Interactive Effects of Tree Mixing and Drought on a Primary Forest Pest. *Frontiers in Forests and Global Change* 2:UNSP 77.

Kambach, S., E. Allan, S. Bilodeau-Gauthier, D. A. Coomes, J. Haase, T. Jucker, G. Kunstler, S. Mueller, C. Nock, A. Paquette, F. van der Plas, S. Ratcliffe, F. Roger, P. Ruiz-Benito, M. Scherer-Lorenzen, H. Auge, O. Bouriaud, **B. Castagneyrol**, J. Dahlgren, L. Gamfeldt, H. Jactel, G. Kaendler, J. Koricheva, A. Lehtonen, B. Muys, Q. Ponette, N. Setiawan, T. Van de Peer, K. Verheyen, M. A. Zavala, and H. Bruelheide. 2019. How do trees respond to species mixing in experimental compared to observational studies? *Ecology and Evolution* 9:11254–11265.

Moreira, X., L. Abdala-Roberts, J. C. B. Mier y Teran, F. Covelo, R. de la Mata, M. Francisco, B. Hardwick, R. M. Pires, T. Roslin, D. S. Schigel, J. P. J. G. ten Hoopen, B. G. H. Timmermans, L. J. A. van Dijk, **B. Castagneyrol**, and A. J. M. Tack. 2019a. Impacts of urbanization on insect herbivory and plant defences in oak trees. *Oikos* 128:113–123.

Moreira, X., **B. Castagneyrol**, L. Abdala-Roberts, and A. Traveset. 2019b. A meta-analysis of herbivore effects on plant attractiveness to pollinators. *Ecology* 100:UNSP e02707.

Moreira, X., **B. Castagneyrol**, R. de la Mata, N. M. Fyllas, A. Galman, C. Garcia-Verdugo, A. R. Larrinaga, and L. Abdala-Roberts. 2019c. Effects of insularity on insect leaf herbivory and chemical defences in a Mediterranean oak species. *Journal of Biogeography* 46:1226–1233.

Moreira, X., C. Vazquez-Gonzalez, M. Encinas-Valero, F. Coveló, **B. Castagneyrol**, and L. Abdala-Roberts. 2019d. Greater phylogenetic distance from native oaks predicts escape from insect leaf herbivores by non-native oak saplings. *American Journal of Botany* 106:1202–1209.

Valdes-Correcher, E., I. van Halder, L. Barbaro, **B. Castagneyrol**, and A. Hampe. 2019. Insect herbivory and avian insectivory in novel native oak forests: Divergent effects of stand size and connectivity. *Forest Ecology and Management* 445:146–153.

Zvereva, E. L., **B. Castagneyrol**, T. Cornelissen, A. Forsman, J. A. Hernandez-Aguero, T. Klemola, L. Paolucci, V. Polo, N. Salinas, K. J. Theron, G. Xu, V. Zverev, and M. V. Kozlov. 2019. Opposite latitudinal patterns for bird and arthropod predation revealed in experiments with differently colored artificial prey. *Ecology and Evolution* 9:14273–14285.

2018

Castagneyrol, B., Fernandez-Conradi, P., Rasmussen, P.U., Robin, C. and Tack, A.J.M., 2018. Belowground–Aboveground Interactions Between Pathogens and Herbivores. In: Ohgushi, T., Wurst, S., and Johnson, S.N. (eds.) *Aboveground–Belowground Community Ecology*. Cham: Springer International Publishing. pp. 135–174. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-91614-9_7.

Castagneyrol, B., Jactel, H. and Moreira, X., 2018. Anti-herbivore defences and insect herbivory: Interactive effects of drought and tree neighbours, *Journal of Ecology*, 106(5): 2043–2055. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12956>.

Castagneyrol, B., Moreira, X. and Jactel, H., 2018. Drought and plant neighbourhood interactively determine herbivore consumption and performance, *Scientific Reports*, 8(1): 5930. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24299-x>.

Fernandez-Conradi, P., Borowiec, N., Capdevielle, X., **Castagneyrol, B.**, Maltoni, A., Robin, C., Selvi, F., Van Halder, I., Vétillard, F. and Jactel, H., 2018a. Plant neighbour identity and invasive pathogen infection affect associational resistance to an invasive gall wasp, *Biological Invasions*, 20(6): 1459–1473. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1637-4>.

Fernandez-Conradi, P., Jactel, H., Robin, C., Tack, A.J.M. and **Castagneyrol, B.**, 2018b. Fungi reduce preference and performance of insect herbivores on challenged plants, *Ecology*, 99(2): 300–311. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.2044>.

Garrouj, M., Marchand, L., Frayssinet, M., Mench, M. and **Castagneyrol, B.**, 2018. Trace element transfer from two contaminated soil series to *Medicago sativa* and one of its herbivores, *Spodoptera exigua*, *International Journal of Phytoremediation*, 20(7): 650–657. DOI: <https://doi.org/10.1080/15226514.2017.1374342>.

Grossman, J.J., Vanhellemont, M., Barsoum, N., Bauhus, J., Bruelheide, H., **Castagneyrol, B.**, Cavender-Bares, J., Eisenhauer, N., Ferlian, O., Gravel, D., Hector, A., Jactel, H., Krefth, H., Mereu, S., Messier, C., Muys, B., Nock, C., Paquette, A., Parker, J., Perring, M.P., Ponette, Q., Reich, P.B., Schuldt, A., Staab, M., Weih, M., Zemp, D.C., Scherer-Lorenzen, M. and Verheyen, K., 2018. Synthesis and future research directions linking tree diversity to growth, survival, and damage in a global network of tree diversity experiments, *Environmental and Experimental Botany*, 152: 68–89. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.12.015>.

Jactel, H., Gritti, E.S., Drössler, L., Forrester, D.I., Mason, W.L., Morin, X., Pretzsch, H. and

- Castagneyrol, B.**, 2018. Positive biodiversity–productivity relationships in forests: climate matters, *Biology Letters*, 14(4): 20170747. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0747>.
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L. and **Castagneyrol, B.**, 2018. Interactions between plant defence signalling pathways: Evidence from bioassays with insect herbivores and plant pathogens, Rees, M. (ed.) *Journal of Ecology*, 106(6): 2353–2364. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12987>.
- Moreira, X., **Castagneyrol, B.**, Abdala-Roberts, L., Berny-Mier y Teran, J.C., Timmermans, B.G.H., Bruun, H.H., Covelo, F., Glauser, G., Rasmann, S. and Tack, A.J.M., 2018a. Latitudinal variation in plant chemical defences drives latitudinal patterns of leaf herbivory, *Ecography*, 41(7): 1124–1134. DOI: <https://doi.org/10.1111/ecog.03326>.
- Moreira, X., Galman, A., Francisco, M., **Castagneyrol, B.** and Abdala-Roberts, L., 2018b. Host plant frequency and secondary metabolites are concurrently associated with insect herbivory in a dominant riparian tree, *Biology Letters*, 14(12): 20180281. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0281>.
- Paquette, A., Hector, A., **Castagneyrol, B.**, Vanhellemont, M., Koricheva, J., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K. and TreeDivNet, 2018. A million and more trees for science, *Nature Ecology & Evolution*, 2(5): 763–766. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0544-0>.
- van der Plas, F., Ratcliffe, S., Ruiz-Benito, P., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M.A., Ampoorter, E., Baeten, L., Barbaro, L., Bastias, C.C., Bauhus, J., Benavides, R., Benneter, A., Bonal, D., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Bussotti, F., Carnol, M., **Castagneyrol, B.**, Charbonnier, Y., Cornelissen, J.H.C., Dahlgren, J., Checko, E., Coppi, A., Dawud, S.M., Deconchat, M., De Smedt, P., De Wandeler, H., Domisch, T., Finer, L., Fotelli, M., Gessler, A., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Haase, J., Haettenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F.-X., Jucker, T., Kambach, S., Kaendler, G., Kattge, J., Koricheva, J., Kunstler, G., Lehtonen, A., Liebergesell, M., Manning, P., Milligan, H., Mueller, S., Muys, B., Nguyen, D., Nock, C., Ohse, B., Paquette, A., Penuelas, J., Pollastrini, M., Radoglou, K., Raulund-Rasmussen, K., Roger, F., Seidl, R., Selvi, F., Stenlid, J., Valladares, F., van Keer, J., Vesterdal, L., Fischer, M., Gamfeldt, L. and Allan, E., 2018. Continental mapping of forest ecosystem functions reveals a high but unrealised potential for forest multifunctionality, *Ecology Letters*, 21(1): 31–42. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12868>.
- Rahman, M., **Castagneyrol, B.**, Verheyen, K., Jactel, H. and Carnol, M., 2018. Can tree species richness attenuate the effect of drought on organic matter decomposition and stabilization in young plantation forests?, *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 93: 30–40. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.10.008>.
- Toigo, M., Perot, T., Courbaud, B., **Castagneyrol, B.**, Gegout, J.-C., Longuetaud, F., Jactel, H. and Vallet, P., 2018. Difference in shade tolerance drives the mixture effect on oak productivity, *Journal of Ecology*, 106(3): 1073–1082. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12811>.
- Villemey, A., Jeusset, A., Vargac, M., Bertheau, Y., Coulon, A., Touroult, J., Vanpeene, S., **Castagneyrol, B.**, Jactel, H., Witte, I., Deniaud, N., De lachapelle, F.F., Jaslier, E., Roy, V., Guinard, E., Le Mitouard, E., Raul, V. and Sordello, R., 2018. Can linear transportation infrastructure verges constitute a habitat and/or a corridor for insects in temperate landscapes? A systematic review, *Environmental Evidence*, 7(1): UNSP 5. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0117-3>.

2017

Jactel, H., Bauhus, J., Boberg, J., Bonal, D., **Castagneyrol, B.**, Gardiner, B., Roman Gonzalez-

- Olbarria, J., Koricheva, J., Meurisse, N., Brockerhoff, E.G., (2017) Tree diversity drives forest stand resistance to natural disturbances, *Current forestry reports*, 3(3), 222-243
- Ratcliffe, S., Wirth, C., Jucker, T., van der Plas, F., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Allan, E., Benavides, R., Bruehlheide, H., Ohse, B., Paquette, A., Ampoorter, E., Bastias, C. C., Bauhus, J., Bonal, D., Bouriaud, O., Bussotti, F., Carnol, M., **Castagneyrol, B.**, Češko, E., Dawud, S. M., Wandler, H. D., Domisch, T., Finér, L., Fischer, M., Fotelli, M., Gessler, A., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Haase, J., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F.-X., Kambach, S., Kolb, S., Koricheva, J., Liebersgesell, M., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Nock, C., Pollastrini, M., Purschke, O., Radoglou, K., Raulund-Rasmussen, K., Roger, F., Ruiz-Benito, P., Seidl, R., Selvi, F., Seiferling, I., Stenlid, J., Valladares, F., Vesterdal, L. and Baeten, L. (2017), Biodiversity and ecosystem functioning relations in European forests depend on environmental context. *Ecology Letters*, 20: 1414–1426. doi:10.1111/ele.12849
- Brockerhoff, E.G., Barbaro, L., **Castagneyrol, B.**, Forrester, D.I., Gardiner, B., Ramón González-Olabarria, J., O'B. Lyver, P., Meurisse, N., Oxbrough, A., Takilan, H., Thompson, I.D., van der Plas, F., Jactel, H. (2017) Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services, *Biodiversity and Conservation*, 26 (13) : 3005–3035
- 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 (10): 3520-3531. DOI: 10.1002/ece3.2950
- Toïgo M, Perot T, Courbaud B, **Castagneyrol, B.**, Gégout, J.-C., Longuetaud, F., Jactel, H., Vallet, P. (in press) Difference in shade tolerance drives the mixture effect on oak productivity. *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12811>
- Fernandez-Conradi, P., Jactel, H., Hampe, A., Leiva, M.J., **Castagneyrol, B.**, (2017) The effect of tree genetic diversity on insect herbivory varies with insect abundance, *Ecosphere*, 8(1):e01637. 10.1002/ecs2.1637
- Carrier, S., **Castagneyrol B.**, Beylaq L., Nouette-Gaulain K., Montaudond M., Laurentjoye M. (2017) Anatomical landmarks for maxillary nerve block in the pterygopalatine fossa: A radiological study, *Journal of Stomatology Oral and Maxillofacial Surgery*, 118(2): 90-94, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jormas.2016.12.008>

2016

- Kambach, S., Kühn, I., **Castagneyrol, B.**, Bruehlheide H., (2016) Does the impact of tree diversity on insect herbivory change along a global temperature gradient? - a meta-analysis, *PlosOne*
- 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, DOI: 10.1016/j.foreco.2016.07.025
- Castagneyrol, B.**, Jactel, H., Brockerhoff, E., Perette, N., Larter, M., Delzon, S., Piou, D. (2016), Host range expansion is density dependent, *Oecologia*, 182:779-788, DOI: 10.1007/s00442-016-3711-5
- Barbaro, L., Rusch, A., Muiruri, E. W., Gravellier, B., Thiery, D., **Castagneyrol, B.** (2016) Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*, Accepted Articles. DOI : 10.1111/1365-2664.12740
- Guyot, V., **Castagneyrol, B.**, Vialatte, A., Deconchat, M., Jactel, H. (2016) Tree diversity reduces

pest damage in mature forests across Europe. *Biology letters*, 12 (4), 5 p. DOI : 10.1098/rsbl.2015.1037

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. *Current Opinion in Insect Science*, 14, 1-7. DOI : 10.1016/j.cois.2015.10.003

Nguyen, D., **Castagneyrol, B.**, Bruelheide, H., Bussotti, F., Guyot, V., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Valladares, F., Stenlid, J., Boberg, J. (2016) Fungal disease incidence along tree diversity gradients depends on latitude in European forests. *Ecology and evolution*, 6 (8), 2426-2438. DOI : 10.1002/ece3.2056

van der Plas, F., Manning, P., Soliveres, S., Allan, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M. A., Ampoorter, E., Baeten, L., Barbaro, L., Bauhus, J., Benavides, R., Benneter, A., Bonal, D., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Bussotti, F., Carnol, M., **Castagneyrol, B.**, Charbonnier, Y., Coomes, D. A., Coppi, A., Bestias, C. C., Dawud, S. M., De Wandeler, H., Domisch, T., Finér, L., Gessler, A., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F.-x., Jucker, T., Koricheva, J., Milligan, H., Mueller, S., Muys, B., Nguyen, D., Pollastrini, M., Ratcliffe, S., Raulund-Rasmussen, K., Selvi, F., Stenlid, J., Valladares, F., Vesterdal, L., Zielinski, D., Fischer, M. (2016) Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113 (13), 3557-3562. DOI : 10.1073/pnas.1517903113

van der Plas, F., Manning, P., Allan, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M. A., Hector, A., Ampoorter, E., Baeten, L., Barbaro, L., Bauhus, J., Benavides, R., Benneter, A., Berthold, F., Bonal, D., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Bussotti, F., Carnol, M., **Castagneyrol, B.**, Charbonnier, Y., Coomes, D., Coppi, A., Bastias, C. C., Muhie Dawud, S., De Wandeler, H., Domisch, T., Finér, L., Gessler, A., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F.-X., Jucker, T., Koricheva, J., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Pollastrini, M., Raulund-Rasmussen, K., Selvi, F., Stenlid, J., Valladares, F., Vesterdal, L., Zielinski, D., Fischer, M. (2016) Jack-of-all-trades effects drive biodiversity-ecosystem multifunctionality relationships in European forests. *Nature Communications*, 7, 11 p. DOI : 10.1038/ncomms11109

Verheyen, K., Vanhellemont, M., Auge, H., Baeten, L., Baraloto, C., Barsoum, N., Bilodeau-Gauthier, S., Bruelheide, H., **Castagneyrol, B.**, Godbold, D., Haase, J., Hector, A., Jactel, H., Koricheva, J., Loreau, M., Mereu, S., Messier, C., Muys, B., Nolet, P., Paquette, A., Parker, J., Perring, M., Ponette, Q., Potvin, C., Reich, P., Smith, A., Weih, M., Scherer-Lorenzen, M. (2016) Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations. *AMBIO*, 45 (1), 29-41. DOI : 10.1007/s13280-015-0685-1

2015

Jactel, H., Barbaro, L., Battisti, A., Bosc, A., Branco, M., Brockerhoff, E. G., **Castagneyrol, B.**, Dulaurent, A.-M., Hódar, J. A., Jacquet, J.-S., Mateus, E., Paiva, M. R., Roques, A., Samalens, J.-C., Santos, H., Schlyter, F. (2015). . *Insect – Tree Interactions in Thaumetopoea pityocampa*. In: Alain Roques, dir., *Processionary moths and climate change : an update* (p. 265-310). Berlin, DEU : Editions Springer. DOI : 10.1007/978-94-017-9340-7_6

Branco, M., Brockerhoff, E. G., **Castagneyrol, B.**, Orazio, C., Jactel, H. (2015) Host range expansion of native insects to exotic trees increases with area of introduction and presence of congeneric native trees. *Journal of Applied Ecology*, 52 (1), 69–77. DOI : 10.1111/1365-2664.12362

Ferreira, V., **Castagneyrol, B.**, Koricheva, J., Gulis, V., Chauvet, E., Graça, M. A. S. (2015) A

meta-analysis of the effects of nutrient enrichment on litter decomposition in streams. *Biological Reviews*, 90 (3), 669-688. DOI : 10.1111/brv.12125

Guyot, V., **Castagneyrol, B.**, Vialatte, A., Deconchat, M., Selvi, F., Bussotti, F., Jactel, H. (2015). Tree diversity limits the impact of an invasive forest pest. *Plos One*, 10 (9), 16 p. DOI : 10.1371/journal.pone.0136469

Haase, J., **Castagneyrol, B.**, Cornelissen, J. H. C., Ghazoul, J., Kattge, J., Koricheva, J., Scherer Lorenzen, M., Morath, S., Jactel, H. (2015) Contrasting effects of tree diversity on young tree growth and resistance to insect herbivores across three biodiversity experiments. *Oikos*, 124 (12), 1674-1685. DOI : 10.1111/oik.02090

2014

Castagneyrol, B., Jactel, H., Charbonnier, Y., Barbaro, L., Dulaurent-Mercadal, A.-M. (2014) Egg mortality in the pine processionary moth: habitat diversity, microclimate and predation effects. *Agricultural and Forest Entomology*, 16 (3), 284-292. DOI : 10.1111/afe.12056

Castagneyrol, B., Régolini, M., Jactel, H. (2014). Tree species composition rather than diversity triggers associational resistance to the pine processionary moth . *Basic and Applied Ecology*, 15 (6), 516-523. DOI : 10.1016/j.baae.2014.06.008

Castagneyrol, B., Jactel, H., Vacher, C., Brockerhoff, E. G., Koricheva, J. (2014) Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. *Journal of Applied Ecology*, 51 (1), 134-141. DOI : 10.1111/1365-2664.12175

D'Costa, L., Simmonds, M. S., Straw, N., **Castagneyrol, B.**, Koricheva, J. (2014) Leaf traits influencing oviposition preference and larval performance of *Cameraria ohridella* on native and novel host plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 152 (2), 157-164. DOI : 10.1111/eea.12211

Régolini, M., **Castagneyrol, B.**, Dulaurent Mercadal, A.-M., Piou, D., Samalens, J.-C., Jactel, H. (2014) Effect of host tree density and apparency on the probability of attack by the pine processionary moth. *Forest Ecology and Management*, 334, 185–192. DOI : 10.1016/j.foreco.2014.08.038

2013

Baeten, L., Verheyen, K., Wirth, C., Bruelheide, H., Bussotti, F., Finer, L., Jaroszewicz, B., Selvi, F., Valladaresh, F., Allan, E., Ampoorter, E., Auge, H., Avăcăriei, D., Barbaro, L., Bărbănoaiea, I., Bastias, C. C., Bauhus, J., Beinhoff, C., Benavides, R., Benneter, A., Berger, S., Berthold, F., Boberg, J., Bonal, D., Braggernann, W., Carnol, M., **Castagneyrol, B.**, Charbonnier, Y., Checko, E., Coomess, D., Coppi, A., Dalmaris, E., Dănilă, G., Dawud, S. M., de Vries, W., De Wandeler, H., Deconchat, M., Domisch, T., Duduman, G., Fischer, M., Fotelli, M., Gessler, A., Gimeno, T. E., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hantsch, L., Hattenschwiler, S., Hector, A., Hermy, M., Holland, V., Jactel, H., Joly, F. X., Jucker, T., Kolb, S., Koricheva, J., Lexer, M. J., Liebergesell, M., Milligan, H., Muller, S., Muys, B., Nguyen, D., Nichiforel, L., Pollastrini, M., Proulx, R., Rabasa, S., Radoglou, K., Ratcliffe, S., Raulund-Rasmussen, K., Seiferling, I., Stenlid, J., Vesterdal, L., von Wilpert, K., Zavala, M. A., Zielinski, D., Scherer-Lorenzen, M. (2013) A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests. *Perspectives in Plant Ecology*, 15 (5), 281-291. DOI : 10.1016/j.ppees.2013.07.002

Castagneyrol*, B., Giffard, B., Pere, C., Jactel, H. (2013) Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. *Journal of Ecology*, 101 (2), 418-429. DOI :

Gugerli, F., Brandl, R., **Castagneyrol, B.**, Franc, A., Jactel, H., Koelewijn, H.-P., Martin, F., Peter, M., Pritsch, K., Schröder, H., Smulders, M. J. M., Kremer, A., Ziegenhagen, B. (2013) Community genetics in the time of next-generation molecular technologies. *Molecular Ecology*, 22 (12), 3198-3207. DOI : 10.1111/mec.12300

2012

Castagneyrol*, B., Jactel, H. (2012) Unraveling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology*, 93 (9), 2115-2124. DOI : 10.1890/11-1300.1

Castagneyrol*, B., Lagache, L., Giffard, B., Kremer, A., Jactel, H. (2012) Genetic diversity increases insect herbivory on oak saplings. *Plos One*, 7 (8), 10 p. DOI : 10.1371/journal.pone.0044247

Communications orales internationales

Je n'indique ici que les communications comme orateur dans des conférences internationales

1. Castagneyrol et al. (2018) How does climate mediate tree diversity effects on insect herbivores? Société Française d'Ecologie, Rennes, Oct. 2018 (Conférence invitée)
2. Castagneyrol et al. (2018) Interacting effects of climate and plant neighbours on phytochemistry ; do plants care, Ecological Society of America 2018, New Orleans (conférence invitée)
3. Castagneyrol et al. (2017) Bottom-up and top-down effects of tree diversity on insect herbivory on pedunculate oak, IUFRO 150th anniversary meeting, Freiburg, Oct. 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. Castagneyrol *et al.* (2016) Host range expansion is density dependent, sfécologie 2016, Marseille
6. Castagneyrol et al. (2016) Population density drives host range expansion in an oligophagous herbivore, IUFRO all division 7, Istanbul, Turkey, 2016, April 25-29
7. Castagneyrol et al. (2016) Associational resistance to the pine processionary moth in time and space, IUFRO all division 7, Istanbul, Turkey, 2016, April 25-29
8. Castagneyrol et al. (2013) Mixing trees to reduce insect herbivory in plantation forest: resource availability and tree phylogeny matter, Conference ICPF-IUFRO, Bordeaux, May 2013

9. Castagneyrol & Jactel. (2011). Can plant diversity be used as a surrogate of animal diversity?. Presented at 12. EEF Congress 2011 : The European Ecological Federation, Avila, ESP (2011-09-25 - 2011-09-29).
10. Castagneyrol & Jactel, H. (2010). Testing the community genetics hypothesis : experimental evidence of response of insect herbivory to oak genotype diversity. In: Forest ecosystem genomics and adaptation. Book of abstracts (p.110). Presented at Conference on Forest Ecosystem Genomics and Adaptation, Madrid, ESP (2010-06-09 - 2010-06-11). Rome, ITA : Biodiversity International.

Articles et communications grand public

1. **Castagneyrol, B.** (2019) Ma recherche expliquée aux enfants : je cherche la petite bête, 25 juin 2019, [The Conversation](#)
2. **Castagneyrol, B.** & Valdés-Correcher, E. (2019), Arbres, insectes et climat, quelles adaptations ? Festival *Pint of Science*, Bordeaux, 22 mai 2019
3. **Castagneyrol, B.** & Pilar Fernandez-Conradi, P. (2019) Mence sur les marrons glacés, haro sur le cynips du châtaigner, 6 janvier 2019, [The Conversation](#)
4. **Castagneyrol, B.** (2019) Biodiversité : et si vous profitez des vacances pour faire de la science citoyenne ? 23 juillet 2019, [The Conversation](#)
5. **Castagneyrol, B.** (2019) Fin des pesticides pour les particuliers, misez sur la biodiversité, 1^{er} février 2019, [The Conversation](#)
6. **Castagneyrol, B.**, Jactel, H., Damestoy, T. (2018) La chenille processionnaire : une petite bête qui monte (vers le nord), [Forêt-Entreprise](#) 241 : 50-57
7. **Castagneyrol, B.** (2018) Un scientifique ne peut pas se tromper, il le doit !, 11 octobre 2018, [The Conversation](#)
8. **Castagneyrol, B.** (2018) Des chenilles en pâte à modeler pour étudier les effets du climat sur les insectes, 4 novembre 2018, [The Conversation](#)
9. **Castagneyrol, B.** (2017) « Méta-analyses : de l'art de bien mélanger torchons et serviettes, [The conversation](#)
10. **Castagneyrol, B.** (2017) « D'après une étude » : cet imparable argument d'autorité !, [The conversation](#)
11. **Castagneyrol, B.** (2016) L'effet McDo : les forêts aussi, [The conversation](#)
12. Rouyer, P. (Intervieweur), Domec, J.-C. (Interviewé), **Castagneyrol, B.** (Interviewé) (2015). . Tempêtes, chenilles, scolytes,... ils attaquent nos

forêts[Emission de radio]. Sciences à l'antenne. Bordeaux, FRA : Cap Sciences.

13. **Castagneyrol**, B., Charbonnier, Y., Barbaro, L., Jactel, H., Mission communication (2014). Les chauves-souris, cauchemar nocturne de la processionnaire du Pin[Vidéo]. Bordeaux, FRA : INRA.

14. Vidéo sur le projet *Oak bodyguards* : <https://www.youtube.com/watch?v=mZF-WJ3kxpo>

Activités et responsabilités collectives

Participation à des conseils et expertises scientifiques⁴

2019 – Membre du Conseil Scientifique de IN-SYLVA-France plateforme de recherche sur les écosystèmes forestiers

2018 – Membre du conseil scientifique du conservatoire des espaces naturel (CEN) d'Aquitaine

2018 – Parrain scientifique du collègue pilote *La main à la pâte* [Leroi Gourhan](#) (Le Bugue, 24)

2016 – Membre du conseil scientifique de l'Unité expérimentale Forêt Pierroton

2016 Membre du conseil scientifique de l'UMR BIOGECO

2015 – Référent scientifique auprès de la Maison pour la science en Aquitaine pour les formations « Biodiversité » et « Je cultive un carré pour la biodiversité »

Animation scientifique

2020-2021 Membre dy comité de pilotage de l'Ecologie Chercheur Sciences & Recherches Participatives (Oct. 2021)

2020. Co-animation de l'atelier *Biodiversité, écologie des communautés et écologie fonctionnelle* du séminaire SSD ECODIV pour la préparation du Schéma Stratégique de Département 2020-2025

2019. Organisation d'une journée portes ouvertes à BIOGECO pour des élèves de 6ème et 2nde (env. 190 élèves)

⁴ La notation « **200x** » se lit « depuis 200x », la notation « **200x.** » signifie que mon activité n'a concerné que l'année 200x.

- 2017. Organisation du séminaire Biodiversité et productivité des forêts : effets des interactions biotiques sous contrainte climatique ● INRA Pierroton
- 2017. Animation d'un atelier sur les méta-analyses ● MNHN, 2 jours de formation
- 2017. Animation d'un atelier sur les méta-analyses ● GIP ECOFOR, 2 jours de formation
- 2016 – 2019 Animation de l'axe thématique « Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes forestiers » de l'UMR BIOGECO

Activités éditoriales

- 2020. *Guest Editor* pour un numéro spécial de la revue [*Forest*](#) : Bastien Castagneyrol, Xoaquin Moreira, Martin Gossner (2020) - Special Issue "*Effect of Tree Diversity on Insect Herbivory in Forest Ecosystems*"
- 2020 – Editeur associé pour la section *Forest entomology* dans le revue [*Current Forestry Reports*](#)
- 2019 – *Recommender* pour [*PCI Ecology*](#)

Relecture d'articles et évaluation de projets

Review ► Comme tout le monde, j'imagine, à raison d'une dizaine d'articles par an. Mais je ne tiens pas les comptes détaillés. C'est un service à la communauté, pas une médaille que je me décerne ou une preuve de bonne conduite.

Evaluation de projets ► Projet de thèse EFPA (1) ; Projet innovant INRA EFPA (1) ; *Mobilitas Pluss postdoctoral grant applications, Estonian Research Council* (ETAg) (1)

Enseignement

Pour les activités les plus significatives en termes d'investissement :

- 2016 – Responsabilité de l'UE de Stage du Master BFT (anciennement FET)
- 2010-2018 Enseignement dans l'UE interactions biotique, Master BFT (anciennement FET) ● Univ. Bordeaux

2010-2019 Participation à la préparation des candidats à l'agrégation SV-STU
● Université de Bordeaux

DE QUOI PARLE-T-ON ?

Chez les insectes il y a d'un côté les gentils, les utiles, au premier rang desquels les pollinisateurs et les auxiliaires de cultures (syrphes, coccinelles, chrysopes et autres forficules), et de l'autre les méchants, les nuisibles, ceux qui démangent et sont vecteurs de maladies (les moustiques, les poux, les puces) ou qui détruisent les cultures et les denrées (le doryphore, la pyrale du maïs). C'est simple, circulez, il n'y a plus rien à lire. Buffon – critiquant Réaumur – le faisait d'ailleurs déjà remarquer en rappelant « [qu']une mouche ne doit pas tenir plus de place dans la tête d'un naturaliste qu'elle n'en tient dans la nature⁵ » et que les abeilles « n'ont d'autres rapports avec nous que celui de nous fournir de la cire et du miel⁶ ». OK *boomer*. Mais c'est un peu rapide comme jugement.

Le simple fait de séparer les bons d'un côté et les méchants de l'autre souligne d'emblée l'importance que l'on doit accorder aux insectes, ne serait-ce que pour comprendre comment utiliser les utiles pour se prémunir des nuisibles. C'est la base de la lutte biologique. Mais l'intérêt que l'on peut porter aux insectes ne se limite pas à cette seule « utilisation ». Les insectes sont partout. En nombre et diversité, ils occupent quantitativement une place

5 Buffon G-LLC de. 1842. *Œuvres complètes*. chez Furne et Cie. 782 pp., page 507

6 *idib*

dominante dans les écosystèmes (Gaston 1991). Les insectes herbivores sont un maillon essentiel des réseaux trophiques et jouent à ce titre un rôle clé dans le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes terrestres (Hunter 2001, Yang and Gratton 2014, Kristensen et al. 2019). Ils contribuent par exemple très largement au recyclage de la matière organique dans les écosystèmes, notamment (mais pas exclusivement, loin de là) parce leurs déjections (*frass*) et leurs cadavres se décomposent plus rapidement que la litière, mais aussi parce qu'en consommant le feuillage, ils augmentent la quantité de lumière (et de chaleur) arrivant au sol (Hunter 2001). De plus, les insectes herbivores arbitrent les interactions plantes-plantes et jouent par la même un rôle de médiateur dans l'assemblage et la dynamique des communautés végétales (Stastny and Agrawal 2014), laquelle est liée à leur productivité (Cardinale et al. 2011). Ils sont aussi, bien sûr, responsables d'une part significative des pertes de rendements dans les agrosystèmes (Oerke 2006). Pour toutes ces raisons, il apparaît parfaitement justifiable que les insectes, en général, et les insectes herbivores en particulier, occupent un peu plus de place dans la tête des écologues que ne le suggérait Buffon à Réaumur.

Dans ce qui suit, il sera question des interactions plantes-herbivores. Plantes-herbivores, au pluriel. Je ne ferai rien de plus que de justifier pourquoi l'emploi du pluriel est impératif. *Plantes* au pluriel parce que du point de vue de l'herbivore, toutes les plantes ne se valent pas. C'est vrai pour des plantes d'espèces différentes comme pour des individus de la même espèce, voire même pour différentes branches d'un même arbre. De manière parfaitement symétrique, pour une plante, tous les herbivores ne se valent pas. Une chenille, ce n'est pas un puceron ; un puceron, ce n'est pas un scolyte. De plus, exception faite des conditions de laboratoires hautement contrôlées dans lesquelles on peut envisager de faire interagir spécifiquement un herbivore avec une plante, les deux protagonistes sont plutôt enfermés dans des interactions multiples avec *des* plantes, et *des* herbivores. *Des* plantes, qui peuvent modifier la manière dont *la* plante interagit avec *un*

herbivore. *Des* herbivores, qui peuvent modifier la manière dont *la* plante interagit avec *un* herbivore et dont *un* herbivore interagit avec *des* plantes. Cela m'oblige à reformuler ma première phrase : « il sera question des interactions plantes-*plante*-herbivore-herbivores » (Figure 3.1).

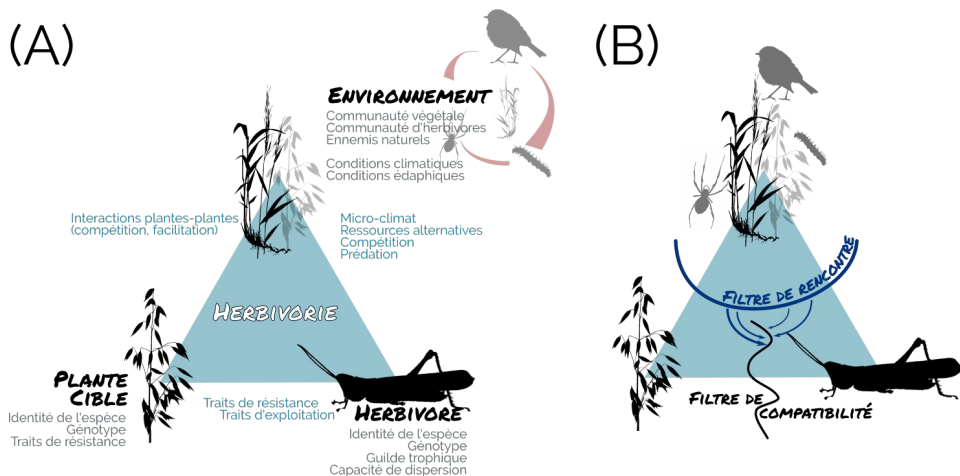


Figure 3.1 • Le « triangle de l'herbivorie » comme cadre général de l'étude de la résistance des plantes aux insectes herbivores. L'herbivore – définie comme la quantité de tissus de la plante consommée par l'herbivore – est déterminée par les traits de la plante et les traits de l'insecte (A) qui déterminent conjointement le filtre de compatibilité (B). L'environnement modifie les conditions de l'interaction au travers de la modification du microclimat, de la disponibilité de ressources alternatives, ou de la diversité des prédateurs et des compétiteurs de l'herbivore (A). Il intervient par conséquent en tant que filtre de rencontre (B), mais également comme modulateur de l'ouverture/fermeture du filtre de compatibilité.

Source des images : <http://phylopic.org/>.

Les herbivores sont eux-même consommés par plus gros, et plus petits qu'eux. Prédateurs et parasitoïdes jouent de manière indéniable un rôle dans les défenses indirectes de *la* plante contre *les* herbivores. Prédateurs et parasitoïdes sont également directement dépendant de ressources autres que les herbivores qu'ils consomment. *Les* plantes structurent directement et indirectement la disponibilité et la répartition de ces ressources. Complexifions : « il sera question des interactions plantes-*plante*-herbivore-herbivores-prédateurs » (Figure 3.1).

Toutes ces interactions que j'ai mentionnées sont *attisées* et *lubrifiées* par les facteurs abiotiques. *Attisées* fait référence à la température qui a un effet direct sur les insectes herbivores – entre autres – et détermine – entre autres (bis) – leur phénologie et leur activité. *Lubrifiées* fait référence à l'eau, ou plutôt au manque d'eau qui, conjointement avec les attaques d'insectes, est un facteur de stress important chez les plantes. Et certains herbivores bénéficient très largement de ce stress. Ainsi, pour bien comprendre la résistance des plantes aux insectes herbivores dans le contexte des interactions biotiques multiples que j'ai annoncé, on ne peut pas faire l'économie de prendre en compte le climat (**Figure 3.1**). Qu'une analogie me soit permise : le *Valérien* de Luc Besson a été tourné sur fond vert. Que vous ayez aimé le film ou pas, vous m'accorderez que l'incrustation du décor aide à la compréhension. Le climat, dans ce qui suit, ce sera le décor, mais je ne l'incrusterai que tardivement.

Voilà le *pitch* : La résistance des plantes aux herbivores est définie comme l'ensemble des caractères⁷ physiques, chimiques, physiologiques ou phénologiques de la plante qui réduisent sa consommation par les insectes herbivores (Agrawal et al. 2006). Deux stratégies permettent aux plantes de réduire la consommation par les insectes herbivores. L'une consiste en l'évitement, ou *antixénose* : la plante exprime un ensemble de traits qui réduisent les préférences des herbivores, lesquels évitent le contact. La plante est protégée avant d'être attaquée. Voyons ça comme un « geste barrière ». L'autre stratégie relève de la défense active, c'est l'*antibiose*, caractérisée par un ensemble de traits qui réduisent la consommation des tissus de la plante par les herbivores (Stenberg and Muola 2017). Ces deux mécanismes sont analogues aux notions de filtres de rencontre (*antixénose*) et de filtre de compatibilité (*antibiose*) qui déterminent l'issue des interactions entre les hôtes et leurs parasites (Combes 2001) : il n'y a d'interaction possible

7 Par la suite, par habitude et conformisme, j'emploierai abusivement le terme de « trait », en francisant de manière au combien commode le « *trait* » anglais.

que si (1) l’herbivore et la plante se rencontrent et si (2) la plante est « compatible », dans le sens où l’herbivore peut la consommer.

Tout l’enjeu d’aborder la résistance des plantes aux insectes herbivores du point de vue de l’écologie consiste bien sûr **caractériser les traits des plantes et des herbivores qui constituent les filtres de rencontre et de compatibilité**, mais plus encore à **caractériser, contextualiser et intégrer les facteurs biotiques et abiotiques de l’environnement qui en déterminent l’ouverture**.

Vous et moi nous attaquons là à une sorte de pensum : rendre cohérentes, intelligibles et vaguement attirantes quelques années de recherches passées et peut être futures sur un sujet pas tout à fait aussi vaste que l’écologie mais assez quand même pour pouvoir facilement s’y perdre. Attaquer ce problème de manière frontale apparaît d’emblée comme peu raisonnable. Du moins pour l’instant. Alors autant la découper en pièces de puzzle individuellement accessibles à l’entendement. Je ne suis pas sûr du rendu d’ensemble, mais j’espère qu’individuellement, les différentes pièces que je décris et que j’essaie d’assembler dans ce qui suit vous paraîtront cohérentes, intelligibles et vaguement attirantes.

Ecrire, c’est choisir. J’ai fait le choix de me focaliser essentiellement sur le haut du « triangle de l’herbivorie » (**Figure 3.1**) qui représente l’effet de l’environnement, parce que c’est mon fond de commerce depuis le début. Et encore, je n’aborde l’environnement que sous deux aspects : les effets de voisinage chez les plantes et le climat. Cela implique que je mets de côté une partie des travaux réalisés dans le cadre de la thèse de Thomas Damestoy (2019) qui se situaient en grande partie sur la base du triangle : il s’agissait notamment de déterminer les traits de défenses impliqués dans la résistance à la chenille processionnaire du chêne *Thaumetopoea processionea*. Je n’aborde pas non plus, ou si peu, la dimension paysagère des interactions plantes-herbivores qui a représenté une bonne partie de la thèse d’Elena Valdés Correcher (2020). Ce sont des sujets que je n’ai abordés que récemment. Je n’ai pas beaucoup plus à en dire que ce qu’ont très

bien écrit Thomas et d'Elena dans leurs thèses. Toutefois, les réflexions initiées avec eux se retrouvent ça et là dans ce mémoire.

L'ENFER, C'EST (PAS TOUJOURS) LES AUTRES

Imaginez-vous un instant avec une paire d'ailes à écailles, une paire d'antennes, et trois paires de pattes. Rappelez vous que plus jeune, vous rampiez à la queue-leu-leu avec vos frères et sœurs pour trouver un coin tranquille au soleil après vous êtes empiffré-e d'aiguilles de pins. Bref, imaginez-vous être un papillon de processionnaire du pin. Il ne vous reste au mieux que 48h à vivre pour vous reproduire et pondre vos œufs là où vos descendants auront assez à manger. Imaginez, enfin, que vous êtes dans la forêt des Landes, au milieu de la plus grande plantation de pins d'Europe. Vous visualisez ? C'est un peu ça, le paradis.

Ce chapitre traite de ce paradis. Il y sera question de la manière dont les herbivores détectent, colonisent, et attaquent leurs plantes hôtes. Mais il y sera aussi question de la manière dont les herbivores évitent les plantes non-hôtes. Il y sera enfin question de la manière dont les interactions entre plantes hôtes et non-hôtes conditionnent directement ou indirectement leurs attaques par les insectes herbivores.

Résistance et susceptibilité par association

Résistance et susceptibilité par association sont les deux faces d'une même pièce que l'on regroupe sous le terme générique d'effets d'association – *associational effects* (Barbosa et al. 2009, Underwood et al. 2014, Moreira et al. 2016a). Dans leurs acceptions originales, résistance (*associational resistance*) et susceptibilité par association (*associational susceptibility*) font référence à l'influence des voisins qu'une plante peut avoir sur sa probabilité d'être attaquée par les herbivores (insectes ou mammifères). Les mêmes concepts peuvent également être appliqués (avec quelques raffinements dans les mécanismes sous-jacents) aux pathogènes des plantes.

Quelques problèmes sémantiques à (ne pas) évacuer rapidement

Effets d'association ou effet de la diversité des plantes ?

Bien qu'initialement introduits pour rendre compte des interactions interspécifiques entre plantes, il a été rapidement proposé que les effets d'association puissent aussi survenir dans le cas d'interactions entre plantes de la même espèce (Moreira et al. 2016a), pour peu que les plantes en interaction diffèrent par certains aspects morphologiques ou biochimiques impliqués dans leurs interactions avec les herbivores (Utsumi et al. 2011, McArt and Thaler 2013).

La résistance par association décrit la réduction des dégâts d'insectes sur une plante lorsque celle-ci est entourée de voisins hétérotypiques (« hétérotypique » pouvant faire référence à des voisins d'une autre espèce ou d'un autre génotype que celui de la plante en question). La susceptibilité par association est le phénomène opposé, tel qu'une plante subit plus d'attaques par les herbivores en présence de voisins hétérotypiques.

Les effets d'association peuvent se manifester dès lors que l'on considère deux types de plantes en interaction, qu'il s'agisse de deux plantes d'espèces différentes, ou de deux génotypes ou variétés d'une même espèce. Dans un tel cas, la terminologie est sans ambiguïté et l'on peut se contenter de parler « d'effet d'association » ou « d'effet de voisinage ». A partir du moment où au contraire l'on considère une plante entourée par plusieurs voisins de types différents, la terminologie se complique. De nombreux auteurs (moi y compris, je serais donc tenté de dire « à juste titre ») évoquent les « effets de la diversité des plantes sur les dégâts d'insectes ». Pourtant, plusieurs écueils se cachent sous les « effets de la diversité des plantes ». J'égrainerai quelques explications dans les paragraphes suivants en abordant les mécanismes sous-tendant les effets d'association mais il me semble important d'en esquisser les grandes lignes dès maintenant.

Un problème d'échelle – Dans le cadre de plantations expérimentales, où les plantes de types différents sont alternées de manière régulière (par exemple des alignements consistant en un pin, un bouleau un chêne pédonculé, un pin un bouleau un chêne pédonculé... comme c'est le cas sur le dispositif expérimental ORPHEE que vous découvrirez plus en détails au chapitre suivant), toutes les plantes d'une même espèce ont systématiquement les mêmes voisins (Castagneyrol et al. 2013). Dans d'autres dispositifs expérimentaux, la diversité des plantes est fixée à l'échelle de la parcelle mais la position des plantes est aléatoire à l'intérieur des parcelles (Muiruri et al. 2016, Barantal et al. 2019). Chaque plante peut ainsi avoir des voisins différents de sorte que deux niveaux de « diversité » s'emboîtent, celui de la parcelle et celui des voisins immédiats. C'est cette condition que l'on retrouve dans les conditions naturelles (Guyot et al. 2016). De nombreux travaux sur les effets de la diversité des plantes sur les fonctions écosystémiques au sens large indiquent que ces effets peuvent opérer à différentes échelles (Hambäck et al. 2014, Muiruri et al. 2016, Verschut et al. 2016). Mas

Des effets confondus – Il n’y a pas de la place pour tout le monde sur un hectare. Si, sur une surface donnée, la diversité des plantes augmente, alors de deux choses l’une : soit la densité totale de plantes par unité de surface augmente à chaque nouvelle espèce ajoutée dans la communauté (d’un point de vue méthodologique, ce type de plan expérimental est qualifié de *design* additif), soit la densité totale reste constante, mais la densité de chaque espèce diminue avec la diversité des plantes (*design* substitutif). Dans le premier cas, l’effet de la diversité des plantes est confondu avec un effet de densité à l’échelle de la parcelle. Dans le second cas, l’effet de la diversité des plantes est confondu avec la densité relative de chacune des espèces. On peut s’en accommoder (Damien et al. 2016, Castagneyrol et al. 2019b), mais c’est un problème à garder en tête.

Diversité vs. Identité – Une des principales critiques faites aux études abordant la question des « effets de la diversité des plantes sur... » est qu’elles présentent le risque d’être entachées d’un effet d’échantillonnage (*sampling effect*) pouvant masquer des traitements cachés (*hidden treatments*). La probabilité qu’une communauté de plantes inclue une espèce avec des traits particulièrement importants pour telle ou telle fonction écologique augmente nécessairement avec la diversité des plantes (Huston 1997). Typiquement, c’est le cas des plantes fixatrices d’azote. Lorsqu’il s’agit de relier diversité des plantes et productivité primaire, l’augmentation de la productivité avec la diversité des plantes peut être simplement due à un effet d’échantillonnage tel que la probabilité d’inclure des plantes fixatrices d’azote dans la communauté augmente avec la diversité des plantes (Hector et al. 1999). Le même raisonnement tient également pour la probabilité d’associer des plantes particulièrement sensibles ou particulièrement résistantes aux herbivores. Plusieurs méthodes permettent aujourd’hui de distinguer, ou du moins de partitionner les effets de la diversité des plantes en tant que tels des effets de l’identité des espèces associées ou de leur abondance relative. Certaines méthodes sont purement statistiques (Loreau and Hector

2001, Kirwan et al. 2009, Gotelli et al. 2011), d'autres sont plus intégratives du point de vue de l'écologie et s'attachent à décrire les plantes et les communautés végétales non pas simplement du point de vue de la taxonomie, mais du point de vue fonctionnel, ce que je développerai plus avant dans les paragraphes à venir.

*Résistance, évitement, susceptibilité, sensibilité,
comment s'y retrouver ?*

J'ai pris le parti de traduire « *associational susceptibility* » par « *susceptibilité par association* ». Je me suis fait reprendre à plusieurs reprises parce qu'il semblerait que « sensibilité » soit plus approprié en bon français⁸. Mais ce n'est pas tout à fait la même chose.

Quels que soient ses voisins, avant que l'on puisse quantifier des dégâts d'insectes herbivores sur une plante, il faut d'abord que l'herbivore atteigne la plante, qu'il accepte de croquer ou piquer dedans et qu'il s'alimente dessus suffisamment longtemps pour causer des dégâts observables. Une réminiscence de mes cours de parasitologie (**Figure 3.1**) me fait faire l'analogie avec ce que les pathologistes définissent comme le filtre de rencontre (la plante est-elle accessible ?) et le filtre de compatibilité (la plante est-elle consommable ?). Les voisins d'une plante peuvent – en principe – moduler l'ouverture de ces deux filtres (Carrasco et al. 2015, Moreira et al. 2016a).

Tout effet de la diversité des plantes sur l'accessibilité de la plante par l'herbivore relève du filtre de rencontre. Le filtre de rencontre est fermé si les voisins limitent la capacité des herbivores à accéder à la plante hôte. Dans un tel cas, la plante n'est pas attaquée. J'hésite alors à parler de résistance puisque l'herbivore n'a pas été en contact avec la plante. On pourrait parler

8 Je remercie au passage Pilar Fernandez-Conradi pour m'avoir initialement mis la puce à l'oreille sur cette question. Pili, toutes mes excuses pour avoir voulu corriger ce que j'avais trop rapidement pris pour une mauvaise traduction. Tu avais vu « le truc » avant que je n'arrive à (me) le formaliser.

d'antixénose par association, mais là encore, puisque ce ne sont pas les traits de la plante elle même qui lui confèrent cette forme de résistance, ce serait tendancieux. Peut être qu'il faudrait plutôt parler d'échappement par association plutôt que de résistance. Au contraire, les voisins d'une plante peuvent avoir pour effet de la rendre plus facilement visible ou accessible par les herbivores. Dans ce cas, le filtre de rencontre est grand ouvert et la plante se retrouve susceptible d'être attaquée. Disons qu'elle est prédisposée aux attaques. Mais elle n'est pas nécessairement plus sensible pour autant puisqu'à ce stade là, il n'y a pas encore eu d'attaque.

Le filtre de compatibilité entre en jeu une fois franchi le filtre de rencontre. J'aurais tendance à réserver les termes de *résistance* et de *sensibilité* par association aux effets de la diversité des plantes sur l'ouverture du filtre de compatibilité. Cela suppose que les voisins d'une plante modifient l'expression des caractères de la plante impliquée dans les préférences et les performances de l'herbivore (Agrawal et al. 2006, Moreira et al. 2014a, Kos et al. 2015, Kostenko et al. 2017, Bustos-Segura et al. 2017, Castagneyrol et al. 2018b, 2018c).

Bien qu'à ma connaissance la question n'aie jamais été formulée de la sorte dans la littérature sur les effets d'association, il m'apparaît que le gros des travaux menés jusqu'à récemment (comprenez début 2010) se sont essentiellement concentrés sur le filtre de rencontre. C'est ce qui se cache derrière les termes *resource concentration* (Root 1973), *resource frequency* (Hambäck et al. 2014, Kim and Underwood 2014), *plant apparency* (Castagneyrol et al. 2013). Au contraire, la manière dont la diversité des plantes module l'ouverture du filtre de compatibilité commence seulement à être prise en compte au travers des travaux posant la question de l'effet de la diversité des plantes sur l'expression des traits foliaires. Notamment ceux impliqués dans les interactions plantes-herbivores, mais pas que (*indirect trait mediated effects*, Barton and Bowers 2006, Walter et al. 2011, Moreira et al. 2014a, Kostenko et al. 2017).

En embuscade derrière ce problème sémantique, il y a un gros problème méthodologique (Stenberg and Muola 2017). Selon les auteurs, ou les modèles biologiques, la réponse des insectes à la diversité des plantes est renseignée par l'abondance des herbivores, leur richesse spécifique ou leur diversité, ou encore par les dégâts qu'ils causent (Barbosa et al. 2009, Kambach et al. 2016). Il est *a priori* tentant de considérer que tout effet de la diversité des plantes sur l'abondance des insectes herbivores relève du filtre de rencontre. Sauf que si la présence d'un herbivore sur une plante atteste de sa colonisation par cet herbivore, l'absence d'un herbivore ne veut pas dire que la plante n'a pas été colonisée. C'est particulièrement le cas des herbivores sessiles ou peu mobiles au stade larvaire, notamment les mineuses, les larves cécidogènes ou certaines larves de lépidoptères. Si les herbivores sont dénombrés à ce stade, renseigner un zéro dans un tableau de données peut prendre deux sens très différents. Le zéro peut vouloir dire « je n'ai pas vu la larve, parce que l'adulte n'avait pas pondu sur cette plante », auquel cas le filtre de rencontre était effectivement fermé, ou bien « je n'ai pas vu la larve parce que la femelle avait pondu sur cette plante mais que la larve (ou l'œuf) est morte », auquel cas le filtre de rencontre peut avoir été ouvert (D'Costa et al. 2013, 2014). L'incertitude est d'autant plus grande que les mécanismes générant les effets d'association sont souvent inférés à partir des dégâts causés sur les plantes (Schuldt et al. 2010, Setiawan et al. 2014, Guyot et al. 2015). Aussi, il est extrêmement fréquent que dans les études dans lesquelles les auteurs ont renseigné à la fois la réponse *numérique* (comprenez, le nombre d'individus) et *fonctionnelle* (i.e., les dégâts) des herbivores à la diversité des plantes, ces deux variables présentent des réponses différentes (Rhainds and English-Loeb 2003, Barbosa et al. 2009, Maguire et al. 2015, Kambach et al. 2016).

Je reviendrai sur ces différents mécanismes dans les paragraphes qui viennent mais à ce stade, pour trancher sur la question sémantique du départ, disons qu'il serait plus judicieux de distinguer la *prédisposition par association* et la *sensibilité par*

association comme deux dimensions de ce que les anglais appellent *associational susceptibility*. Toutefois, pour ne pas trancher, je préfère en rester à la mauvaise traduction de « susceptibilité par association » qui, si elle ne fait pas consensus, au moins fait sens.

Un équilibre subtil

La résistance par association est le phénomène le plus courant. C'est du moins la conclusion d'études observationnelles à grande échelle (Guyot et al. 2016) et de plusieurs méta-analyses (Vehviläinen et al. 2007, Jactel and Brockerhoff 2007, Barbosa et al. 2009, Castagneyrol et al. 2014a). Je voudrais que l'on s'arrête un moment sur ces méta-analyses. La question n'est pas de définir ici ce qu'est une méta-analyse⁹ (Koricheva and Gurevitch 2014, Nakagawa et al. 2017). Au contraire, je voudrais insister sur les conclusions que les méta-analyses ne tirent pas.

En 2007, Jactel et Brockerhoff ont publié une méta-analyse sur les effets de la diversité des arbres sur les dégâts d'insectes. En compilant plus d'une centaine de comparaisons de dégâts d'insectes sur des arbres en mélange ou en peuplements monospécifiques, ils sont arrivés à la conclusion que, *en moyenne*, la diversité des arbres contribue à réduire les dégâts d'insectes en forêt. Comprenez : la résistance par association domine la susceptibilité par association en milieu forestier. En creusant un peu plus loin que la moyenne générale, ils ont montré que ceci était particulièrement vrai pour les insectes spécialistes, alors que pour les généralistes, l'effet moyen de la diversité des arbres était nul. Il est peut être normal de ne retenir ou de ne mettre en avant que le premier résultat, celui pour lequel un effet *statistiquement significatif* de la diversité des arbres a été mis en évidence. Pourtant, je me dis que c'est plutôt ce qu'ils n'ont pas réussi à expliquer (à savoir une moyenne non significativement différente de zéro pour les généralistes) qui

9 Pour un aperçu très succinct et simplifié de la méthode, voir *Les méta-analyses : de l'art de bien mélanger les torchons et les serviettes*, <https://theconversation.com/meta-analyses-de-l-art-de-bien-melanger-torchons-et-serviettes-81286>

s'est avéré être le résultat le plus stimulant par la suite (Castagneyrol et al. 2014a, Kambach et al. 2016).

Les méta-analyses ont le mérite de faire le point sur les grandes tendances, mais leur capacité à rendre compte des mécanismes générant les patrons observés est très limitée. Or, le besoin de concentrer les efforts de recherche sur les mécanismes a été pointé dans plusieurs articles de synthèse et d'opinion sur le sujet (Underwood et al. 2014, Moreira et al. 2016a). Ces derniers temps, je me suis attaché à faire un peu de ménage dans les causes de la variabilité dans le sens et la force des effets d'association pour essayer d'en faire ressortir un schéma sous-jacent. Dans les prochaines parties, je vous propose d'explorer ces mécanismes en discutant des traits des plantes et des herbivores qui peuvent contribuer non seulement à l'attraction (ou au contraire à la diversion) des herbivores par leurs plantes hôtes, mais également ceux qui sont impliqués dans la relation plante-herbivore(s) une fois celle-ci colonisée par les herbivores. Ce ne sont pas nécessairement les mêmes traits impliqués dans ces deux étapes. Ni aux mêmes échelles.

Les mains dans le cambouis

Deux familles de mécanismes peuvent rendre compte des effets de la diversité des plantes sur les insectes herbivores. La première dépend essentiellement de la densité relative des différentes espèces de plantes (*density-mediated processes*) alors que la seconde implique un effet indirect de la diversité des plantes sur les herbivores, via une modification de l'expression des traits des plantes (*indirect trait-mediated effects*). Les effets dépendant de la densité ont été, historiquement, les premiers à être élucidés (Barbosa et al. 2009, Moreira et al. 2016a) alors que la compréhension des effets indirects dépendant des traits commence à peine à s'amorcer (Kos et al. 2015, Kostenko et al. 2017, Bustos-Segura et al. 2017, Zhong et al. 2017). De manière complémentaire, les effets de la diversité des plantes peuvent s'expliquer par un effet

direct des plantes sur les herbivores, ou par un effet indirect faisant intervenir le troisième niveau trophique représenté par les prédateurs, parasites et parasitoïdes des herbivores (**Figure 4.1**). En principe, on pourrait également faire entrer en scène les pathogènes des plantes, mais je réserve cette question à un prochain chapitre. Dans celui-ci, je vais m'attacher à décrire ce que l'on sait sur les mécanismes sous tendant les effets d'association, ce que l'on commence à entrevoir, et ce vers quoi on pourrait tendre.

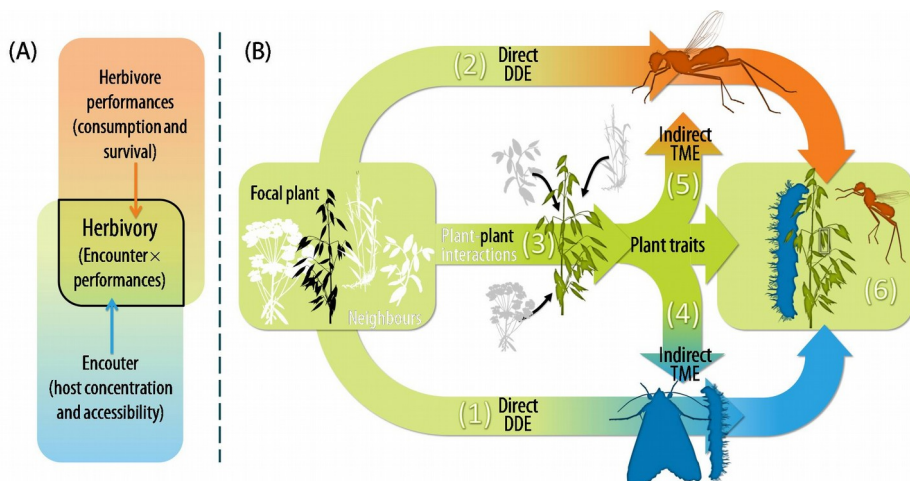


Figure 4.1 • Schéma conceptuel illustrant les effets de la diversité des plantes sur les dégâts d'insectes. **(A)** Les dégâts d'herbivores sont le résultat de l'interaction entre la capacité des herbivores à accéder à une plante (filtre de rencontre) et de leur capacité à l'exploiter (filtre de compatibilité). **(B)** La diversité des plantes modifie directement la densité des herbivores (①) et de leurs ennemis (②) sur la plante hôte au travers de mécanismes dépendant de la densité (DDE: *Density Dependent Effects*). La diversité des plantes peut indirectement modifier l'herbivorie en modifiant l'apparence de la plante hôte (③) ainsi que les traits (TME: *Trait Mediated Effects*) impliqués dans sa relation avec les herbivores (④) via leurs ennemis (⑤).

La diversité des plantes rédui(rai)t l'accessibilité des herbivores à leur ressource alimentaire

Je vais commencer par une autre anecdote. Je pars du principe que le principal protagoniste n'y verra pas d'inconvénient¹⁰. En 2015, j'ai proposé et encadré le stage de Master 2 de Maxime Damien

¹⁰ Maxime, j'espère ne pas me tromper.

dont l'objectif affiché était d'étudier les effets de la diversité des arbres sur les attaques de chenilles processionnaire du pin. Nous nous sommes appuyés sur le dispositif ORPHEE. Il s'agit d'une expérience de manipulation de la diversité des arbres sur laquelle 256 placettes de 400 m² ont été plantées en 2008 à partir d'un ensemble de cinq espèces natives de la région (le pin maritime, le bouleau verruqueux, les chênes pédonculé, vert et tauzin) seuls (monocultures) ou en mélanges de deux à cinq espèces (vous en saurez plus au chapitre suivant).

Nous avons observé que les niveaux d'attaque des pins étaient plus élevés dans les mélanges pins-chênes que dans les monocultures – ce que nous avons interprété comme de la susceptibilité par association – et au contraire réduits dans les mélanges pins-bouleaux en comparaison des monocultures – ce que nous avons interprété comme de la résistance par association. En bâtissant sur le rapport de stage de Maxime, nous avons rédigé un article que nous avons soumis à la revue *Ecologia*. Après trois longs mois (!), la décision de l'éditeur nous est parvenue : rejet.

Passée la déception initiale, nous avons relu avec grand intérêt les commentaires des deux *reviewers* de l'article. L'un d'eux pointait du doigt le fait que notre dispositif expérimental ne permet(tait) pas de conclure sur la résistance ou la susceptibilité par association parce que le dispositif ORPHEE consiste en un *design* substitutif tel que la densité de chaque espèce est inversement proportionnelle à la richesse spécifique : de 100 pins par parcelle en monoculture, on tombe immédiatement à 50 dans les mélanges des deux espèces, 33 dans les mélanges de trois espèces, etc. Bref, nous ne pouvions pas conclure à de la résistance/susceptibilité par association parce que les effets de diversité et de densité étaient systématiquement confondus. Pour que notre conclusion tienne, il aurait fallu que nous disposions de monocultures à densité de pins comparable à leur densité dans les différents mélanges.

Le dispositif ORPHEE avait été planté en 2008. Il n'était pas question de rajouter de nouvelles modalités. Et vis-à-vis de Maxime, du temps et de l'énergie investie dans cette étude, il n'était pas question de renoncer à publier les résultats de son stage. Il nous a fallu déconstruire et réinventer notre vision du dispositif et des analyses. La pirouette est décrite dans l'article de Maxime (Damien et al. 2016). Nous avons réalisé qu'en l'état du dispositif au moment de notre étude, la taille des chênes était telle qu'ils étaient souvent difficiles à repérer sous les fougères et les abondants ajoncs¹¹ (**Figure 4.2**). Leur taille moyenne était de l'ordre du mètre. Rien de comparable avec les pins et les bouleaux qui dépassaient allègrement les 5 m (**Figure 4.3**). Il nous a paru pertinent de considérer que les chênes pouvaient être considérés comme faisant partie de la végétation herbacée. Ou du moins que leur (petite) taille était telle qu'il était raisonnable de considérer qu'ils n'entraient pas en interaction avec les autres « arbres » (à savoir les pins et les bouleaux) plantés sur le dispositif ORPHEE.



Figure 4.2 • Photo prise en septembre 2017 sur le dispositif ORPHEE. La photo illustre la taille relative des pins, des bouleaux et des chênes. Au premier plan, des chênes verts quelque peu masqués par la végétation du sous bois (notamment des fougères et de l'ajonc). Au second plan, des bouleaux. Sur la droite, des pins. Tous les arbres ont le même âge... mais pas du tout la même taille !

11 C'est le moment de remercier tous les collègues et étudiants qui se sont fait perforer l'épiderme sur le terrain pour acquérir les données que je présente ici, et ailleurs, et en particulier les collègues de l'UE Forêt-Pierroton – notamment Bernard Issenhuth – pour leurs heures, les jours, les mois qu'ils ont passés à installer, entretenir, et surveiller le dispositif.

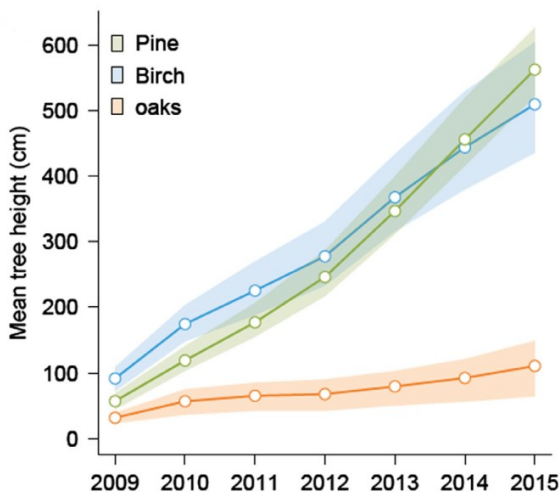


Figure 4.3 • Dynamique de croissance en hauteur des arbres sur le dispositif ORPHEE depuis la plantation entre 2009 et 2015. Les trois espèces de chênes ont été rassemblées dans une seule catégorie. C'est le croisement entre les courbes vertes et bleu autour de 2014 qui est particulièrement intéressant à constater ici. Source : Damien *et al.* (2016).

Avec cette approximation, les parcelles associant le pin avec une espèce de chêne pouvaient être assimilées à des monocultures de pin, mais dont la densité aurait été de 50 tiges par parcelles. Ces « pseudo-monocultures » pouvaient alors être directement comparées aux mélanges pin-bouleau sans risque de confondre densité et diversité. En requalifiant les mélanges pin-chêne(s) et en les utilisant comme monocultures de référence, il devenait possible de distinguer les effets d'association des effets de densité (**Figure 4.4**).

Avec cette approche, nous avons montré que les effets de la diversité des arbres sur les niveaux d'infestation par la chenille processionnaire résultent de deux processus indépendants (Damien *et al.* 2016, Castagneyrol *et al.* 2019b) : ① un effet de concentration et de dilution tel que la probabilité de colonisation d'une parcelle augmente avec la densité de pins alors qu'à l'inverse la probabilité d'attaque d'un arbre individuel diminue avec la concentration de la ressource (i.e., les attaques se répartissent sur un nombre plus important d'arbres, diluant les dégâts) et ② un effet de résistance par association tel que la probabilité individuelle d'attaque était systématiquement réduite en présence de bouleau (**Figure 4.5**).

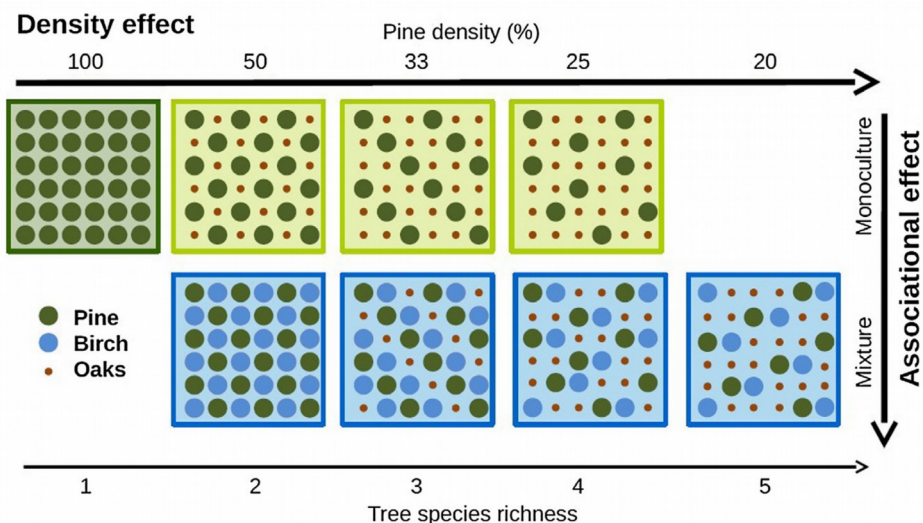


Figure 4.4 • Diagramme conceptuel représentant la décomposition de l'effet de la richesse spécifique en arbres en deux composantes sur le dispositif ORPHEE : un effet d'association et un effet de densité. Les points de couleurs représentent le bouleau, le pin et les chênes (chêne pédonculé, chêne tauzin et chêne vert). La taille du point est proportionnelle à la taille moyenne des arbres en 2015. En assimilant les chênes à la végétation du sous bois, les mélanges pin-chênes excluant le bouleau apparaissent comme un gradient de dilution du pin (de gauche à droite). La comparaison des niveaux d'attaques par la processionnaire du pin sur les parcelles représentées en vert sur cette figure constitue un test de l'effet indépendant de l'hypothèse de concentration de la ressource. Pour une richesse spécifique donnée, donc pour un niveau de dilution du pin, la comparaison des mélanges avec et sans bouleau (de bas en haut) constitue un test de l'effet d'association, indépendamment de la concentration de la ressource. Source : Damien et al. (2016).

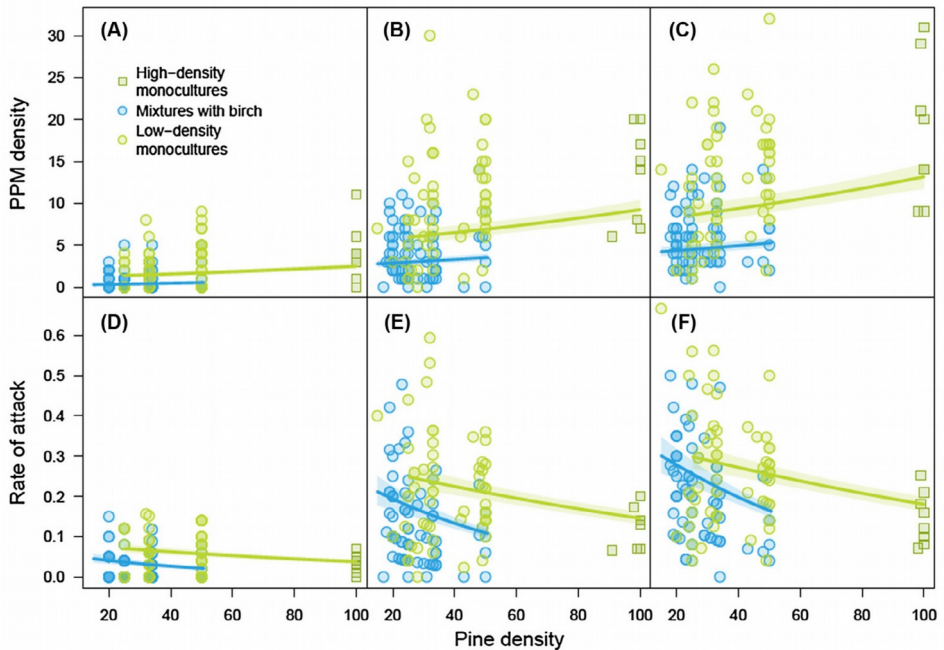


Figure 4.5 • Effets de la concentration de densité de pins et de la présence de bouleau sur les attaques de processionnaire du pin sur le dispositif ORPHEE. Alors que la colonisation des parcelles par la processionnaire du pin augmentait avec la densité de pins (PPM density, **A-C**), la proportion d'arbres attaqués diminuait (Rate of attack, **D-E**). Ces patrons étaient indépendants de la présence de bouleau et cohérents pendant les trois années de mesure (2013, **A,D** ; 2014, **B,E** ; 2015, **E,C**). Dans cette figure, le *design* du dispositif ORPHEE est tel que la densité de pin est inversement proportionnelle au nombre d'espèces plantées. Les monocultures « vraies », c'est-à-dire avec 100 pins par parcelle, sont à droite. Le taux d'attaques représente la proportion de pins attaqués dans les parcelles expérimentales. L'effet de la densité se lit donc de gauche à droite. L'effet de la présence/absence de bouleau se lit à la verticale, en comparant le taux d'attaques en présence ou en absence de bouleau à densité égale. Source : Damien *et al.* (2016).

Cet exemple¹² introduit plusieurs points que je vais développer par la suite :

- Pour de bêtes contraintes d'espace, il n'est pas possible d'augmenter indéfiniment la diversité des plantes sur une surface donnée sans diminuer le nombre d'individu de chaque espèce. C'est particulièrement le cas en forêt. De fait, effets d'association (une résistance ou une susceptibilité conférées par les voisins d'une plante) sont fréquemment confondus avec les effets de dilution (ou, en prenant le problème à l'envers, les effets de concentration). Association et dilution interviennent de concert dans les conditions naturelles, mais il est important de pouvoir les séparer de manière expérimentale (Kim and Underwood 2014, Kim 2017).
- La chenille processionnaire du pin est considérée comme un herbivore spécialiste capable de s'alimenter sur plusieurs espèces du genre *Pinus*, voire sur quelques autres conifères comme le cèdre. On peut légitimement s'interroger sur ce qu'auraient été les résultats pour un herbivore généraliste pour lequel plusieurs espèces auraient potentiellement pu être exploitées comme ressource alimentaire.
- Ce que nous avons mesuré, c'est le nombre de nids de processionnaires. Admettons que cela soit un bon indicateur de la colonisation des parcelles et des arbres par la processionnaire. Admettons. Nous avons donc renseigné des abondances, pas des dégâts. Or, une fois l'arbre colonisé, ou plus généralement la plante, plusieurs facteurs entrent en ligne de compte pour contrôler les dégâts. Or, les facteurs

12 Cette anecdote m'inspire plusieurs réflexions. En premier lieu, je tiens à remercier ce *reviewer* anonyme. Son commentaire était plus que pertinent et a conditionné pour le mieux une bonne partie de ce que nous avons fait sur le dispositif ORPHEE par la suite, notamment dans le cadre de l'ANR DiPTiCC (2017-2021). Ensuite, c'est un exemple très positif du système d'évaluation par les pairs. Cette étude ayant été portée par un étudiant de Master, je suis très content que nous ayons pu aller avec lui au bout du processus de publication. Je me plais à croire que cela a été formateur et motivant pour Maxime.

qui contrôlent l'accessibilité des herbivores à leurs plantes hôtes ne sont pas nécessairement les mêmes qui contrôlent la quantité de biomasse consommée – donc les dégâts – et la diversité des plantes peut intervenir de différentes manières aux différents niveaux de la chaîne allant de la détection de la plante aux dégâts en passant par la colonisation de la plante.

L'hypothèse de concentration de la ressource revisitée

Pour un herbivore spécialiste d'une espèce de plante, une monoculture de cette plante, c'est comme le vin d'honneur aux noces de Jeannette : un peu bondé, mais avec une profusion de nourriture. Une fois accroché au buffet, il y a peu de chance d'en faire sortir tonton Nestor. Autrement dit, un herbivore spécialiste en quête de nourriture a de fortes chances de coloniser une monoculture et, une fois atteinte, la probabilité qu'il en reparte est faible. C'est ce que Richard B. Root (1973) a formalisé sous ce qu'il convient d'appeler l'hypothèse de concentration de la ressource (*the resource concentration hypothesis*). Cette hypothèse a fait l'objet de nombreux tests et d'une abondante littérature. Les résultats empiriques et de modélisation confirment l'importance première de ce facteur pour expliquer les niveaux de population d'herbivores à l'échelle de la population de plantes hôtes (Hambäck and Englund 2005, Hambäck et al. 2010, Andersson et al. 2013, O'Rourke and Petersen 2017) et à l'échelle de la plante individuelle (Castagneyrol et al. 2013, Hambäck et al. 2014, Damien et al. 2016).

L'effet de la concentration de la ressource sur les densités d'herbivores pourrait à la rigueur être indépendant de celui de la diversité des plantes. Rappelez-vous, c'est ce que nous avons observé pour les attaques de processionnaires du pin sur ORPHEE (**Figure 4.5**). Or, une augmentation de la diversité des plantes s'accompagne fréquemment à la fois d'une diminution de la densité de chaque espèce (donc de la concentration de la ressource) et

d'une diminution de leur fréquence (i.e., de leurs proportions relatives). En manipulant de manière (presque) factorielle la densité et la fréquence de deux espèces de solidage, Kim et Underwood (Kim and Underwood 2014) ont montré une interaction entre effets de concentration et de fréquence de la ressource. Les dégâts d'insectes augmentaient de manière linéaire avec la densité de la plante hôte (conformément à l'hypothèse de concentration de la ressource), mais de manière non linéaire avec sa fréquence, avec un pic pour des fréquences intermédiaires. En l'occurrence, la présence d'une espèce non-hôte modifiait la manière dont la disponibilité de l'espèce hôte était perçue par les herbivores (Verschut et al. 2016).

A ce titre, tous les mélanges d'espèces ne se valent pas. Du moins pas pour tous les herbivores. En nous penchant sur l'épineuse question de la distinction entre généralistes et spécialistes, nous avons suggéré que pour un herbivore généraliste, certains mélanges d'espèces de plantes pouvaient être perçus comme des ressources homogènes de sorte que dans ces conditions, la diversité des plantes pouvait n'avoir aucun effet sur les dégâts. Avant d'aller plus loin, une courte digression s'impose. Généralistes ou spécialistes : de quoi parle-t-on ? Il est étonnant de voir à quel point « spécialistes » et de « généralistes » sont des notions tellement intuitives que l'on omet souvent de définir ces termes. Spécialistes et généralistes sont définis par rapport à une ressource. Dans le cas qui nous occupe, par rapport aux plantes. Il existe un continuum depuis des herbivores ne pouvant réaliser leur cycle de développement que sur une seule espèce de plantes (les spécialistes), et des herbivores pouvant au contraire s'accommoder d'une grande diversité de plantes hôtes (les généralistes). De manière très arbitraire, plusieurs auteurs ont raffiné cette notion en qualifiant de monophages les insectes herbivores s'alimentant sur un seul genre de plantes, d'oligophages ceux exploitant plusieurs genres au sein de la même famille de plantes, et de polyphages les herbivores pouvant s'alimenter sur des plantes appartenant à des familles botaniques différentes (Novotny et al. 2010). Récemment,

Jorge et al. (2014) ont introduit l'idée selon laquelle la définition du niveau de spécialisation des herbivores devrait prendre en compte la disponibilité des plantes. Par exemple, un herbivore pourrait être considéré comme généraliste à l'échelle de son aire de distribution mais, localement, ne s'alimenter que sur un spectre plus étroit de plantes hôtes. Il est ainsi plus réaliste de distinguer les « vrais » spécialistes, qui ne s'alimentent que sur une gamme restreinte de plantes, quelle que soit leur disponibilité dans la communauté végétale, les « vrais » généralistes, qui exploitent une gamme plus large de plantes, mais toujours les mêmes espèces, indépendamment de leur disponibilité, et les herbivores au régime alimentaire indiscriminé capables comme les généralistes d'exploiter plusieurs espèces de plantes, mais avec des préférences reflétant la disponibilité des différentes espèces dans les communautés végétales. Et comme si ce n'était pas déjà assez compliqué comme ça, nous avons pu mettre en évidence par ailleurs que le degré de spécialisation d'une espèce peut varier dans le temps, notamment du fait de fluctuations dans la dynamique de population (Castagneyrol et al. 2016). Pour aujourd'hui, restons en à la définition intuitive, et, cette digression passée, reprenons.

En quoi la quantité de ressource disponible pour un herbivore dans une communauté de plante est-elle dépendante de son niveau de spécialisation alimentaire ? Deux plantes ont d'autant plus de chances de partager des traits les rendant exploitables par une même espèce d'herbivore (ou de pathogène) qu'elles sont étroitement apparentées (Ness et al. 2011, Gilbert et al. 2012, Parker et al. 2015). Partant de ce constat, nous avons proposé que des assemblages de plantes étroitement apparentées pourraient être considérés comme des monocultures du point de vue des herbivores généralistes : les deux plantes pouvant être consommées, la communauté végétale peut alors être considérée comme l'équivalent d'une monoculture. Dans un tel cas, il n'y aurait pas « d'effet de diversité » à attendre vis-à-vis des généralistes (**Figure 4.6**). De tels effets ne se manifesteraient que pour des mélanges associant des essences éloignées sur le plan

phylogénétique. Au contraire, selon le même raisonnement, tout mélange reviendrait à diluer l'espèce hôte d'un herbivore spécialiste, quelle que soit l'identité des essences associées (Figure 4.6).

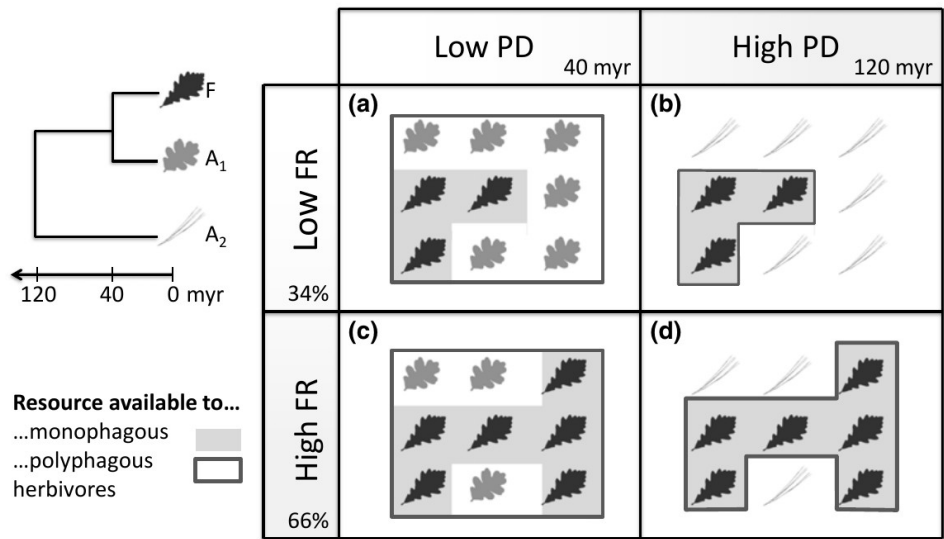


Figure 4.6 • Diagramme conceptuel représentant la relation entre spécialisation de l'herbivore, disponibilité de l'arbre hôte (*Focal Resource*, FR) et distance phylogénétique (PD) entre l'arbre focal (F) et une espèce associée (A). La ressource disponible pour les monophages (spécialistes) consiste uniquement en l'arbre focal. Au contraire, pour les polyphages (généralistes), les espèces associées sont d'autant plus susceptibles d'entrer dans le régime alimentaire de l'herbivore qu'elles sont phylogénétiquement proches (ici, A1) de l'espèce focale (panneaux a et c). Au contraire, les espèces associées phylogénétiquement éloignées (ici A2) de l'espèce focale ne sont pas consommées (panneaux b, d) de sorte que dans ces mélanges, la seule ressource disponible pour les herbivores monophages comme polyphages est représentée par l'espèce focale. Source : Castagneyrol et al. (2014a).

En requalifiant les mélanges d'essences du point de vue de la disponibilité de la ressource pour différents types d'herbivores, nous avons montré que pour les herbivores généralistes, les effets de la diversité des arbres peuvent varier de la résistance par association dans des mélanges associant des arbres très éloignés du point de vue phylogénétique (typiquement, des mélanges feuillus-conifères) à la susceptibilité par association dans le cas de plantes étroitement apparentées (par exemples des plantes d'un même genre, voire

d'une même famille) (**Figure 4.7**). Au contraire, pour les herbivores définis comme spécialistes, nous avons mis en évidence une diminution des dégâts avec la diminution de la fréquence de l'espèce hôte, indépendamment de l'identité des espèces associées.

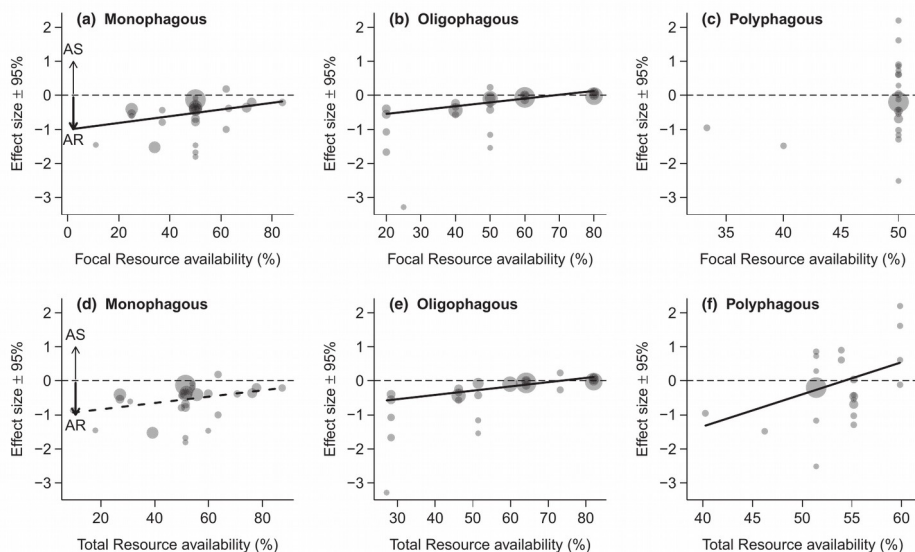


Figure 4.7 • Méta-analyse des effets de la disponibilité de la ressource dans les forêts mélangées sur les dégâts d'insectes monophages, oligophages et polyphages. L'axe des ordonnées représente le logarithme du rapport entre les dégâts causés par un type d'insecte sur une espèce d'arbre en mélange (*Focal resource*), et les dégâts causés par le même type d'insecte, sur la même espèce d'arbre, en monoculture. Ainsi, les valeurs négatives et positives correspondent à de la résistance et de la susceptibilité par association, respectivement. (a-c) L'axe des x représente la fréquence (i.e., le % en nombre de tiges) de l'espèce cible dans le mélange. (d-f) L'axe des x représente la ressource totale potentiellement disponible pour les herbivores. Elle est calculée en additionnant la fréquence de l'espèce cible avec la contribution potentielle des espèces associées, laquelle est estimée en pondérant la fréquence de chaque espèce associée à la distance phylogénétique entre espèce cible et espèces associées. Ainsi, la ressource totale potentiellement disponible pour les herbivores est d'autant plus grande que les espèces d'arbres présentes en mélange sont étroitement apparentées. Source : Castagneyrol *et al.* (2014a).

Au moment de rédiger l'article, nous étions conscients du fait que les herbivores n'interagissent pas avec la phylogénie des arbres, mais avec les traits qu'ils expriment à un moment donné à un endroit donné (cette précision spatiale et temporelle a toute son

importance). Plutôt que d'utiliser la phylogénie des arbres pour requalifier la composition des mélanges et la quantité de ressources potentiellement disponibles pour les généralistes et les spécialistes, nous avons cherché à utiliser des indices de diversité fonctionnelle. Et nous voilà partis à écumer la base de données TRY et les articles spécialisés pour tenter de mettre en vis-à-vis la liste des espèces d'arbres incluses dans la méta-analyse et la valeur de leurs traits. Après plusieurs semaines, la base de données était toujours mitée. Miteuse peut être aussi. Les problèmes étaient que : (i) aujourd'hui encore il n'est pas évident de déterminer quels sont les traits les plus pertinents pour expliquer les interactions arbres-herbivores, (ii) les bases de données ne renseignent en général que des données moyennes par espèce, or (iii) il est de plus en plus évident que l'expression des traits est fonction du contexte écologique et que la valeur d'un même trait varie d'un point à l'autre de l'aire de distribution de l'espèce. Nous avons donc abandonné cette approche, mais l'idée de relier diversité des plantes, traits des arbres et diversité fonctionnelle des communautés et herbivorie est toujours d'actualité. En attendant, il n'en reste pas moins que la diversité des plantes conditionne en partie les dégâts d'insectes par un simple effet de dilution des attaques.

Les voisins d'une plante ne sont pas que des 'solvants' ou des ressources potentielles

L'hypothèse de concentration de la ressource, revisitée ou dans son acception originale, offre un cadre théorique pour expliquer la dynamique de colonisation de la ressource, *pas* les dégâts d'insectes. Sauf à faire l'hypothèse d'une relation si ce n'est linéaire au moins positive entre densité des herbivores et dégâts. Ce serait un raccourci périlleux, parce qu'une fois la plante colonisée, elle peut être plus ou moins consommée par un insecte herbivore. Si l'on met pour un temps de côté le risque de prédation, ce sont les traits de

la plante qui déterminent la quantité de biomasse prélevée par les insectes herbivores.

La résistance des plantes aux insectes herbivores peut être caractérisée par un ensemble de traits réduisant les performances des insectes herbivores. A ce titre, la dureté des feuilles, la présence de cire, la densité d'épines ou de trichomes sont des traits physiques de résistance contre les herbivores (Schoonhoven 2005, Agrawal and Fishbein 2006, Pearse 2011, Kariyat et al. 2017). La quantité d'azote ou la teneur en eau des feuilles de même que leur concentration en métabolites secondaires comme les terpènes ou les polyphénols sont autant de traits chimiques impliqués dans la résistance des plantes aux insectes herbivores (Forkner et al. 2004, Schoonhoven 2005, Barbehenn and Peter Constabel 2011, Moreira et al. 2014b, Damestoy et al. 2019). Traits physiques et chimiques interagissent pour définir la résistance de la plante aux herbivores (Agrawal and Fishbein 2006). La valeur de ces traits est en partie déterminée génétiquement (Barbour et al. 2015, Damestoy et al. 2019), mais ils sont dans leur grande majorité largement plastiques. Plusieurs travaux récents ont montré que leur plasticité est en partie déterminée par l'identité et la diversité des voisins qu'une plante a. C'est notamment le cas des traits de défense chimique (Mraja et al. 2011, Moreira et al. 2014a, Kos et al. 2015, Nickmans et al. 2015, Kostenko et al. 2017, Bustos-Segura et al. 2017, Rosado-Sánchez et al. 2017, Castagneyrol et al. 2018b). Là, on entre *vraiment* dans la *résistance* par association.

Plusieurs mécanismes non exclusifs peuvent rendre compte de l'effet indirect de la diversité des plantes sur les insectes herbivores au travers d'une modification des traits de défense. Discutons les.

D'abord, on ne peut pas tout faire à la fois ! Il y a généralement chez les plantes un compromis d'allocation de ressources (*trade-off*) entre la croissance et la défense (Coley et al. 1985, Herms and Mattson 1992, Endara and Coley 2011). Or, il est bien établi que la diversité des plantes favorise la production

primaire (Hector et al. 1999, Hooper et al. 2012, Cardinale et al. 2012, Liang et al. 2016). On peut alors s'attendre à ce qu'une plante réduise son investissement dans les défenses si elle alloue plus de ressources et d'énergie à la croissance lorsqu'elle est associée à des voisins hétérospécifiques. Un rare test explicite de cette relation réalisé sur des arbres en milieu tropical suggère que l'effet de la diversité des arbres sur les défenses chimiques des feuilles contre les herbivores serait indépendant de l'effet positif de la diversité sur la production de biomasse (Rosado-Sánchez et al. 2017).

Ensuite, les voisins d'une plante peuvent modifier son environnement abiotique, ce qui peut avoir des répercussions sur les traits de défense. C'est particulièrement le cas en milieu forestier où les conditions abiotiques sont fortement structurées verticalement (Thomas et al. 2010, Forrester 2017, Stiegel et al. 2017, Castagneyrol et al. 2019a). Pour ne prendre qu'un exemple, la quantité de lumière reçue par les individus d'une espèce peut être fortement influencée par l'identité des espèces associées (Muiruri and Koricheva 2016). Rappelez-vous la dynamique de croissance des arbres sur le dispositif ORPHEE : les chênes reçoivent individuellement beaucoup plus de lumière dans les monocultures de chênes que dans les mélanges associant le chêne au bouleau ou au pin (Castagneyrol et al. 2017). Or, la quantité et la qualité de lumière reçues par une feuille influencent à la fois ses traits physiques et chimiques (Roberts and Paul 2006, Ballaré 2014). L'identité et la diversité des voisins d'un arbre – mais cette relation est extrapolable aux plantes herbacées – peuvent ainsi indirectement influencer ses traits de défense au travers d'une modification de son environnement (Moreira et al. 2014a, Kostenko et al. 2017, Bustos-Segura et al. 2017, Castagneyrol et al. 2017, 2018b, 2018c, Rosado-Sánchez et al. 2018). Par exemple, en mesurant un ensemble de traits foliaires impliqués dans la défenses des feuilles contre les herbivores (composés phénoliques) et déterminant leur qualité nutritive (C:N, LDMC, concentration en amidon et en sucres libres) dans des feuilles de bouleaux, nous

avons montré que ces traits sont influencés par l'identité des arbres voisins (**Figure 4.8**), et que cela générerait un effet indirect des arbres voisins sur les dégâts d'insectes herbivores (**Figure 4.9**) – bien que ces effets indirects impliquant les traits (Trait-Mediated Indirect Interactions, Ohgushi 2012) ne rendaient pas compte de la totalité de la variation des dégâts d'insectes entre arbres (Castagneyrol et al. 2018b).

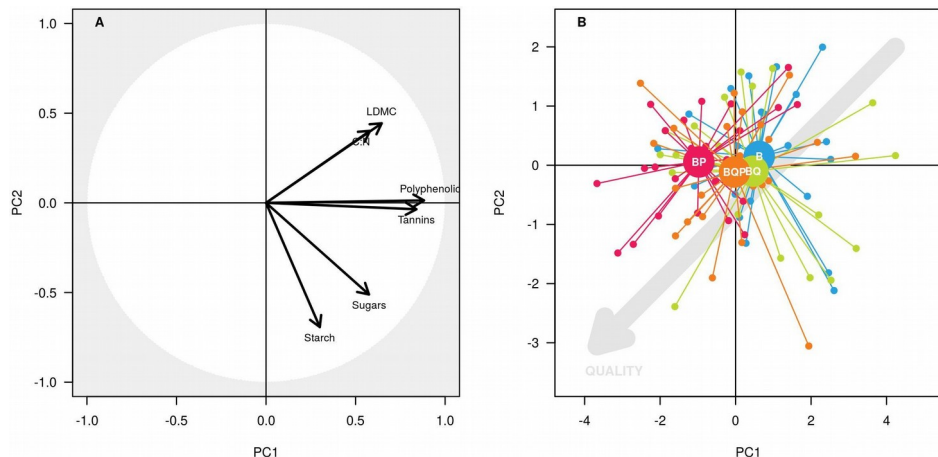


Figure 4.8 • Effets de la diversité des arbres sur les traits foliaires du bouleau *Betula pendula*. Les traits (LDMC, C:N, concentration en polyphénols totaux, en tannins, en sucres et en amidon) ont été mesurés sur des feuilles de bouleau intactes (*i.e.*, sans traces apparentes d'herbivorie) dans quatre peuplements : des monocultures (B), des mélanges de bouleau et de chêne pédonculé (BQ), des mélanges de bouleau et de pin (BP), et des mélanges de bouleau, de chêne pédonculé et de pin (BQP). En B, la flèche grise traversant le cadran d'en haut à droite vers en bas à gauche indique un gradient croissant de qualité des feuilles, depuis des feuilles pauvres en eau et en azote mais riches en polyphénols, vers des feuilles plus riches en eau, en azote, en sucres, et moins défendues. Source : Castagneyrol et al. 2018.

Enfin, les plantes communiquent entre elles. Elles émettent des signaux qui, une fois intégrés, sont directement réutilisés comme défenses (Himanen et al. 2010) ou amorcent ou induisent la mise en place de défenses chez les plantes qui les perçoivent (Kessler and Baldwin 2001, Kessler et al. 2006, Babikova et al. 2013, Moreira et al. 2016b). Ces signaux peuvent passer par voie aérienne au travers de composés volatiles organiques, ou par voie souterraine, notamment via le réseau des mycorhizes (Kessler et al. 2006, Babikova et al. 2013, Ninkovic et al. 2013). La diversité des

plantes peut avoir un effet sur les dégâts d'insectes herbivores en altérant l'émission, la diffusion, la réception et l'intégration de ces signaux de communication, soit directement au travers des interactions plantes-plantes, soit indirectement au travers d'une modification de la structure et des facteurs abiotiques de l'habitat (Himanen et al. 2015, Holopainen et al. 2018, Mutyambai et al. 2019, Šimpraga et al. 2019).

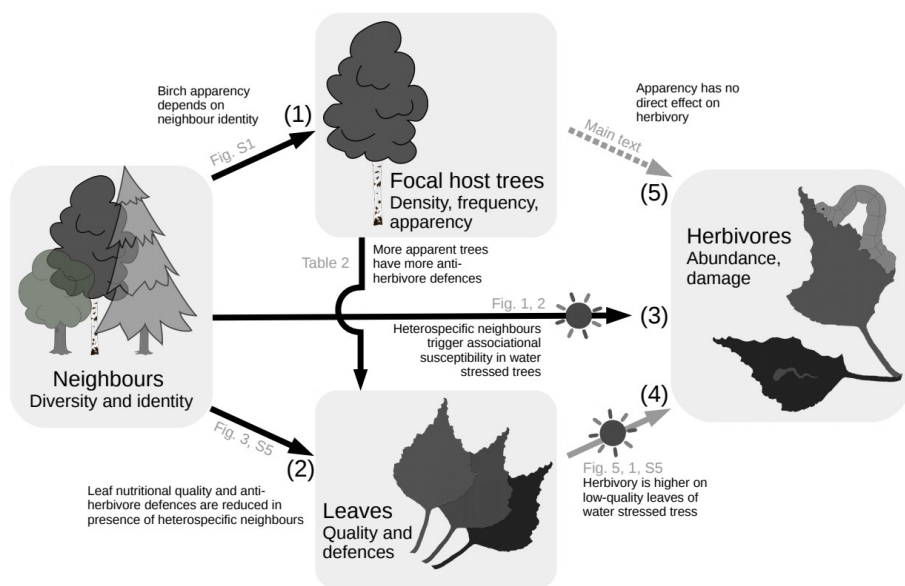


Figure 4.9 • Effet de l'identité et de la diversité des arbres voisins du bouleau sur son accessibilité pour les herbivores (1 - apparency) et ses traits foliaires (2) et conséquences directes (3) et indirectes (4, 5) sur l'abondance et les dégâts d'insectes herbivores. Les soleils indiquent que la relation mentionnée n'était observable que dans les conditions de stress hydrique. Source : Castagneyrol et al. 2018.

Ainsi, selon l'identité de ses voisins, une plante peut être plus ou moins exposée aux attaques d'insectes herbivores, de même qu'elle peut être plus ou moins apte à se défendre elle-même. La défense collective et la modification des défenses individuelles sont donc deux réalités de la résistance « écologique » des plantes aux insectes herbivores. Les deux processus peuvent être isolés expérimentalement (Nitschke et al. 2017, Castagneyrol et al. 2018c), mais il est évident qu'ils interviennent de manière

concomitante dans les communautés végétales et sont susceptibles d'interagir (Ohgushi and Hambäck 2015, Ida et al. 2018). Reste à déterminer leur importance relative dans la vraie vie. C'est une autre affaire.

Voisins vigilants : allô, le 911 ?

Pour qu'un herbivore cause des dégâts sur une plante, il faut bien sûr qu'il soit en mesure de la coloniser et de l'exploiter, mais il faut également qu'il s'alimente suffisamment longtemps pour causer des dégâts visibles. Or, les herbivores sont eux-mêmes consommés par une grande diversité de prédateurs et d'ennemis au sens plus large (incluant parasites et parasitoïdes) de sorte que tout facteur écologique favorisant l'activité des ennemis des herbivores devrait, en principe, se traduire par une réduction des dégâts sur les plantes. Je vais d'abord revenir sur ce « en principe », pour ensuite discuter des approches généralement employées pour étudier la contribution de la prédation à la résistance par association (je n'ai en tête qu'un exemple en tête ayant suggéré que la prédation pourrait au contraire être une source de susceptibilité par association : Stenberg et al. 2007). Pour finir, j'évoquerai très succinctement le cas peut être particulier des écosystèmes forestiers.

La bonne vieille hypothèse des « ennemis naturels »

D'abord un constat : l'abondance et la diversité des herbivores augmentent généralement avec la diversité des plantes, et la diversité des prédateurs et des parasitoïdes augmente avec la diversité des herbivores (Siemann et al. 1998, Crutsinger 2006, Duffy et al. 2007, Haddad et al. 2009, Scherber et al. 2010, Castagneyrol and Jactel 2012, Nitschke et al. 2017, Jouveau et al. 2019). Cela s'explique notamment par la plus ou moins grande spécialisation des consommateurs vis-à-vis de leurs ressources : à chaque nouvelle espèce au niveau trophique n correspond une ressource nouvelle pour le niveau $n + 1$. Dès lors, une hypothèse

classique propose que la résistance par association serait le résultat d'un meilleur contrôle des herbivores par leurs ennemis (*the natural enemies hypothesis*, Elton 1958, Root 1973).

Intuitivement, ça fait sens : s'il y a une plus grande diversité de prédateurs là où il y a une plus grande diversité de plantes, alors on s'attend à ce qu'il y ait plus de prédation, et ce d'autant plus que la diversité des plantes apporterait une diversité d'habitats et de ressources alternatives pour les prédateurs et les parasitoïdes (Langellotto and Denno 2004, Araj et al. 2008, Schuldt et al. 2011, Damien et al. 2017). A moins qu'au contraire la diversité des plantes ne s'accompagne d'une hétérogénéité structurale et d'une diversité de composés organiques volatiles telles que les prédateurs et les parasitoïdes auraient des difficultés à localiser leurs hôtes (Gols et al. 2005, Bukovinszky et al. 2007, Randlkofer et al. 2010).

Il n'est ainsi pas garanti que les effets de la diversité des plantes sur l'abondance et la diversité des prédateurs se traduisent de manière effective par un meilleur contrôle des populations d'herbivores (Jonsson et al. 2017). La synthèse de Letourneau et al. (2009) suggère au contraire que le contrôle des populations d'herbivores n'est pas universellement augmenté par la diversité des prédateurs. Une des raisons probable en est la prédation intra-gilde, c'est à dire la prédation des prédateurs (par exemple les araignées) par d'autres prédateurs (par exemple les oiseaux) pourrait augmenter avec la diversité des plantes, au moins à l'échelle du paysage (Martin et al. 2013). Cela plaide pour aborder la question des effets de la diversité des plantes sur le contrôle biologique des herbivores non pas seulement du point de vue des densités d'ennemis naturels, mais également du point de vue de leur activité effective.

Plus de plantes, plus d'ennemis naturels, donc plus de biocontrôle (!/?)

Plusieurs approches peuvent être envisagées pour étudier l'efficacité des ennemis naturels comme agents de biocontrôle des populations d'insectes herbivores. Pour les *aficionados* des parasitos, il est possible de collecter les herbivores sur le terrain, de les ramener au laboratoire, de les élever et d'attendre de voir quels sont les parasitoïdes (et combien) qui en émergent (Nitschke et al. 2017, Fernandez-Conradi et al. 2018a). C'est par exemple ce que nous avons fait dans le cadre de la thèse de Pilar Fernandez-Conradi (Fernandez-Conradi 2017, Fernandez-Conradi et al. 2018a). Un des objectifs de sa thèse était de tester l'hypothèse de résistance par association sur l'insecte responsable de la formation des galles du cynips du châtaigner, *Dryocosmus kuriphilus*. Nous avons comparé les niveaux d'infestation des châtaigniers (*Castanea sativa*) par ce ravageur invasif spécialiste du châtaigner dans des peuplements purs de châtaigniers et différents peuplements mélangés. Comme attendu sous l'hypothèse de résistance par association, nous avons observé que les châtaigniers étaient plus attaqués dans les peuplements purs que dans les peuplements mélangés. C'était notamment dans les mélanges associant le châtaigner au chêne chevelu (*Quercus cerris*) que les niveaux d'attaques étaient les plus faibles (**Figure 4.10**).

Le cynips du châtaigner est un herbivore exotique venu d'Asie sans son cortège d'ennemis naturels. Mais les cynips, on en a aussi en Europe. Notamment beaucoup sur le chêne. Nous avons formulé l'hypothèse que la réduction des niveaux d'attaques des châtaigniers par le cynips en présence de chênes chevelus pouvait s'expliquer par le partage de parasitoïdes entre les cynips du chêne et le cynips du châtaigner (Matošević and Melika 2013, Panzavolta et al. 2013, Francati et al. 2015). Pour tester cette hypothèse, nous avons extrait les parasitoïdes des galles de cynips du châtaigner (**Figure 4.11**). Nous avons montré que la composition des

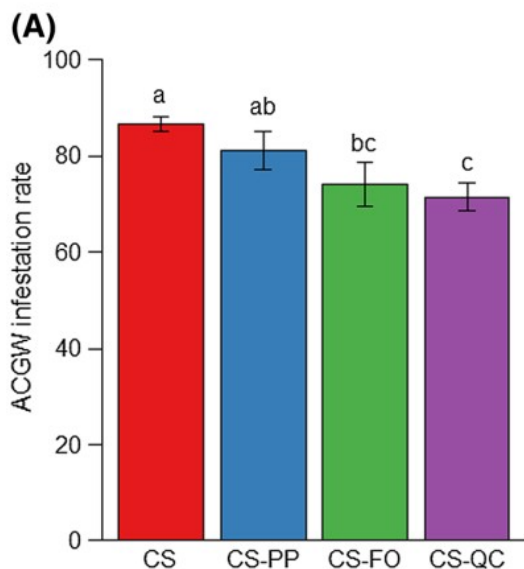


Figure 4.10 • Taux d'infestation des châtaigniers par la galle du cynips *Dryocosmus kuriphilus* selon la composition en essence du peuplement forestier. Le taux d'infestation correspond à la proportion de rameaux présentant des galles. CS : châtaigner *Castanea sativa*; CS—PP : mélange de châtaigner et du pin maritime (*Pinus pinaster*); CS—FO : mélange de châtaigner et de frêne (*Fraxinus ornus*); CS—QC : mélange de châtaigner et de chêne chevelu (*Quercus cerris*). Source : Fernandez-Conradi et al. 2018.

communautés de parasitoïdes présents dans les galles de *D. kuriphilus* différerait selon la composition en essences des parcelles échantillonnées (**Figure 4.12**). En revanche, nous n'avons établi aucune corrélation entre l'abondance des parasitoïdes, leur diversité ou la présence de certaines espèces et le taux d'infestation des châtaigniers par le cynips.



Figure 4.11 • Dispositif permettant la récupération des parasitoïdes de *Dryocosmus kuriphilus*. Les galles sont placées dans une boîte en carton percée de deux orifices dans lesquels sont insérés des tubes transparents. Les parasitoïdes émergent dans la boîte et sont attirés vers la lumière. Les tubes sont vérifiés et renouvelés tous les matins. Photo : © Pilar Fernandez-Conradi.

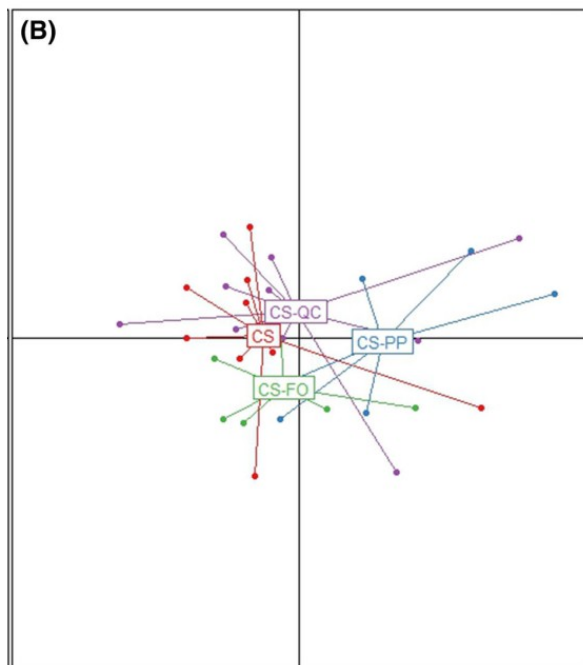


Figure 4.12 • Effets de la composition en essences des peuplements forestiers sur la composition des communautés de parasitoïdes extraits des galles du cynips du châtaigner *Dryocosmus kuriphilus*. CS : châtaigner *Castanea sativa* ; CS—PP : mélange de châtaigner et du pin maritime (*Pinus pinaster*) ; CS—FO : mélange de châtaigner et de frêne (*Fraxinus ornus*) ; CS—QC : mélange de châtaigner et de chêne chevelu (*Quercus cerris*). Source : Fernandez-Conradi et al. 2018.

Une autre approche souvent employée pour tester l'hypothèse dite des *ennemis naturels* consiste à caractériser l'effet des prédateurs sur la plante, en leur en empêchant l'accès (Mooney et al. 2010, Giffard et al. 2013, Dekeukeleire et al. 2019) et en quantifiant, par exemple, les dégâts d'insectes herbivores sur la plante. Mais cela ne quantifie pas directement la prédation, seulement son effet indirect sur la plante. Au cours des 30 dernières années, l'utilisation de fausses proies exposées aux vrais prédateurs s'est très largement répandue parmi les scientifiques intéressés par la prédation (Mäntylä et al. 2008, Muiruri et al. 2016, Roslin et al. 2017, Leles et al. 2017, Rößler et al. 2018). Les prédateurs sont leurrés par la proie artificielle faite en pâte à modeler ou en argile, et laissent sur sa surface une trace de dents, de bec, de mandibules, de griffes... (**Figure 4.13**). Mais là encore, la méthode souffre de biais dans la mesure où elle ne quantifie, au mieux, que l'activité des prédateurs qui attaquent ces proies artificielles (Zverev et al.

2020), sans permettre – à ce jour – une identification formelle des prédateurs (Lövei and Ferrante 2017, Rößler et al. 2018).

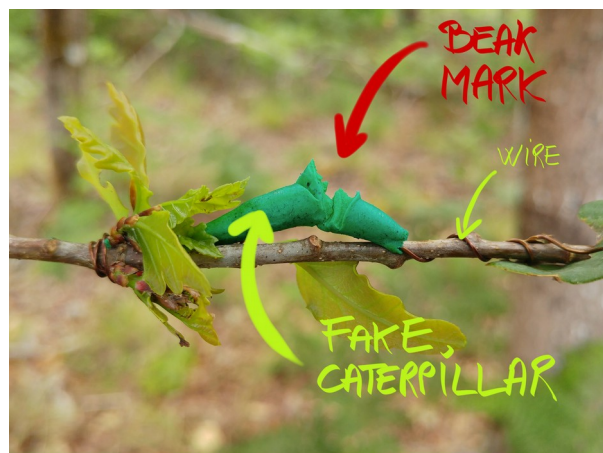


Figure 4.13 • Exemple de leurre en pâte à modeler attachée à une branche de chêne. Le leurre présente une très nette trace de bec, signe d'une attaque par un oiseau. © Bastien Castagneyrol.

Lorsque ces différentes approches ont été mises en œuvre pour tester l'effet de la diversité des plantes sur l'efficacité du contrôle biologique par les ennemis des herbivores, les résultats ont été très contrastés. Certaines études ont en effet conclu à un effet positif de la diversité des plantes sur la prédation (Riihimäki et al. 2004, Muiruri et al. 2016, Leles et al. 2017), d'autres ont conclu l'inverse (Manak et al. 2017), d'autres encore n'ont pas conclu (Schuldt et al. 2011, Schuldt and Scherer-Lorenzen 2014, Castagneyrol et al. 2017). Et encore, pour une même étude, les effets observés pouvaient varier selon le prédateur ou l'espèce de plante considérée (Riihimäki et al. 2004, Muiruri et al. 2016, Dekeukeleire et al. 2019). Je me garderai donc bien de conclure que les ennemis des herbivores contribuent à expliquer la résistance par association, du moins à l'échelle locale (Grossman et al. 2018). Même à l'échelle du paysage, alors que les ennemis naturels répondent généralement de manière positive à la diversité des habitats, cela ne se semble pas se traduire par un bio-contrôle plus efficace (Chaplin-Kramer et al. 2011).

Effets de la diversité des plantes sur le risque de prédation encouru par les herbivores

On fait une petite pose. Souvenez vous. Il était quelque chose comme 4h du matin. Vous avez émergé d'un demi-sommeil et pour une raison que vous ne vous expliquez pas, vous avez ouvert les yeux et dans la faible lumière vous avez furtivement aperçu une petite masse sombre sur le mur au dessus de votre tête. Qu'avez vous fait ? Vous avez peut-être eu la chance de vous rendormir. A moins que votre cerveau se soit mis en mode « araignée géante ». Demie panique ensommeillée. Vous vous êtes redressé.e. Vous avez réussi à allumer la lumière (je vous souhaite d'avoir été célibataire à ce moment là). Il n'y avait rien. Pas d'araignée. Pas même une petite masse sombre. Mais est-ce que vous vous êtes rendormi-e sereinement ? Toutes mes excuses à celle ou celui à qui j'aurais rappelé un mauvais souvenir. Il s'agit juste d'illustrer le fait que l'idée même du danger – si, une araignée au dessus de votre tête, la nuit, c'est un danger – cause un stress, potentiellement aigu même s'il est temporaire, et cela peut avoir des effets délétères sur la physiologie de l'animal qui le perçoit (Clinchy et al. 2013).

L'effet des prédateurs sur la physiologie des proies peut se répercuter sur les dégâts qu'ils causent sur les plantes (Peacor 2002, Clinchy et al. 2013, Bucher et al. 2014, 2015). C'est un cas d'interaction indirecte au travers de la modification des traits des herbivores (*Trait Mediated Indirect Interaction*, Ohgushi 2012). Toutefois, les conséquences pour la plante de la perception du risque de prédation par les herbivores varient entre les études (Schmitz et al. 2004). La perception du risque de prédation peut réduire les dégâts sur une plante en limitant les mouvements des herbivores qui passent ainsi moins de temps à se nourrir où à rechercher une nourriture de qualité (Bucher et al. 2015). Inversement, la perception du risque de prédation peut se traduire par une augmentation de l'activité métabolique des herbivores du fait du stress, entraînant ainsi une augmentation des besoins

énergétiques, et par là même une surconsommation (Hawlena and Schmitz 2010, Thaler et al. 2012b, Bucher et al. 2014).

Tout effet de la diversité des plantes sur l'abondance et l'activité des prédateurs peut ainsi avoir des répercussions directes sur la résistance des plantes aux insectes herbivores au travers d'une réduction des effectifs des herbivores, mais également de manière indirecte au travers de la modification de leur comportement et de leur physiologie. Je n'ai pas d'exemple précis d'étude qui aurait directement testé ce mécanisme. Toutefois, il est possible que les interactions entre les effets directs et indirects des prédateurs sur les herbivores contribuent à expliquer l'absence de relations tranchées entre diversité des plantes et contrôle des dégâts d'insectes par le niveau trophique supérieur, particulièrement dans les milieux forestiers.

Au final, il ne fait aucun doute que la diversité des plantes peut potentiellement modifier l'efficacité du contrôle des populations d'herbivores et de leurs dégâts sur les plantes. Mais la contribution des ennemis naturels des herbivores à la résistance par association est difficile à quantifier tant elle est affectée par de nombreux facteurs. Par exemple, elle varie entre écosystèmes (Zhang and Adams 2011). Elle est également influencée par des effets d'échelle, avec notamment des différences selon que la diversité des plantes est considérée à l'échelle locale (une plante et ses voisins immédiats) ou à l'échelle du paysage (Barbosa et al. 2009, Straub et al. 2014, O'Rourke and Petersen 2017).

« Ce que j'en sais, c'est que j'en suis là »

Bravo, vous êtes presque arrivés au bout du premier vrai chapitre. Le plus dur est fait. Pour résumer, voilà ce que (je crois que) l'on sait des effets d'association :

- Il y a une tendance générale à ce que les herbivores causent plus de dégâts sur les plantes dans les communautés végétales dans lesquelles la diversité des plantes est faible. Ce constat est

valable dans les conditions naturelles mais également (surtout ?) en milieu agricole comme en milieu forestier.

- Un des principaux mécanismes à l'origine de la résistance par association est la réduction de la disponibilité de la plante hôte lorsque celle-ci est « diluée » parmi des plantes non-hôte.
- La résistance par association s'observe principalement vis-à-vis des insectes spécialistes. Les résultats sont plus variables pour les insectes généralistes. Ces différences sont à interpréter à la lumière de l'effet de la diversité des plantes sur la disponibilité de la ressource pour les herbivores : tous les mélanges ne se valent pas, et certains mélanges peuvent ne pas être perçus comme tels, notamment par les insectes herbivores généralistes.
- La richesse spécifique et l'abondance des ennemis des herbivores (prédateurs et parasitoïdes) augmentent généralement avec la diversité des plantes dans les communautés végétales. Cela pourrait contribuer à un meilleur contrôle des populations d'herbivores – et par conséquent des dégâts qu'ils causent – dans les cultures mélangées. Il n'y a toutefois que peu de démonstrations claires du rôle des ennemis des herbivores dans la résistance par association en milieu forestier (ce qui ne veut pas dire que les prédateurs et les parasitoïdes n'interviennent pas dans la régulation des dégâts d'insectes herbivores).

BOÎTE À OUTILS ET TERRAINS DE JEUX

Observation (Guyot et al. 2016, van Schroyen Lantman et al. 2018, Moreira et al. 2018c), manipulation (Nitschke et al. n.d., Grossman et al. 2018), modélisation (Underwood et al. 2014, Hambäck et al. 2014). Trois approches pour étudier la relation entre biodiversité et résistance des plantes aux insectes herbivores (ou toute autre fonction écosystémique). Trois approches qui ont leurs intérêts, et leurs inconvénients. Je consacre un court chapitre à la seconde : la manipulation.

Un arbre, c'est un peu plus qu'un brin d'herbe. Une forêt, c'est un peu plus qu'un champ de maïs (même une forêt plantée). De fait, la manipulation de la diversité des arbres en forêt est un challenge expérimental. Plusieurs collectifs de chercheurs l'ont pourtant relevé. Je tire mon chapeau à leur ambition, et à leur patience, parce que « pour faire un arbre, Dieu que c'est long ». Dans ce chapitre, je présente le dispositif expérimental ORPHEE et ses cousins du réseau TREEDIVNET. C'est un prétexte pour remettre en question, ou plutôt pour mettre en perspective, une partie de mes travaux.

ORPHEE, l'Observatoire Régional de la Phénologie

J'ai fait mes classes sur le dispositif [ORPHEE](#), au sud de Bordeaux (Castagneyrol et al. 2013). Il consiste en 25 600 arbres appartenant à cinq espèces communes dans les landes de Gascogne (**Figure 5.1**) : le bouleau verruqueux (*Betula pendula*), le chêne pédonculé (*Quercus robur*), le chêne tauzin (*Q. pyrenaica*), le chêne vert (*Q. ilex*) et évidemment l'arbre emblématique de la région, le pin maritime (*Pinus pinaster*). Les cinq espèces sont réparties sur 256 parcelles unitaires de 100 arbres (10×10) plantés à 2 m les uns des autres, et associant entre une et cinq espèces de sorte que : (i) chacun de 31 mélanges qu'il est possible de faire avec ces cinq espèces sont représentés, (ii) les proportions de chaque espèce sont équivalentes dans toutes les parcelles et (iii) les arbres sont plantés selon un maillage régulier alterné de sorte que tous les individus d'une même espèce ont les mêmes voisins dans une parcelle donnée.

Ainsi, le dispositif ORPHEE permet de distinguer les effets de la richesse spécifique de ceux de la composition spécifique des parcelles expérimentales sur les processus écosystémiques. Au moins pour les quatre premiers niveaux de richesse spécifique, parce qu'il n'y a qu'un seul niveau à cinq espèces. Celui confond richesse spécifique et composition.

TREEDIVNET, Tree Diversity Network

ORPHEE appartient à un réseau international de dispositifs construits sur le même principe, le réseau [TREEDIVNET](#). A ce jour, il rassemble 25 dispositifs expérimentaux répartis sur 45 sites et animés par 43 partenaires (Verheyen et al. 2016). Le point commun à tous ces dispositifs est la manipulation de la diversité des arbres, qu'il s'agisse de la diversité génétique, spécifique ou fonctionnelle, ou d'une combinaison de ces différents types de diversité. En juin

2017, l'ensemble de 1 116 247 arbres du réseau correspondant à 230 espèces couvriraient quelques 821 hectares sur six continents (**Figure 5.2**).

Individuellement, les dispositifs du réseau TREEDIVNET permettent de contrôler expérimentalement différentes composantes de la diversité des arbres (diversité génétique : Satakunta, Communitree, BEF-China ; spécifique : FORBIO, ORPHEE ; fonctionnelle : IDENT ; phylogénétique : FAB).

Collectivement, chaque dispositif constitue autant de répétitions spatiales du test de la relation entre diversité des arbres et fonctions écosystémiques. Cela fait de TREEDIVNET une infrastructure de recherche exceptionnelle qui, bien que ne bénéficiant d'aucun soutien financier récurrent à l'échelle du réseau, permet d'aborder expérimentalement des questions de recherche inaccessibles aux chercheurs isolés ou aux collectifs nationaux. Par exemple, la répartition géographique mondiale de ces sites permet d'aborder la question de l'influence des facteurs climatiques sur les liens entre biodiversité et fonctions écosystémiques (Haase et al. 2015, Grossman et al. 2018, Kambach et al. 2019).

Bien, mais peut mieux faire

Ces dispositifs sont formidables, mais il n'empêche que plusieurs limites inhérentes à la manipulation expérimentale de la diversité des arbres peuvent être pointées du doigt. Loin d'être des critiques, ce sont essentiellement des points d'amélioration à prendre en considération pour les futurs travaux.

Un problème d'échelle spatiale

La question de savoir à quelle échelle interviennent les effets d'association est ouverte. La colonisation des arbres par les herbivores peut faire intervenir des mécanismes qui agissent à

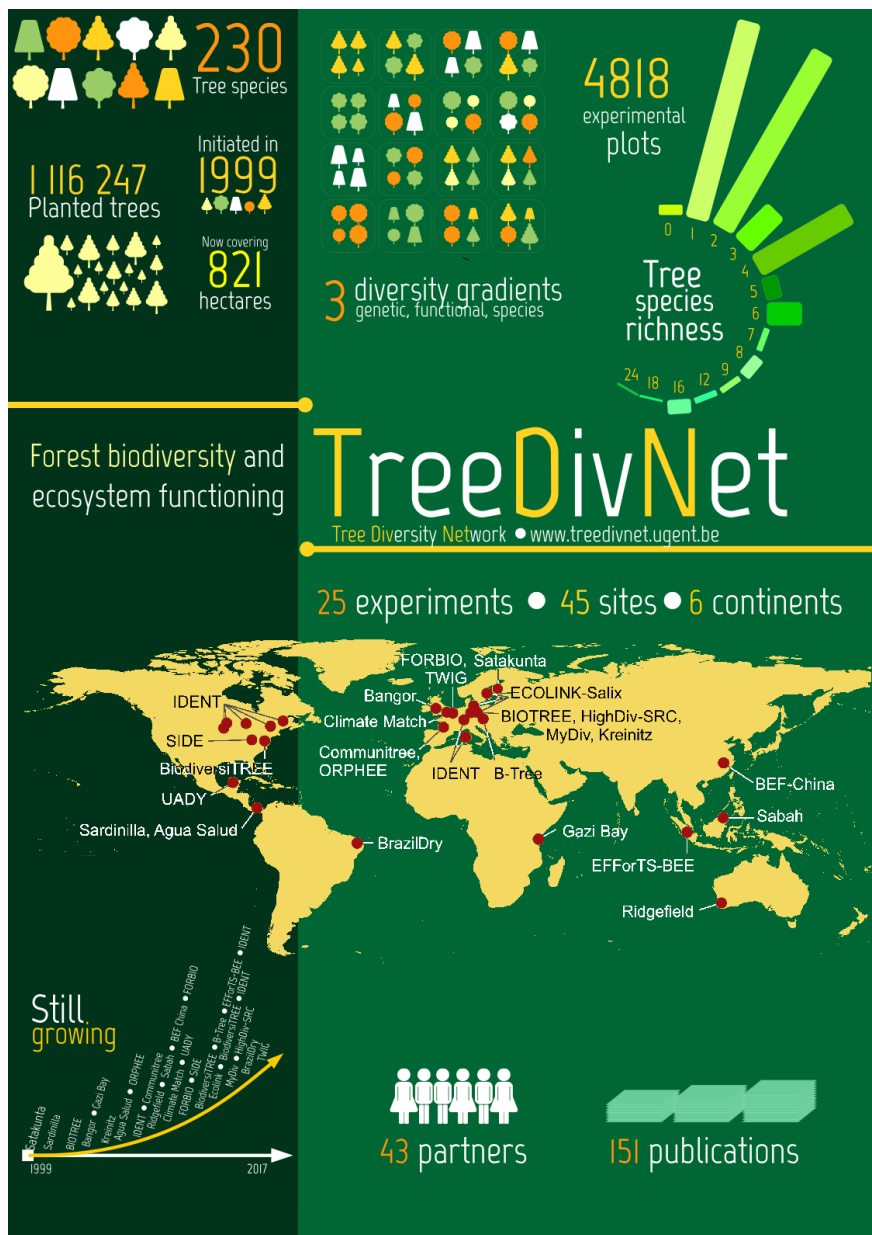


Figure 5.2 • Infographie représentant le réseau TREEDivNET en été 2017 en quelques chiffres clés. Design : Bastien Castagneyrol ; Chiffres : Margot Vanhellemont.

l'échelle de la parcelle. En revanche, une fois l'arbre colonisé par un herbivore, la quantité de biomasse qu'il consomme dépend probablement plus de processus intervenant plus localement, à l'échelle de l'arbre hôte et de ses voisins immédiats.

Sur le dispositif [ORPHEE](#), les arbres sont plantés de manière régulière (un pin, un bouleau, un pin, un bouleau, un pin... dans les mélanges pin-bouleau) de sorte que les arbres d'une espèce donnée ont systématiquement les mêmes voisins. Au contraire, les *designers* du dispositif finlandais ([Satakunta](#)) ont fait preuve de plus de fantaisie (ou de réalisme...) et ont opté pour une répartition aléatoire des arbres au sein des parcelles expérimentales. Par chance/hasard, on peut trouver localement des grappes d'arbres de la même espèce (des taches monospécifiques) dans des parcelles en mélange. Cette répartition permet de découpler les effets de la diversité des arbres à l'échelle de l'arbre et de ses voisins des effets de la diversité des arbres opérant à l'échelle de la parcelle expérimentale (Muiruri et al. 2016, Fichtner et al. 2018).

Le « problème d'échelle » est aussi un problème de taille. Sur l'ensemble des sites TREEDIVNET, la taille des parcelles expérimentales varie entre 10 m² (FORBIO, Belgique) et 40 000 m² (Sabah, Panama). 10 m², c'est peu, surtout pour des arbres dont la hauteur dépasse rapidement la largeur des parcelles expérimentales. Il est clair que dans un tel cas, ce sont essentiellement les effets de voisinage qui sont étudiés, les processus intervenant à l'échelle de la parcelle n'ayant *selon moi* que peu d'intérêt dès lors que la dimension des arbres dépasse celle des parcelles.

Un problème de réalisme

Le problème de réalisme concerne bien évidemment la taille des parcelles expérimentales, mais pas seulement. On peut questionner le réalisme de certains assemblages pouvant apparaître artificiels en ce sens que certaines espèces ne se trouveront jamais associées dans sur les mêmes stations. Toutefois, certaines associations contre-nature se justifient par le besoin de décrire la diversité des arbres

autrement que par le seul nombre d'espèces présentes en mélange. Le manque de réalisme assumé de certains assemblages permet alors de répondre à une question fondamentale : « quelle est la contribution des différentes dimension de la diversité biologique (génétique, spécifique, fonctionnelle, phylogénétique) à la relation entre diversité et fonctionnement des écosystèmes ? » (ou, dans le cas qui nous préoccupe ici, « quelle est la contribution des différentes composantes de la diversité biologique aux effets d'association ? »).

Ainsi, sur l'ensemble des dispositifs IDENT, deux gradients orthogonaux ont été mis en place : un gradient de richesse spécifique, croisé avec un gradient de diversité fonctionnelle (Tobner et al. 2013). Le manque de réalisme est assumé, mais justifié par les opportunités générées en termes de capacité à tester des hypothèses précises quant-aux mécanismes sous-tendant les effets du nombre d'espèces d'arbres sur les processus écosystémiques.

Un problème de durée

Le premier des dispositifs expérimentaux du réseau TREEDIVNET a été établi à Satakunta en Finlande en 1999. Depuis, il s'en monte régulièrement de nouveaux (**Figure 5.2**). Un nombre impressionnant d'article a été publié à partir des recherches menées sur ces dispositifs (**Figure 5.2**). Impressionnant compte tenu de leur âge. Impressionnant parce que naïvement, je m'attendrais à ce que certains processus prennent du temps à se mettre en place après la perturbation majeure que représente la mise en place de tels dispositifs (par exemple, avant de planter les 25 600 arbres sur le dispositif ORPHEE, il a fallu raser les pins, retirer les souches, labourer et fertiliser le sol). Et pourtant, en quelques années seulement la décomposition de la litière (Setiawan et al. 2016b), la structuration des communautés d'insectes (Setiawan et al. 2016a) et de micro-organismes foliaires (Laforest-Lapointe et al. 2017) se

sont avérés répondre aux gradients expérimentaux de diversité des arbres.

Les travaux réalisés sur des systèmes herbacés indiquent que les effets de la diversité des arbres sur les processus écosystémiques se renforcent dans le temps (Isbell et al. 2011, Reich et al. 2012). Il est trop tôt pour s'avancer sur la manière dont la relation diversité-fonctionnement pourra évoluer sur les dispositifs du réseau TREEDIVNET. Toutefois, à voir les changements qui se sont opérés sur le dispositif ORPHEE qui est passé en huit ans d'un milieu ouvert à un dispositif très hétérogène où la taille des arbres varie entre quelques dizaines de centimètres et plusieurs mètres, il y a fort à parier que des différences majeures dans les effets de la diversité des arbres sur les processus écosystémiques sont à attendre. Cela souligne le besoin impérieux de réaliser un suivi dans le temps d'un certain nombre de variables environnementales comme par exemple la survie des arbres (qui conditionne le maintien du *design* initial), la fermeture de la canopée (très dépendante de la croissance relative des différentes essences en mélange).

Un manque d'opérationnalité

Les dispositifs du réseau TREEDIVNET sont un outil formidable pour la recherche. Par contre, pour ce qui est de les utiliser comme sites de démonstration de l'intérêt que pourraient représenter tel ou tel mélange d'essence en termes de sylviculture, le fossé est très, très large. En cause : le choix des essences, le caractère artificiel de certains mélanges, le caractère régulier ou fantaisiste de la répartition des arbres dans les parcelles, la densité des arbres et la taille des parcelles peu compatible avec le passage des engins...

Toutes ces critiques, et certainement d'autres que je n'ai jamais lues, entendues, ou anticipées, sont légitimes. Mais cela n'enlève rien à la portée des travaux réalisés jusque là. Aussi imparfaites soient-elles en termes d'échelle ou d'opérationnalité, les approches de type TREEDIVNET ont permis de disséquer les

processus impliqués dans les relations biodiversité-fonctions écosystémiques en milieu forestier, et en particulier dans les effets d'association (Castagneyrol et al. 2013, Moreira et al. 2014a, Muiruri et al. 2016, Grossman et al. 2018). Il reste maintenant à vérifier la réalité de ces processus dans les « vraies » forêts et à évaluer le poids relatif de la biodiversité et des autres facteurs biotiques et abiotiques dans les interactions arbres-insectes. On y travaille.

« C'EST QUAND QU'ON VA OÙ ? »

Rappel des épisodes précédents :

Épisode 1 – Les attaques d'insectes herbivores sur une plante sont largement influencées par l'identité et la diversité de ses voisins qui conditionnent (i) la manière dont les herbivores perçoivent la ressource disponible, (ii) la capacité intrinsèque des plantes à se défendre et (iii) le contrôle biologique par les ennemis des herbivores.

Épisode 2 – Les petites différences dans le *design* des dispositifs expérimentaux du réseau TreeDivNet ont permis, collectivement, d'éclairer les mécanismes sous-tendant les effets d'association en forêt, mais ils présentent un certain nombre de limites qui questionnent si ce n'est la réalité, au moins l'importance de ces mécanismes dans « la vraie vie ».

Episode 3 – C'est la bande annonce de la deuxième saison (autrement dit, mes perspectives de recherche sur les effets d'association). Je n'ai pas voulu organiser mes perspectives selon une gradation « à court, moyen, long terme ». Je suis assez réaliste sur ma capacité à creuser un sillon en ligne droite et à m'y tenir. Je fonctionne plutôt par lubies passagères et affinités avec des

collègues avec lequel-le-s il me prend l'envie de travailler (la preuve au chapitre suivant). Et puis il faut bien admettre que les orientations de recherche sont aussi en (bonne ?) partie déterminées par le contenu des appels à projets. COVID-19 oblige, pas sûr que les insectes herbivores soient la priorité des agences de financement à court terme.

Aussi, je vais être assez bref sur mes perspectives en tant que telles. En fait, elles se limiteront à quelques lignes qui sont le *synopsis* d'un projet que j'avais déposé à l'ANR (sans succès cela va sans dire, sinon ce ne serait pas des perspectives). Par contre, je vais passer un tout petit peu plus de temps (quelques pages) à justifier pourquoi ce projet. Notamment, je vais puiser dans mes projets « satellites¹³ » (comprenez des trucs faits comme ça, pour s'amuser, loin d'ORPHEE) pour montrer là où l'on en est rendu, je crois, dans l'étude des effets d'association, et identifier les verrous à lever si l'on veut aller plus loin sans tourner en rond.

Ma plante, ma bataille

Les plantes sont en permanence attaquées par de nombreuses espèces d'herbivores et de micro-organismes qui sont en interaction les unes avec les autres (Kaplan and Denno 2007, Stam et al. 2014, Pineda et al. 2017). Or, les défenses des plantes mises en œuvre contre les insectes herbivores sont en partie les mêmes que celles impliquées dans les défenses contre les pathogènes et reposent sur l'intervention des mêmes hormones végétales (Thaler et al. 2012a, Humphrey et al. 2014). En activant le système immunitaire de la plante, les micro-organismes pathogènes peuvent jouer un rôle dans les mécanismes d'antibiose dirigés contre les insectes herbivores (et inversement). Notamment, les insectes piqueurs-suceurs et les pathogènes biotriophes sont connus pour induire et être sensibles aux défenses dépendant de la voie de l'acide salicylique (Thaler et al. 2012a, Biere and Goverse 2016). Au contraire, les défoliateurs et

13 Sur les *side projects*, voir le billet de blog de J. Fox : <https://dynamicecology.wordpress.com/2014/06/25/in-praise-of-side-projects/>

les pathogènes nécrotrophes induisent et répondent aux défenses dépendantes de la voie de l'acide jasmonique (Thaler et al. 2012a, Biere and Goverse 2016). Or, de nombreuses études ont mis en évidence un antagonisme entre ces deux voies de biosynthèse (Thaler et al. 2012a, Moreira et al. 2018a) de sorte que l'infection d'une plante par des pathogènes biotrophes, par exemple, pourrait favoriser sa résistance aux insectes piqueurs-suceurs mais au contraire augmenter sa sensibilité aux défoliateurs (**Figure 6.1**). Bien que la généralité de cet antagonisme ait été remise en question

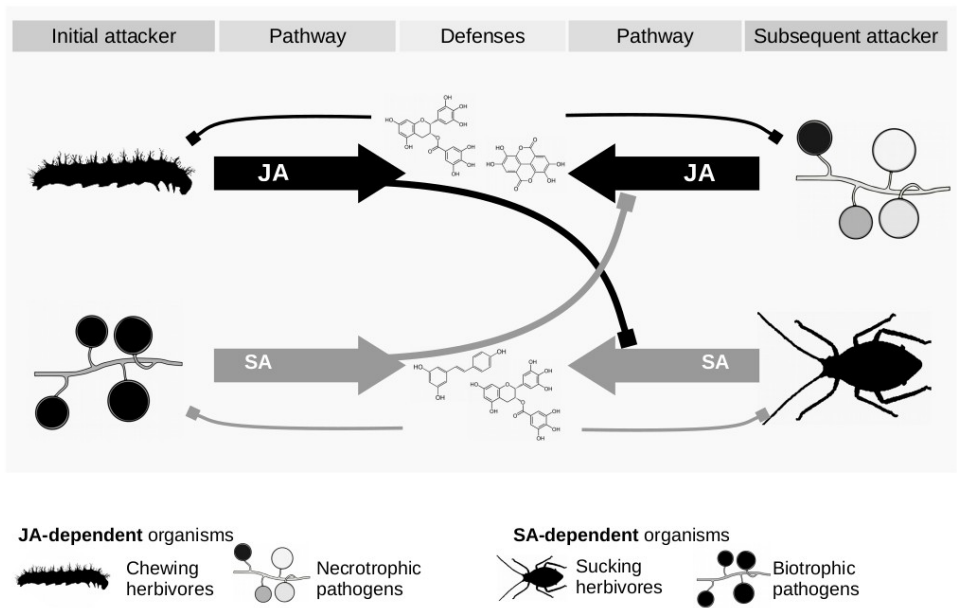


Figure 6.1 ► Schéma théorique de l'antagonisme entre les voies de l'acide jasmonique (JA) et salicylique (SA) impliquées dans la résistance des plantes aux insectes herbivores et aux pathogènes. L'acide jasmonique est induit et efficace contre les défoliateurs et les champignons nécrotrophes de sorte que ces deux types d'organismes sont en interaction négative. L'acide jasmonique est induit par et efficace contre les piqueurs suceurs et les champignons biotrophes, de sorte qu'ils interagissent négativement. Sous l'hypothèse d'antagonisme entre les voies de l'acide jasmonique et de l'acide salicylique, les organismes induisant la synthèse d'acide jasmonique auraient un effet positif sur les organismes sensibles aux défenses dépendantes de l'acide salicylique, et inversement.

(Moreira et al. 2018a), l'ensemble de ces résultats invite à prendre en considération les interactions entre herbivores, et entre herbivores et micro-organismes dans le déterminisme des effets d'association.

Le développement des technologies de séquençage à haut débit a récemment permis de mettre en évidence à la surface des plantes et dans leurs tissus une grande diversité de micro-organismes dont la nature des interactions avec la plante n'est pas toujours connue (Vacher et al. 2016). Lorsqu'une chenille consomme une feuille de chêne couverte d'oïdium ou une feuille de peuplier couverte de rouille, elle consomme non seulement sa plante hôte, mais aussi le pathogène de celle-ci, ce qui peut avoir des répercussions sur les préférences et les performances de la chenille (Milanovic et al. 2014, Fernandez-Conradi et al. 2018b). Par exemple, les travaux d'Eberl et collaborateurs (2020) ont très récemment mis en évidence que les larves de *Lymantria dispar* et d'*Orgyia antiqua* ont une nette préférence pour les feuilles de peuplier infectées par la rouille ou l'oïdium, et que la consommation du champignon, en plus de la feuille, accélère leur développement et leur prise de poids, tout en stimulant la consommation. Les micro-organismes de la phyllosphère peuvent ainsi être vus comme un « trait microbien » qu'il est possible de corrélér avec l'herbivorie par les insectes (Muller et al. 2003, Humphrey et al. 2014, Vacher et al. 2016, Beule et al. 2017).

On commence seulement à entrevoir l'existence de relations réciproques entre la composition du microbiote foliaire et les dégâts d'insectes herbivores (Biere and Tack 2013a, 2013b, Pineda et al. 2013, Humphrey et al. 2014, 2014, Borruso et al. 2018, Menkis et al. 2019). Le déterminisme de ces relations peut être multiple. D'une part, l'herbivorie peut modifier la composition du microbiote de la plante au travers de l'inoculation de micro-organismes dans les tissus lésés, mais aussi au travers de l'induction des défenses via les voies de l'acide jasmonique et de l'acide salicylique (Humphrey et al. 2014, 2014). D'autre part, de nombreuses études ont montré

que les insectes herbivores sont capables de discriminer les plantes saines des plantes infectées par des micro-organismes, qu'ils soient pathogènes (Kruess 2002, Menjivar et al. 2012, Humphrey et al. 2014, Rizvi et al. 2015, Castagneyrol et al. 2018a, Fernandez-Conradi et al. 2018b, Eberl et al. 2020, Humphrey and Whiteman 2020) ou pas (Johnson et al. 2012, Badri et al. 2013). Cela implique que les micro-organismes sont reconnus en tant que tels par les insectes herbivores, ou qu'ils induisent une modification dans les traits de la plante utilisés par les herbivores pour identifier leurs hôtes ou en apprécier la qualité nutritive (Tasin et al. 2012, Witzgall et al. 2012, Davis et al. 2013, Desurmont et al. 2016, Eberl et al. 2020). Non seulement le microbiote de la plante dans son ensemble répond à l'herbivorie, mais il peut également jouer un rôle dans les mécanismes de résistance aux attaques d'insectes herbivores.

Jusque là, l'étude de la résistance/susceptibilité par association s'est concentrée essentiellement sur les insectes herbivores – et dans une moindre mesure sur les pathogènes¹⁴ – essentiellement avec deux approches. Selon les cas, les auteurs ont décrit tantôt la réponse d'un herbivore en particulier (souvent un ravageur) à la diversité des plantes associées à sa plante hôte (Alalouni et al. 2014, Castagneyrol et al. 2014b, Muiruri and Koricheva 2016, Merwin et al. 2017, Fernandez-Conradi et al. 2018a), tantôt la réponse de la *communauté* d'herbivores, sans pour autant pouvoir caractériser cette communauté (Schuldt et al. 2010, Castagneyrol et al. 2013, Setiawan et al. 2014, Muiruri et al. 2015). En effet, sauf cas particuliers (galles, mineuses) et à moins de manipuler plantes et herbivores au laboratoire, il est généralement difficile (ou au moins hasardeux) d'attribuer un dégât à un herbivore en particulier. Impossible de savoir si une perte de

14 Je ne dis pas que les pathologistes ne se sont pas intéressés au mélange d'espèces ou de variétés et à ses effets sur la propagation des maladies fongiques et bactériennes, bien au contraire (Latz et al. 2012, Hantsch et al. 2014, Civitello et al. 2015, Nguyen et al. 2016, Schuldt et al. 2017). Simplement de ce que j'ai pu en lire, ils ne formulent généralement pas leurs hypothèses en termes de résistance/susceptibilité par association, mais plutôt en terme de dilution de 'dilution' des hôtes. Ce serait un débat intéressant à avoir.

surface foliaire a été causée par une deux, dix ou cent espèces d'herbivores, ni *a fortiori* de savoir lesquelles ont été affectées par la diversité des plantes et comment. Or, les herbivores exploitant la même plante, au même moment ou de manière différée, interagissent entre eux (Kaplan and Denno 2007, Ali and Agrawal 2014, Moreira et al. 2018a). C'est à mon avis clairement un problème quand il s'agit d'inférer des mécanismes à l'origine des effets d'association à partir de la seule description de la réponse des dégâts *des* herbivores à la diversité des plantes.

De plus, les pathogènes sont généralement ignorés par les entomologistes, et réciproquement (Raffa et al. 2020). C'est regrettable parce que quelques articles ont mis en évidence un effet de la diversité des plantes sur la probabilité d'infection par les pathogènes (Hantsch et al. 2014, Nguyen et al. 2016, Jactel et al. 2017b, Schuldt et al. 2017, Iason et al. 2018, Field et al. 2019, Grossman et al. 2019) et plus généralement sur la composition du microbiote foliaire (Laforest-Lapointe et al. 2017). Il est par conséquent tout à fait envisageable que la manière dont une espèce d'herbivore ou de pathogène répond à la diversité des plantes conditionne la manière dont les autres espèces d'herbivores ou de pathogènes pourront, ou non, attaquer la même plante (Schuldt et al. 2017, Castagneyrol et al. 2018a, Fernandez-Conradi et al. 2018b). D'où l'enjeu de caractériser les *traits microbiens* en plus des traits de défense étudiés habituellement.

Chaud (et sec) devant !

Les insectes sont des organismes poïkilothermes et ectothermes. Poïkilothermes : leur température corporelle varie. Ectothermes : leur température corporelle est directement dépendante de la température du milieu extérieur. Trop froid, les enzymes ne fonctionnent pas et la machinerie métabolique tourne au ralenti (si tant est qu'elle tourne). Trop chaud, les insectes cuisent. Le climat et le micro-climat ont donc un effet direct sur l'activité des insectes herbivores (Giron et al. 2018, Pincebourde 2019). Les plantes

sont... plantées dans le sol. Elles n'ont pas la possibilité de se déplacer pour trouver des conditions favorables. Du moins, les individus, une fois plantés, ne se déplacent pas. Au contraire, les plantes s'adaptent aux variations de température et de précipitations au travers de modification phénologiques et physiologiques (Taiz and Zeiger 2002). Les effets directs et indirects (*i.e.*, au travers des traits de la la plante hôte) du climat sur les insectes herbivores posent immédiatement la question des conséquences des changements climatiques sur la résistance des plantes aux insectes herbivores sous contrainte climatique.

L'élévation des températures et les modifications dans le régime des pluies des dernières décennies ont déjà eu des conséquences perceptibles sur la résistance des plantes aux insectes herbivores (Jactel et al. 2012, 2019a, Björkman and Niemelä 2015, Jamieson et al. 2015, 2017). Par exemple, Pureswaran *et al.* (2019) ont montré que l'augmentation régulière des températures en Amérique du Nord a accéléré le développement printanier des deux hôtes de la tordeuse des pousses de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*), le sapin baumier (*Abies balsamea*) et l'épinette noire (*Picea mariana*), causant des défoliations plus précoces et prolongées dans le temps. Par ailleurs, le stress hydrique a des effets bien documentés sur la chimie des feuilles qui bénéficient généralement aux défoliateurs et sont au contraire délétères pour les piqueurs-suceurs (Huberty and Denno 2004, Walter et al. 2011, Jactel et al. 2012, Mundim and Pringle 2018).

La diversité des plantes est susceptible d'influencer microclimat et la manière dont les plantes ont accès à la ressource en eau. En forêt par exemple, l'imbrication complémentaire des canopées des différentes espèces en mélange (*canopy packing*) augmente la proportion de lumière incidente captée par la canopée et modifie le microclimat (Jucker et al. 2015, Seidelmann et al. 2016, Forrester 2017, Sercu et al. 2017). De même, la diversité des arbres modifie le niveau de stress exprimé, bien que l'importance et le sens de cet effet varie selon les études (Grossiord et al. 2014b,

2014a, Jactel et al. 2017b). En conséquence, il est attendu que les effets de la diversité des plantes sur leur résistance aux insectes herbivores varient le long de gradients abiotiques au travers d'un effet direct sur le microclimat et d'un effet indirect sur les traits des plantes (Walter et al. 2011, Kambach et al. 2016, Jactel et al. 2019b). Toutefois très peu de travaux ont exploré cette possibilité. Je prends deux exemples pour l'illustrer.

Dans le cadre du projet BIOPICC (biodiversité et productivité des forêts : effets des interactions biotiques sous contrainte climatique, voir p. 10), nous avons confirmé que le stress hydrique modifie la chimie des feuilles de bouleau et favorise les dégâts causés par les insectes défoliateurs (Castagneyrol et al. 2018b, 2018c). Nous avons également montré que les effets d'association ne se manifestaient que sous contrainte hydrique (Castagneyrol et al. 2018b). Dans ce système, la diversité des arbres pourrait aggraver les effets du stress hydrique par une augmentation des dégâts d'insectes herbivores (**Figure 6.2**).

Il est plus difficile d'étudier l'effet de la hausse des températures sur le sens et l'intensité des effets d'association (Himanen et al. 2015), du moins pas à des échelles « forestières », sauf à se placer le long de grands gradients géographiques (Kambach et al. 2016). La distribution globale des dispositifs du réseau TREEDIVNET permet d'appréhender les effets du climat sur la relation diversité-résistance – avec précaution, parce que si tous les sites ont en commun d'avoir manipulé un gradient de richesse spécifique, les schémas expérimentaux sont très différents dans le détail (Verheyen et al. 2016). Dans le cadre du post-doc méticuleux et précis de Charlotte Poeydebat à BIOGECO, nous avons analysé l'herbivorie sur de 564 bouleaux (*Betula pendula*) le long d'un gradient de diversité répliqué sur 12 sites du réseau TREEDIVNET. A partir des coordonnées géographiques de chaque site nous avons extrait les données climatiques (température et précipitations) de la base de données CHELSa (Karger et al. 2017). Nous avons mis en

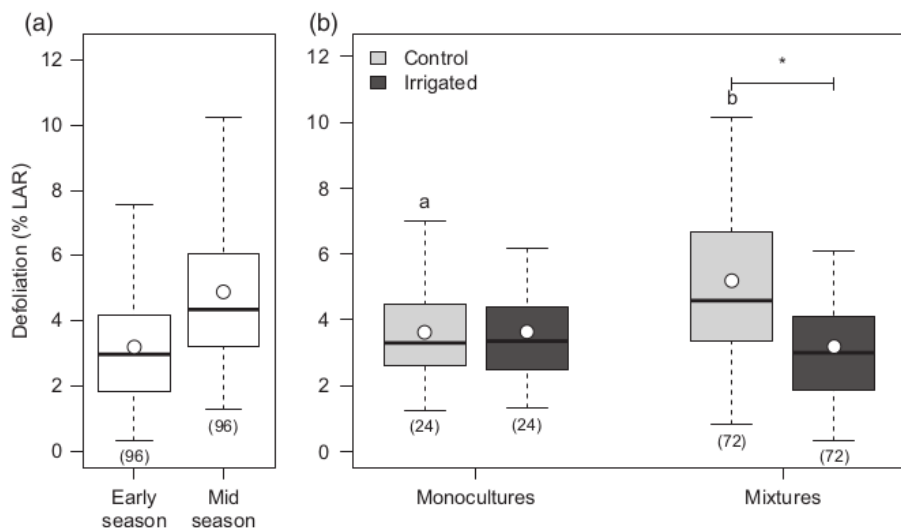


Figure 6.2 ► Comparaison de l'effet de la diversité des arbres sur la défoliation (% surface foliaire consommée) du bouleau *Betula pendula* par les insectes herbivores sur le dispositif ORPHEE. Les nombres entre parenthèse représentent le nombre d'arbres. Les points dans les *boxplots* représentent la moyenne brute de l'herbivorie. Source : Castagneyrol *et al.* (2018b).

évidence une augmentation généralisée de l'herbivorie sur le bouleau avec l'augmentation des températures (**Figure 6.3**; Kozlov *et al.* 2015a). Nous avons également montré que les effets d'association varient entre sites, selon le gradient de température. Notamment, la résistance par association ne se manifestait que sous climat froid (**Figure 6.3**).

Les résultats qui précèdent sont très corrélatifs et il serait hasardeux de chercher à en tirer quelque généralisation que ce soit sur l'effet du changement climatique sur la relation diversité-résistance dans les communautés végétales. Toutefois, ils invitent à s'interroger sur l'intégration, par la plante, des stress multiples en interaction dans un contexte de cultures mélangées.

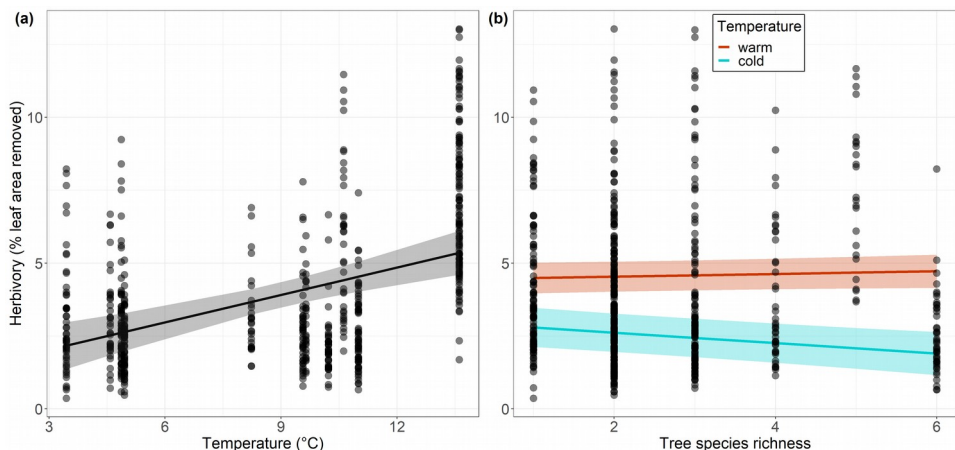


Figure 6.3 ► Effets de la température (A) et de la diversité des arbres (B) sur la défoliation du bouleau *Betula pendula* par les insectes herbivores sur les sites expérimentaux du réseau TREE-DIVNET. Source : Poeydebat *et al.* (under review).

« Et maintenant, que vais-je faire ? »

Les forêts couvrent environ 50 % de la surface terrestre. Elles abritent une large part de la biodiversité terrestre et fournissent d'importants services écosystémiques à l'humanité mais leur surface décroît du fait de la déforestation et de dépérissements massifs renforcés par les épisodes de sécheresses et de canicules (Allen et al. 2010, FAO 2016). Les programmes de reboisement et de boisement ont été mis en place de telle sorte que la superficie des plantations forestières augmente, mais ils ne rétablissent pas la diversité des arbres : la plupart des plantations industrielles sont des monocultures constituées par partir de très peu d'espèces à croissance rapide dans le monde (FAO 2006, Brockerhoff et al. 2012). Ces monocultures peuvent être moins résistantes et résilientes aux perturbations biotiques et abiotiques majeures qui devraient augmenter en fréquence et en intensité avec les changements climatiques (Allen et al. 2010, Samaniego et al. 2018, Jactel et al. 2019a). La diversité des arbres pourrait tamponner ces effets (Isbell et al. 2011, Jactel et al. 2017b). En particulier, il a été démontré qu'en moyenne les forêts mélangées étaient non

seulement plus productives que les monocultures (Paquette and Messier 2010, Gamfeldt et al. 2013, Jactel et al. 2018, Kambach et al. 2019), mais aussi plus résistantes aux perturbations biotiques et abiotiques (Jactel et al. 2017b). La question se pose alors de l'effet de la diversité des arbres sur le maintien de la productivité des forêts sous contraintes biotiques et abiotiques.

Notre capacité à prédire la résistance des forêts mélangées aux attaques d'insectes herbivores sous contrainte climatique et les conséquences que cela peut avoir sur la productivité et la stabilité des forêts est encore limitée. Une des raisons à cela est que malgré leur concomitance évidente, les stress biotiques et abiotiques sont généralement traités indépendamment par différents groupes de spécialistes quand il s'agit de comparer la résistance et la résilience des peuplements monospécifiques et des forêts mélanges aux perturbations (Jactel et al. 2017a). Or, les facteurs abiotiques influencent clairement la réponse des plantes aux insectes herbivores (Huberty and Denno 2004, Jactel et al. 2012, 2019a, Jamieson et al. 2017). Ignorer ces interactions affaiblit radicalement notre capacité à tirer des conclusions générales solides sur n'importe quel stress pris séparément. De plus, la plupart des théories sur les mécanismes sous-tendant les effets d'association (résistance ou susceptibilité) supposent implicitement la fixité des traits des arbres impliqués dans la relation diversité-résistance. Pourtant, des recherches récentes ont démontré un certain degré de plasticité des traits impliqués dans cette relation (voir p. 53).

Pour dépasser ces limites et caractériser les mécanismes à l'origine des effets indépendants et interactifs du climat et de la diversité des arbres sur la résistance des arbres et des forêts aux attaques d'insectes herbivores, je me résigne à ne pas m'émanciper trop et à prolonger ma relation avec le dispositif ORPHEE (voir p. 68). Je pars du postulat que les différentes composantes de la diversité des arbres (identité, richesse spécifique et diversité fonctionnelle) ont un effet sur la vigueur individuelle des arbres (croissance et survie) et sur la productivité et la stabilité des

peuplements (Morin et al. 2011, 2014, Gamfeldt et al. 2013, Kambach et al. 2019). Je formule deux hypothèses quant-aux mécanismes susceptibles de rendre compte (au moins en partie) de cette relation diversité-vigueur : (1) il y a dans les forêts mélangées un relâchement des pressions exercées par les herbivores et les pathogènes (2) qui s'explique en partie par une modification de l'expression des traits des arbres dans les peuplements mélangés (Figure 6.4).

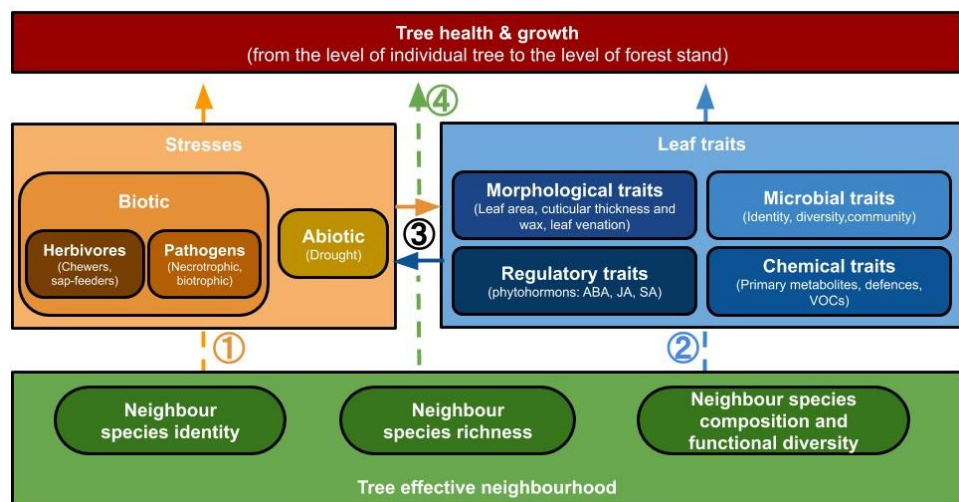


Figure 6.4 ► Ce que j'imagine de l'effet de la diversité des arbres dans les peuplements forestiers (en vert) sur la vigueur individuelle des arbres (en rouge) au travers de la résistance aux stress multiples en interaction (en orange) et de la plasticité dans l'expression des traits foliaires.

A partir de prélèvements et de mesures réalisées sur le dispositif ORPHEE, il sera(it) possible de caractériser la variabilité des traits foliaires le long d'un gradient de richesse spécifique en arbres dans les parcelles irriguées et non irriguées (disons, là où les arbres subissent un stress hydrique, ou pas), et de les corrélérer à des niveaux de défoliation ou d'infestation par des pathogènes. Quand bien même je sélectionnerais des traits connus pour être impliqués

dans la résistance à la sécheresse (traits physiologiques et morphologiques) et la résistance aux insectes herbivores et aux pathogènes (traits chimiques, traits microbiens), il ne s'agirait là encore que de corrélations. Il ne serait pas possible d'affirmer que ce serait la variabilité entre arbres dans l'expression des traits qui serait la cause d'une variabilité dans leur résistance aux stress biotiques et abiotiques, et pas l'inverse. D'où l'idée, en parallèle, de modifier expérimentalement les traits foliaires pour déterminer quels sont ceux qui *causent* une résistance aux stress et quels sont ceux qui ne font que *répondre* à ces stress. Pour ça, j'envisage plusieurs pistes : le recours à des variétés ou des populations différant par leurs traits de résistance, ou la manipulation des traits. Cette deuxième option n'est pas la plus évidente, *a priori* mais devrait être réalisable par exemple en exposant séquentiellement des arbres à une série de stress (**Figure 6.5**). Ça me paraît être un pari tout à fait réalisable. Reste à convaincre l'ANR de me faire confiance sur ce coup là.

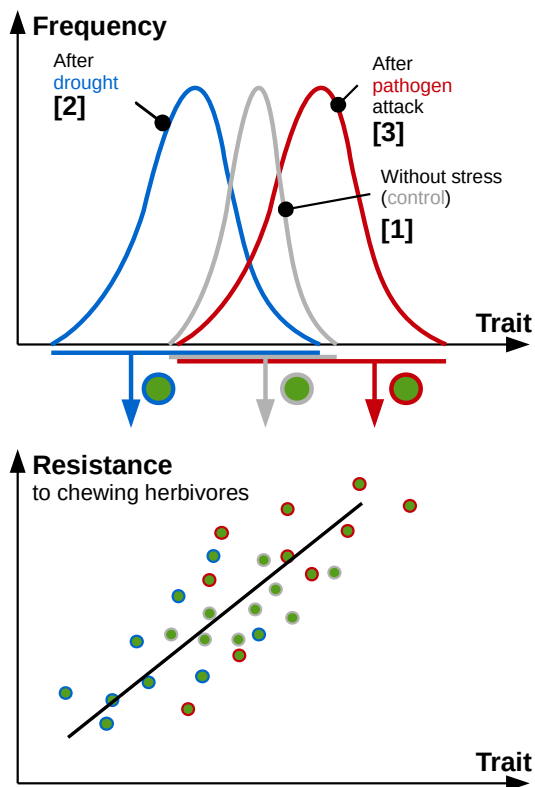


Figure 6.5 ► Principe d'induction de la variabilité des traits foliaires au travers de la manipulation séquentielle des stress. En haut la courbe grise représente la distribution d'un trait foliaire (e.g., la composition du microbiote) dans une population d'arbres au laboratoire. En bleu, la distribution de ce trait après que les arbres ont été soumis à un premier stress, par exemple une sécheresse. En rouge, la distribution de ce même trait après que les arbres ont été soumis à un stress biotique, ici l'inoculation d'un pathogène foliaire. Les traits mesurés sont alors des traits de *réponse* aux stress. En bas, la relation entre le trait mesuré dans l'ensemble de la population (contrôle, stress hydrique, stress biotique) et la résistance à un nouveau stress (ici l'herbivorie). Les traits sont devenus des traits d'effet.

QUAND LE CLIMAT (ET LE PUBLIC) S'EMMÊLENT

« Mais depuis le temps, vous n'avez toujours pas trouvé la réponse ? ». En voilà une question impertinente. En voilà une bonne question. Elle m'a été posée par une élève deux 2nde d'un lycée du coin alors que j'y étais venu présenter quelques uns de mes travaux. C'est vrai que dans l'esprit d'une lycéenne, et très probablement dans l'esprit de l'écrasante majorité des gens, la science c'est au mieux : un problème, une expérimentation, une découverte, plus ou moins de bruit sur les réseaux sociaux et puis basta, on passe à la suite. Le scientifique ne se trompe pas. Il trouve. Alors forcément, annoncer sans arrière pensée que l'on travaille sur le même sujet de recherche depuis plusieurs années, et que plus on cherche, moins on trouve, ça fait tâche, voire ça désacralise l'image du chercheur (et c'est tant mieux !).

Alors pourquoi est-ce que je continue – dans les grandes lignes – à travailler sur le même sujet des facteurs écologiques impliqués dans la résistance des plantes aux insectes herbivores ? Parce que l'écologie à ceci de merveilleux que ce qui a marché une fois quelque part ne marchera peut être pas une autre fois ailleurs ou au même endroit. On m'a dit un jour « Si tu fais une expérience une fois et que ça marche, publie les résultats et passe à autre

chose, ça pourrait ne pas marcher une deuxième fois ». Oui, d'un point de vue de stratégie de publication, de carrière tout ça tout ça, c'est certainement vrai. Et pourtant, je répète. Je répète ce que j'ai déjà fait. Je répète ce que d'autres ont fait avant ou ailleurs.

J'admets que répéter n'est pas innover. Du moins pas directement. Mais la répétition évite de tomber dans le travers d'ériger un résultat ponctuel en vérité générale. Alors, répéter une expérience et ses résultats permettent de s'assurer que les résultats obtenus une fois ne sont pas juste un coup de bol. Et même si les résultats ne sont pas répétés, ce n'est peut être pas si terrible. En théorie, toute expérience devrait pouvoir être répliquée. Toute chose étant égale par ailleurs, si l'expérience est répliquée, alors les résultats devraient être reproductibles. Et pourtant, ce n'est souvent pas le cas en écologie, par ce que le « toute chose étant égale par ailleurs » est un vœu pieux.

A titre d'exemple, en 2013, nous avons dénombré les attaques de chenilles processionnaires sur les pins plantés sur le dispositif ORPHEE (Castagneyrol et al. 2014b). Pour faire simple et rapide, nous avons conclu que le bouleau protégeait le pin contre les attaques de processionnaires. Six ans plus tard, nous avons récidivé. Même dispositif expérimental, même arbres, même protocole, même question... mais conclusion en demie-teinte : l'effet protecteur du bouleau n'était pas aussi marqué que deux ans auparavant (Castagneyrol et al. 2019b). Toutes choses étant égales par ailleurs ? Pas tout à fait. Entre temps, les arbres avaient grandi, mais pas tous à la même vitesse. En nous contentant d'une mesure ponctuelle en 2013, nous aurions conclu que les pins sont protégés des attaques de chenilles processionnaires par les bouleaux. Ce qui était vrai. Si nous nous étions contentés d'une seule mesure en 2019, nous aurions conclu à l'absence d'effet du bouleau. Ce qui aurait été vrai aussi. Alors quoi ?

On pourrait ironiser sur l'inconstance des conclusions des études menées en écologie. Oui. Est-ce que cette inconstance est un mal ? Non. Du moins pas si l'on est en mesure de mettre le doigt

sur ce qui ne colle pas avec l'affirmation « toutes choses étant égales par ailleurs ». Le changement climatique fait que, d'années en années, les choses ne sont plus égales par ailleurs. En tant qu'écologues, nous le savons. Nous pouvons l'étudier et justement caractériser l'effet du climat sur les interactions que nous étudions. Mais nous avons également une autre responsabilité : lutter contre les conséquences de ça (→ **Figure 7.1**) sur la compréhension de la science par le grand public.



The concept of global warming was created by and for the Chinese in order to make U.S. manufacturing non-competitive.

8:15 PM · Nov 6, 2012 · [Twitter Web Client](#)

96.9K Retweets **67.5K** Likes

Figure 7.1 • Déclaration de Donald Trump, président des Etats Unis d'Amérique sur Twitter.

Source : <https://theconversation.com/why-is-climate-scepticism-so-successful-in-the-united-states-129826>

Dans ce chapitre, je présente les travaux que j'ai initiés sur l'effet des conditions climatiques sur la résistance des plantes aux insectes herbivores dans la cadre d'un projet des sciences citoyennes.

« Engagez vous qu'ils disaient »

Réchauffement climatique, énergie, OGM, agriculture biologique... de nombreux sujets abordés par la recherche en écologie peuvent être clivant dans la société. L'écologie est un sujet trop sensible pour être laissée aux seules mains des professionnels de la science. L'écologie est un sujet trop sensible pour être laissée aux seules mains des citoyens qui ne sont pas des professionnels de la science,

d'autant que la science se doit d'être indépendante de toute idéologie (Lecointre 2018). Les initiatives de science citoyenne (SC) peuvent reconnecter professionnels de la science et citoyens en établissant un dialogue entre ces deux groupes, à la fois autour des résultats de la recherche, mais aussi (surtout ?) autour des méthodes employées (“*the nature of science*”). Les programmes de SC en écologie contribueraient ainsi à la production de connaissances scientifiques et à l'éducation à la science et à l'environnement au sens large, en dehors des cercles académiques, en remettant de la science dans la perception que le public peut avoir de l'environnement (Wals et al. 2014, Houiller and Merilhou-Goudard 2016, Castagneyrol 2019).

Définir la SC est loin d'être évident tant ses frontières sont mouvantes. Une définition assez large pour englober toutes les déclinaisons de la SC la considère comme la pratique active et volontaire d'une activité scientifique par des bénévoles non professionnels de la science, en collaboration ou sous la direction de scientifiques professionnels ou d'institutions scientifiques (Phillips et al. 2014, Eitzel et al. 2017). Cette pratique s'échelonne de la collecte bénévole de données protocolées par des « non-scientifiques-professionnels¹⁵ [NSP] » au profit des professionnels de la science (*crowdsourcing*) à la co-définition des questions de recherche et des méthodes à mettre en œuvre pour y répondre (*participatory research*). La pratique des SC n'est pas un phénomène nouveau. Dès le XIX^{ème} siècle, le Museum National d'Histoire – une autorité scientifique reconnue donc – éditait la brochure *Instruction pour les voyageurs et les employés dans les colonies sur la manière de recueillir, de conserver et d'envoyer les*

15 Certains auteurs qualifient les participants aux projets de science citoyenne de « profanes » (*lay people*), ce qui est assez condescendant ou renvoie à une image sacralisée de la science que je ne souhaite pas reprendre ici. D'autres emploie le terme de « citoyens-chercheurs ». Autant cette formulation peut se justifier dans les projets de sciences participatives co-construits par professionnels et non professionnels de la science, autant elle ne se justifie pas complètement dans le cas de la seule fourniture de données (*crowdsourcing*). J'emploierai ici la formulation, dont la lourdeur est compensée par la généralité, de « non-scientifiques-professionnels ». Sur les problèmes (non résolus) de terminologie dans le champ des sciences citoyennes, voir Eitzel *et al.* (2017).

objets d'histoire naturelle (Julliard 2017). Avant la professionnalisation de la science au XX^{ème} siècle, les scientifiques qui faisaient et l'écrivaient la science dans les comptes rendus des sociétés savantes étaient souvent des amateurs éclairés (Matagne 2002, Schaffer 2014). Au cours du XX^e siècle, la science s'est essentiellement faite dans les laboratoires par des scientifiques professionnels. Le grand public n'en recevait que des éléments sélectionnés et digérés au travers de la vulgarisation scientifique (Claessens 2009). Au cours des dernières décennies, le public a repris une place importante dans le fonctionnement de la science au travers du dialogue science-société, et ce au bénéfice des scientifiques professionnels mais également de la société en général (Jordan et al. 2011, Phillips et al. 2014, Wals et al. 2014, Kelemen-Finan et al. 2018). Les programmes de SC y ont largement participé. Mais leur essors suscite de très nombreuses questions, tant d'ordre opérationnel – Comment faire pour impliquer les citoyens dans la recherche ? Quelle est la qualité des données générées par des NSP ? – qu'éthique – Qu'est-ce qu'être auteur d'un article scientifique dans le cadre des SC ? Qui oriente la recherche scientifique ? Qui l'instrumentalise ? (Eitzel et al. 2017, Crowston et al. 2019, Wittmann et al. 2019, Serret et al. 2019). Par la suite, je ne ferai référence qu'à une version *light* de la SC dans laquelle les NSP contribuent à la science au travers de l'acquisition de données, mais pas en orientant les questions ou les méthodes de la recherche.

Un bénéfice réciproque en demie-teinte

Pour les scientifiques professionnels et les instituts qui les emploient, l'investissement dans une initiative de SC peut se justifier par deux motivations premières : l'acquisition d'une quantité importante de données par ailleurs inaccessibles aux chercheurs isolés¹⁶ et une forme de communication nouvelle avec le

16 Dans leur rapport sur les sciences citoyennes en France, Houiller et Marillhou-Goudard (2016) pointent qu'un des bénéfices pour les instituts de recherche est également une économie de temps et de moyens. C'est certain à cette échelle là, celle de l'institut. A l'échelle du chercheur

public. Ces deux aspects sont intrinsèquement liés, et à bénéfice réciproque. Au cours des dernières années, un nombre croissant d'articles scientifiques ont été publiés à partir de données collectées au travers de programmes de SC. Une revue scientifique – [*Citizen science: theory and practices*](#) – y est même exclusivement dédiée depuis 2016. Elle présente d'ailleurs l'originalité de publier des retours d'expérience sur les programmes passés en cours et une réflexion générale sur les (bonnes) pratiques de sciences citoyennes.

Une recherche que j'ai lancée le 29 juillet 2019 sur Web of Science avec la requête "citizen science" AND (*ecology OR environment) a identifié 724 publications indexées, dont 613 (97%) publiées depuis 2010 (**Figure 7.2**). La majorité concernent l'écologie de la conservation et la macroécologie (**Figure 7.3**). Le recours aux naturalistes bénévoles dans ce genre de projet augmente la résolution spatiale et temporelle des données enregistrées bien au-delà de ce qui pourrait être fait – à moyens financiers équivalents – par les seuls professionnels de la science. Cela représente un intérêt évident pour le scientifique et l'institut qui l'emploie.

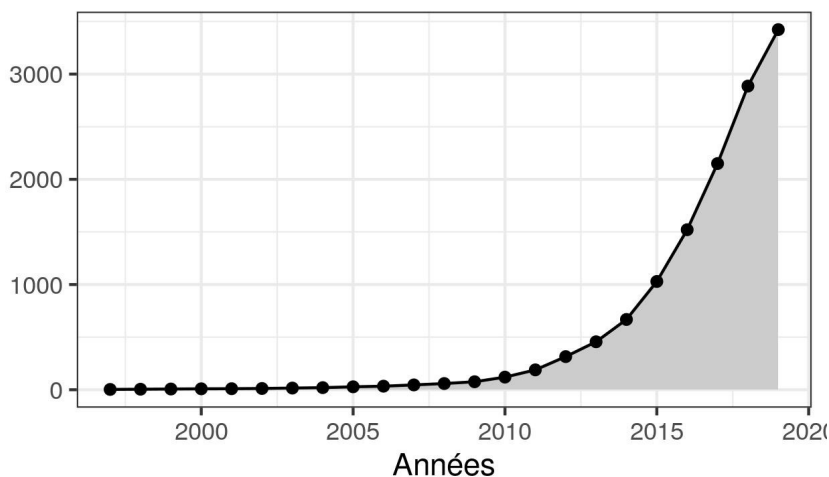


Figure 7.2 • Nombre cumulé de publications indexées avec le mot clé "citizen science" dans Web of Science. Recherche effectuée le 29 juillet 2019.

individuel, ou du collectif de chercheurs impliqués dans le montage et la gestion d'un projet de SC, il y a un risque fort à sous estimer l'investissement que représente ce type de recherche.

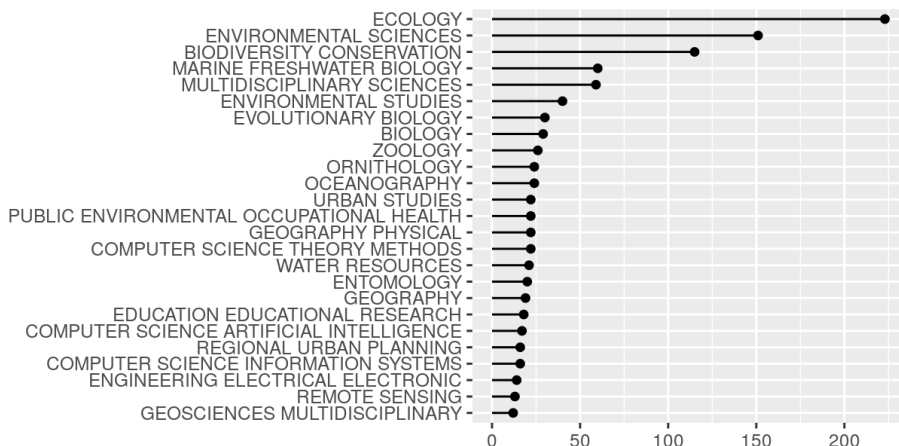


Figure 7.3 • Nombre de publications par disciplines indexées dans *Web of Science* avec les mots clés ("*citizen science*" AND ("*ecology*OR *environment*")). Recherche effectuée le 29 juillet 2019.

En même temps, l'implication des non NSP dans les projets de SC augmenterait la compréhension des enjeux de la science et la littératie¹⁷ scientifique chez les participants avec cette idée que « les citoyens créent la connaissance, la connaissance crée les citoyens » (Trumbull et al. 2000, Bonney et al. 2009, Houiller and Merilhou-Goudard 2016). Vous aurez noté l'emploi du conditionnel. Ce bénéfice serait d'ailleurs d'autant plus prégnant que les participants ont le sentiment de contribuer à l'avancement de la connaissance scientifique (Ruiz-Mallen et al. 2016, Shirk and Bonney 2018) et il a été proposé que les programmes de SC contribuent à l'éducation à la science et à l'environnement (Wals et al. 2014). Toutefois, cette vision idéalisée d'une relation gagnant-gagnant entre scientifique professionnels et non professionnels impliqués dans les programmes de SC a été quelque peu écornée par les recherches en sciences sociales. Pour ne citer qu'un exemple, une étude américaine pilotée par Rebecca C. Jordan et ses collègues avait

17 D'après Wikipedia : "Aptitude à comprendre et à utiliser l'information écrite dans la vie courante, à la maison, au travail et dans la collectivité en vue d'atteindre des buts personnels et d'étendre ses connaissances et ses capacités"

pour objectif l'identification des espèces de plantes exotiques envahissantes le long de chemins de randonnées. Elle s'appuyait sur la participation volontaire de randonneurs à qui l'on proposait un court entraînement à l'identification de ces plantes, avant de leur donner un protocole détaillé pour la collecte d'informations. A la fin de leur randonnée, les volontaires étaient invités à répondre à un questionnaire. Les scientifiques les ont été recontactés six mois plus tard. Les résultats de cette étude indiquent que les volontaires ont acquis des connaissances nouvelles sur la biologie et l'écologie des plantes (un bon point !). En revanche, les chercheurs n'ont noté aucun changement dans la connaissance des participants quant-au fonctionnement de la science (Jordan et al. 2011). C'est une caractéristique des quelques articles que j'ai pu consulter sur le sujet : les participants aux programmes de SC acquièrent des connaissances sur la question biologique posée, mais pas, ou si peu, sur le fonctionnement de la science en général (Trumbull et al. 2000, Brossard et al. 2005, Riesch and Potter 2014, Kelemen-Finan et al. 2018, Scheuch et al. 2018).

La science citoyenne avec les écoles, un cas un peu particulier

Le potentiel de la SC en termes de bénéfices pour le couple science-société est évident, mais le développement des initiatives de science citoyenne se heurte a un certain nombre de critiques de la part des professionnels de la science comme de la part des NSP. Notamment, certains scientifiques adoptent une attitude circonspecte voire hostile vis-à-vis de la qualité des données générées par ce type de recherche. D'autres, où les mêmes, sont mal à l'aise à l'idée d'interagir avec le grand public et anticipent des difficultés à gérer un projet de recherche aux trop nombreux participants mal identifiés d'un point de vue institutionnel (Houiller and Merilhou-Goudard 2016). Des outils ont été développés, tant pour l'analyse des données issues des programmes de science citoyenne que pour l'aide à la gestion de ces projets

(Crowston et al. 2019), de sorte que l'on peut anticiper une augmentation du nombre de projets de SC initiés par les scientifiques professionnels dans le future. Par ailleurs, les enquêtes menées auprès des bénévoles non professionnels pointent du doigt la crainte d'une instrumentalisation des données récoltées à des fins idéologiques ou politiques, ainsi qu'une déception quant-à la nature des résultats obtenus si les attentes étaient trop fortes (Houiller and Merilhou-Goudard 2016). Cela peut relever d'une certaine difficulté de la part du public à appréhender le fonctionnement de la recherche, d'où un besoin d'axer la communication scientifique sur la démarche (*'the nature of science'*), autant que sur les objectifs finalisés ou les résultats de le recherche.

Face à ces défis, les objectifs éducatifs et sociaux à long terme des programmes de la SC en écologie peuvent être mieux atteints en impliquant les écoliers et leurs enseignants (ayant reçu, ou pas, une formation initiale en science), pour plusieurs raisons (Brossard et al. 2005, Makuch and Aczel 2018). Tout d'abord, les élèves sont guidés par leurs enseignants lorsqu'ils se renseignent sur la question scientifique soulevée par le programme de SC, mais aussi sur la nature et l'aspect social des sciences (Jenkins 2011, Koomen et al. 2018, Scheuch et al. 2018). Ensuite, le fait d'être exposés à la nature en plein air pendant l'enfance peut amener les individus à développer une relation positive à long terme avec l'environnement et à vouloir en apprendre davantage sur la nature (Wells and Lekies 2012, Ganzevoort and van den Born 2019). Enfin, les programmes de SC dans les écoles peuvent atteindre des catégories sociales qui n'auraient autrement peu ou pas eu l'occasion de participer de manière spontanée à un programme de SC (Wells et al. 2015). De nombreux scientifiques hésitent cependant à faire confiance aux données recueillies par les écoliers et à les utiliser (Burgess et al. 2016) parce que leur qualité est sans doute inférieure à celle des données recueillies par des adultes, à plus forte raison par des scientifiques professionnels (Riesch and Potter 2014, Burgess et al. 2016, Makuch and Aczel 2018). Bien que peu d'études aient abordé directement cette question, il a été

proposé que les données recueillies par les écoliers participant à des programmes de SC puissent contribuer à la recherche environnementale, à condition que les méthodes de recherche demeurent simples et exigent des compétences déjà maîtrisées par les enfants (Miczajka et al. 2015, Makuch and Aczel 2018, Saunders et al. 2018).

« *Oak bodyguards* », un partenariat entre écoliers et scientifiques professionnels

Je vais maintenant rentrer dans le détail d'un projet de science citoyenne que j'ai initié en 2017 (et qui est toujours en cours, avis aux amateurs !). C'était pour moi à la fois une petite folie et un galop d'essai. Une folie parce que je n'anticipais pas le travail que cela devait représenter. C'est un peu comme toutes ces méthodes qui ont l'air magique quand on lit le *Matériels et Méthodes* où que l'on écoute la présentation d'un collègue ('*Well, you know, I just did some machine learning stuff*') : ça a l'air facile, jusqu'à ce que l'on mette le nez dedans. J'y reviendrai. Ce projet était aussi un galop d'essai. Un petit test grandeur nature pour éprouver la méthode et voir si ça valait la peine de voir plus grand (ANR ? BIODIVERSA ? H2020 ?). C'est pourquoi le projet a commencé avec un *e-mail* à trois ou quatre collègues. Et puis de fil en aiguille la machine s'est emballée et pour le coup, ça a été un vrai galop, avec une grosse vingtaine de partenaires scientifiques et plus de 80 écoles à travers l'Europe (**Figure 7.4**).

Les objectifs du projet *Oak bodyguards* : traquer une idée zombie

Une idée presque vieille comme l'écologie est que l'intensité des interactions biotiques augmenterait vers les pôles, ce qui serait le moteur de la fabuleuse diversité de formes et de couleurs et de modes de vie de la non moins fabuleuse diversité des milieux



Figure 7.4 • Oak bodyguards, en quelques chiffres. Dernière mise à jour : Septembre 2019

tropicaux (Dobzhansky 1950, Schemske et al. 2009). Cette idée a été pas mal explorée du point de vue des interactions plantes-herbivores (Zhang et al. 2011, Rodríguez-Castañeda 2013, Kozlov et al. 2015a, Moreira et al. 2018b, Hargreaves et al. 2019), mais sur l'ensemble des études ayant corrélé défenses des plantes, latitude et herbivorie, aucune tendance générale ne se dégage (Moles et al. 2011). Il se pourrait bien que cette vieille idée que j'évoquais plus haut soit tellement vieille qu'elle pourrait être morte. A moins qu'elle n'ait était zombifiée (Moles and Ollerton 2016) ?

Une idée zombie est une idée qui est morte, parce qu'elle a été tuée par l'observation ou l'expérimentation, mais qui vit encore dans l'esprit des scientifiques – et bien souvent aussi dans les ouvrages universitaires, donc dans l'esprit des enseignants et des étudiants, qui la perpétuent (Fox 2011). Dans le cas qui nous occupe, il semblerait que non, l'intensité des interactions plantes-herbivores n'augmente pas de manière systématique avec la latitude (Moles et al. 2011). Ou du moins, il n'apparaît pas suffisant de mesurer les dégâts causés par les insectes herbivores sur les plantes pour trancher. En effet, les dégâts causés par les

insectes herbivores sont simultanément déterminées par des processus ascendants (*bottom-up*) liés aux défenses des plantes, et par des processus descendants (*top-down*) liés à la prédation. Or, si les relations entre latitude, défenses des plantes et dégâts d'insectes sont bien couvertes par la littérature scientifique, on en sait nettement moins sur la relation entre latitude et prédation (Björkman et al. 2011, Kim 2014, Kozlov et al. 2015b, Roslin et al. 2017). Si les processus de contrôle ascendant et descendant de l'herbivorie répondaient de manière opposée à la latitude, alors cela pourrait expliquer l'absence d'effet net de la latitude sur l'herbivorie. C'est cette hypothèse que teste le projet *Oak bodyguards*. Avec ce projet, je mets un pied dans la macro-écologie (oui, les gradients latitudinaux, c'est macro), en en gardant un dans les interactions beaucoup plus fines entre les plantes, les herbivores et leurs prédateurs. En somme, je m'entraîne au grand écart.

De la science avec de la pâte à modeler et du fil de fer

La première question à laquelle on se doit de répondre lorsque l'on veut étudier les interactions plante-herbivores-prédateurs, c'est celle de la caractérisation de l'herbivorie et de la prédation. L'herbivorie, je sais faire. J'espère que les chapitres précédents vous en auront convaincu. La prédation, je me débrouille. Du moins j'ai essayé de m'approprier une méthode devenue un classique en écologie : l'utilisation de leurres à pâte à modeler mimant de vraies proies (Mäntylä et al. 2008, Barbaro et al. 2012, Muiruri et al. 2016, Roslin et al. 2017, Valdés-Correcher et al. 2019). Simple, pas cher, marrant, efficace. La deuxième question que l'on doit se poser quand on met le pied dans la macroécologie, c'est celle de l'échantillonnage : comment être partout à la fois ? Mélangez cette contrainte avec le caractère ludique mais efficace de la fabrication de leurres en pâte à modeler (à pas cher) et vous aurez le point de départ d'un projet de science citoyenne. Des écoliers devraient être en mesure d'estimer l'activité des prédateurs en fabriquant des chenilles en pâte à modeler. Et pour les scientifiques impliqués dans

le projet, ce serait une formidable occasion d'échanger avec ce public sur la recherche en écologie de manière interactive.

La fondation *National Geographic* n'as pas su voir la beauté du projet. C'est peut être parce qu'il ne faut pas rédiger une demande de financement quand on est en vacances. A la rentrée, le LABEX COTE a été preneur. Nous voilà partis pour deux ans, avec 45 000 €, pour étudier l'effet de la latitude et du climat sur les interactions entre les chênes, les herbivores et leurs prédateurs. Le budget devait nous permettre d'acheter près de 40 kg de pâte à modeler et quelques kilomètres de fil de fer et de les distribuer aux écoles, collèges et lycées intéressés par le projet, du Portugal à la Finlande et de l'Angleterre à la Lituanie. Le tout accompagné d'un protocole très très détaillé (Castagneyrol et al. 2019d) traduit en six langues et remarquablement illustrés par une dessinatrice professionnelle (tous ces éléments sont visibles et téléchargeables sur le site internet du projet : [là](#)¹⁸).

En 2018, les élèves de 35 écoles et 27 partenaires scientifiques ont participé au projet. Ils ont installé plus de 5000 chenilles en pâte à modeler et ont récolté plus de 8000 feuilles sur 153 chênes dans 14 pays en Europe. Nous avons récupéré ce matériel à l'INRA et nous avons entrepris d'estimer les dégâts d'insectes sur les feuilles ainsi que le nombre de fausses chenilles présentant des marques de prédation et nous avons caractérisé les défenses chimiques dans les feuilles. On a récidivé en 2019. On aurait dû en 2020. Jusqu'à ce que les écoles ferment. Les résultats du projet seront intégrés dans la thèse d'Elena Valdés Correcher¹⁹. Une première partie est présentée dans un article qui sera publié courant 2020 (Castagneyrol et al. 2019c)²⁰. Je résume très

18 <http://sites.google.com/view/oakbodyguards/home>

19 Elena, je te l'ai déjà dit en vrai, mais si d'aventure tu avais la curiosité, le courage, ou la folie de lire ce petit pavé, je te renouvelle tous mes remerciements et mon admiration pour tout ce que tu as apporté à ce projet. Je me déculpabilise en espérant que tu y as pris autant de plaisir que moi, mais je suis à 200 % conscient du fait que sans ta rigueur et ton entrain, je n'en aurais pas fait la moitié.

20 Qui a été publié depuis :

<https://theoryandpractice.citizenscienceassociation.org/articles/10.5334/cstp.267/>

brièvement les éléments de méthode et les résultats sur lesquels je reviendrai par la suite.

Méthode ► 27 partenaires scientifiques et des élèves de 58 écoles (du primaire au lycée) répartis dans 14 pays en Europe (**Figure 7.5**) ont installé plus de 7000 fausses chenilles en pâte à modeler sur 195 chênes pédonculés selon un protocole standard pré-établi par nos soins (Elena Valdés Correcher, Xoquín Moreira [CSIC], Ayco Tack [U. Stockholm], Martin Gossner [WSL] et Michèle Kaennel Dobbertin [WSL]).

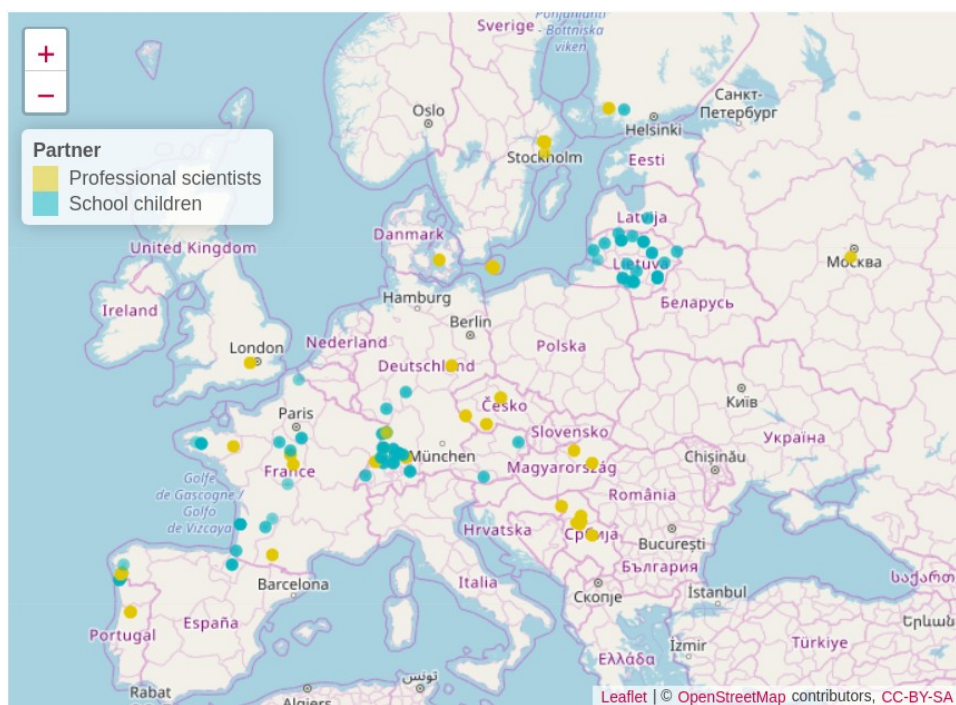


Figure 7.5 • Localisation des partenaires du projet *Oak bodyguards* en 2018 et 2019.

En parallèle du projet, j'ai organisé une journée portes ouvertes à BIOGECO, avec quelques 190 élèves de 6^{ème} et de 2^{nde}. Cela a été l'occasion de mener une expérience sur la capacité des élèves à estimer la défoliation sur les feuilles de chênes à partir du protocole que nous utilisons tous les ans dans l'équipe, mis à jour

et illustré²¹. Nous avons confectionné 12 lots de feuilles de chênes prises au hasard parmi une quantité astronomique de feuilles qu'Elena gardait au congélateur. Nous avons invité les élèves à estimer les dégâts causés par les insectes herbivores sur ces feuilles, en s'aidant d'un guide photographique. En même temps, nous avons invité les collègues de BIOGECO à réaliser les mêmes estimations. Cet échantillonnage était « aléatoire » et ne ciblait aucun corps de métier ou aucune spécialisation mais avec pour objectif d'évaluer la capacité de « scientifiques professionnels » à suivre le protocole et à estimer les dégâts d'insectes herbivores sur les feuilles. Enfin, dernière modalité, avec les étudiants que j'encadrais à ce moment là (et qui avaient déjà brassé des milliers de feuilles), nous nous sommes autoproclamés « experts » et avons à notre tour estimé les dégâts d'insectes sur les feuilles.

Résultats ► Les estimations du taux de prédation faites par les élèves étaient largement surestimées et biaisées, alors que celles faites par les scientifiques professionnels étaient cohérentes avec les estimations réalisées *a posteriori* par Elena (**Figure 7.6**). Le biais dans les estimations des élèves s'expliquait notamment par un grand nombre de « faux positifs » (**Figure 7.7**) que nous avons interprété comme une volonté de trop bien faire : les élèves s'attendaient à voir des traces d'attaques, ils en ont vu là où il n'y en avait pas, plutôt que d'admettre que leur expérience n'avait « pas marché ».

Au contraire, les élèves ont fait des estimations du taux de défoliation des feuilles de chênes plus en adéquation avec celles des « experts », alors que celles réalisées par les scientifiques non experts étaient plus variables, et plus biaisées (**Figure 7.8**). Ce résultat n'était pas attendu ! Il est possible que les élèves, impressionnés par leur présence dans un laboratoire de recherche, aient pris l'exercice plus au sérieux que mes collègues. Une autre possibilité est que le fait d'avoir travaillé en groupe (les

21 Merci à Elena Valdés Correcher, Audrey Bourdin et Yasmine Kadiri pour les illustrations et leur aide au moment de la réalisation de cette expérience !

scientifiques étaient seuls) ait permis des échanges entre les élèves et une estimation plus consensuelle des dégâts.

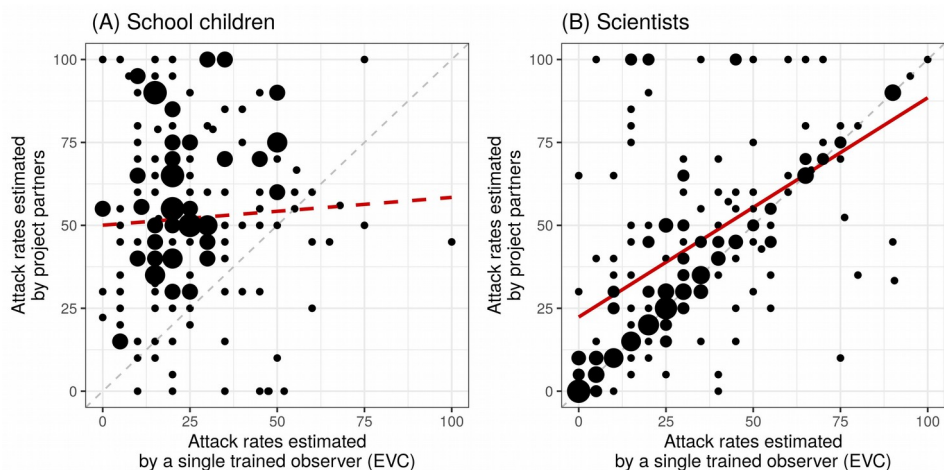


Figure 7.6 • Comparaison du taux d'attaque estimé par les partenaires du projet (en ordonnées ; A : élèves ; B : scientifiques) vs. vérifiés par Elena (en abscisses). Les points représentent les taux d'attaques moyennées à l'échelle de l'arbre. La taille des points est proportionnelle au nombre de points superposés. La droite en pointillés est la droite 1:1 représentant une parfaite adéquation entre les estimations d'Elena et celles des partenaires. La droite rouge est la droite de régression (A : $y = 0.08 \cdot x + 50.05$; B : $y = 0.66 \cdot x + 22.35$).

Ce que m'inspire mon expérience de science citoyenne

Dans ce qui suit, je fais état d'un certain nombre de considérations qui reflètent essentiellement mes impressions personnelles. J'entends par là que je n'ai pas ou peu de littérature savante à y adosser, pas plus de grands concepts en sociologie ou en didactique à discuter. J'entame simplement quelques pistes de réflexion nourries de mes interventions sporadiques auprès des élèves de collège et de lycée et auprès des enseignants que je rencontre régulièrement en participant à leur formation continue avec la Maison pour la Science en Aquitaine.

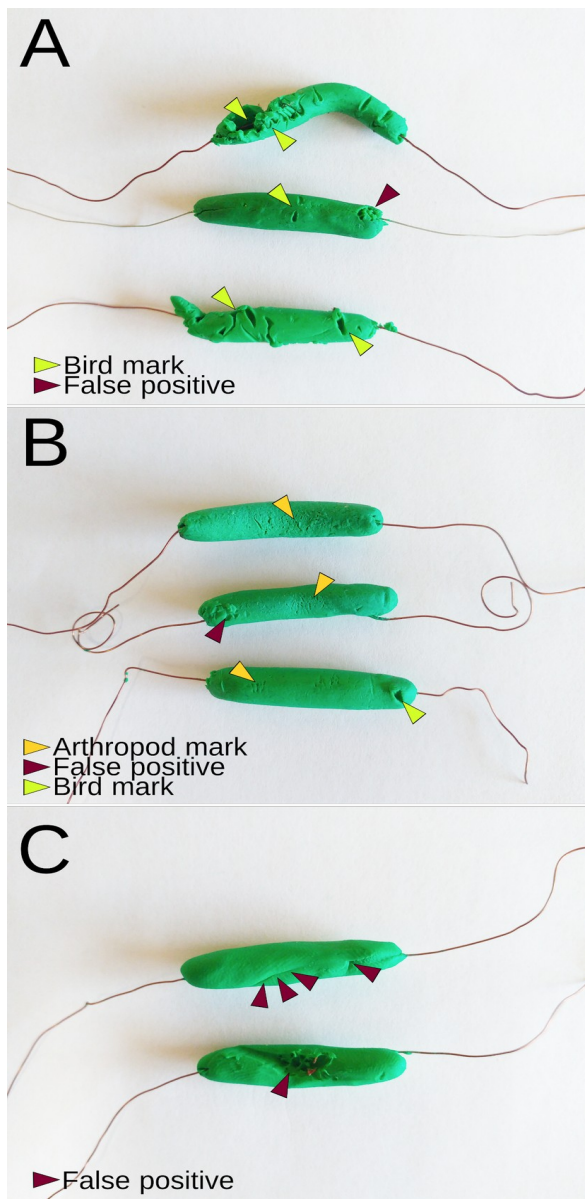


Figure 7.7 • Exemples de traces de prédation et de « faux positifs » sur les fausses chenilles. En A, les flèches vertes pointent vers des traces typiques d'attaques par des oiseaux. En B, les flèches jaunes désignent des traces de mandibules d'insectes. En A, B et C, Les flèches marron pointent vers des « faux positifs », à savoir des marques de fil de fer (A), de bourgeons (B) ou des défauts de fabrication (C) notées par erreur comme des traces de prédation par les élèves.

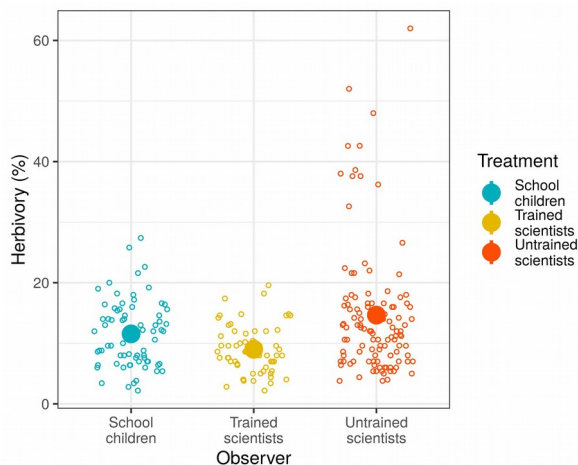


Figure 6.8 • Comparaison du taux de défoliation des feuilles de chênes estimé par des élèves, des scientifiques entraînées (experts) et non entraînées. Les cercles ouverts représentent les estimations individuelles de chaque lot de feuilles réalisées par un seul individu (ou groupe d'individus dans le cas des élèves). Les cercles pleins représentent la moyenne.

« Si j'aurais su » ... je l'aurais fait quand même

J'indiquais plus haut que le projet *Oak bodyguards* était un galop d'essai. Un entraînement. J'ai fait de nombreuses erreurs en montant et en coordonnant ce projet de sciences citoyenne. Tant mieux, parce que je ne les referai pas (ce qui sous entend implicitement que je compte bien recommencer).

Ma plus grosse erreur est d'avoir sous-estimé la quantité de travail que cela allait représenter²². D'abord en amont du projet parce qu'il a fallu mettre en place un protocole extrêmement détaillé ne laissant aucune place à l'ambiguïté et à l'interprétation (Castagneyrol et al. 2019d). Et encore, cela n'a pas suffi à éviter quelques entorses aux protocoles qui nous ont fait jeter une partie des données. Ensuite pendant le déroulement du projet, parce que tout le monde ne lit pas les protocoles trop détaillés, et qu'il faut répéter, souvent, ce qui est écrit dans le protocole. Enfin, à la fin du projet, parce que pour maintenir l'intérêt et la motivation des partenaires, il est important qu'ils aient un retour personnalisé sur

²² Un **énorme merci** à Elena Valdés Correcher qui a su enfileur sur sa casquette de super doctorante une casquette d'attachée de communication, une casquette d'ouvrière spécialisée dans la fabrication de chenille, une casquette de livreuse amazon, et bien d'autre.

leur contribution. Et ça, c'est difficile parce que le temps de l'école, ce n'est pas celui de la recherche.

J'aurais donc appris que :

- Il ne faut pas se lancer dans un projet de sciences citoyennes *avant* d'avoir obtenu les financements pour ça. Et en rédigeant la demande de subvention, il est impératif de prévoir de recruter une personne dynamique, organisée, multilingue et à l'aise avec les réseaux sociaux pour assurer le lien constant avec les partenaires...
- Il faut autant de temps pour rendre exploitables les données collectées par d'autres que pour les acquérir soit même. Les sciences citoyennes, ce n'est pas faire faire le travail par d'autres. C'est démultiplier la quantité de travail et la répartir. Mais ce n'est pas moins de travail pour le chercheur. Très loin de là !
- Je ne suis pas génomicien ou physicien de cordes, mais les concepts que je manipule ne sont pas aussi intuitifs que je me le figure parfois. La science citoyenne impose d'apprendre à communiquer autrement (de Vries et al. 2019). C'est difficile, mais extrêmement enrichissant. Et comme tout enrichissement, il y a un prix à payer : celui de l'inconfort.

Les élèves des écoles primaires et secondaires ont du potentiel

Les premières analyses des données recueillies dans le cadre de ce projet ont confirmé que les estimations du taux de prédation et du taux d'herbivorie faites par les élèves sont biaisées. Faute de pouvoir modéliser ce biais ou de pouvoir garantir qu'il est réparti de manière aléatoire le long du gradient géographique couvert par le projet *Oak bodyguards*, il apparaît clairement que les données fournies par les élèves doivent être corrigées. C'était attendu, et je me félicite que l'on ait prévu des points de contrôle dans la chaîne de collecte des données. Un résultat moins attendu était que ce biais systématique ne se retrouve pas que chez les élèves, mais

également dans le groupe que nous avons qualifié de « scientifiques professionnels ». Comprenez : des gens rémunérés par des organismes de recherche et dont l'activité scientifique et la première source de revenu. A bien y réfléchir, ce n'est pas si surprenant. Les scientifiques professionnels sont autant sujets aux biais cognitifs que les gens « normaux » (Zvereva and Kozlov 2019) de sorte que les données qu'ils fournissent doivent (devraient) passer aux travers des mêmes étapes de vérification que celles fournies par les élèves des écoles partenaires du projet.

Je ne suis au courant que de peu d'études en écologie qui se seraient basées sur des données ou du matériel collecté par des élèves de classes primaires ou secondaires (Miczajka et al. 2015, Kelemen-Finan et al. 2018, Scheuch et al. 2018, Saunders et al. 2018, Ekholm et al. 2019, Bison et al. 2019, Schuttler et al. 2019, Weigelhofer et al. 2019). Je mets volontairement de côté les programmes Vigie Nature du Muséum National d'Histoire Naturelle qui ciblent un public plus large que les seules écoles (Julliard 2017). Je met également de côté sa déclinaison [Vigie-Nature école](#) lancé en 2010. A ce jour (1^{er} août 2019), ni *Web of Science* ni *Google scholar* n'ont référencé d'articles sous ce mot clé. Du moins je n'en ai pas trouvé. Il n'empêche que ces programmes existent. Les retours d'expérience que j'ai pu consulter sont assez encourageants. Globalement, il semble que les élèves de différents niveaux puissent fournir du matériel biologique (Ekholm et al. 2019) et des données (Bison et al. 2019, Schuttler et al. 2019, Weigelhofer et al. 2019) de qualité suffisante pour être exploitées par les chercheurs professionnels sous réserve que :

- les données soient collectées sur le long terme pour réduire le poids des erreurs de mesures ponctuelles (Bison et al. 2019) ;
- les enfants reçoivent des instructions claires et adaptées à leur niveau d'étude (Miczajka et al. 2015);

- les enfants – et leurs enseignants – reçoivent un entraînement spécifique, au moins à distance (Ratnieks et al. 2016, Saunders et al. 2018).

A noter que dans certains projets, les enfants n'étaient pas sollicités pour acquérir des données analysables en tant que telles, mais pour récolter des échantillons qui étaient par la suite analysés par les chercheurs en charge du projet (Abbott et al. 2018, Ekholm et al. 2019). Je suis tenté de croire qu'il y a moins de risque de biais dans les données finalement analysées par les chercheurs, mais faute de données quantitatives pour supporter cette idée, j'imagine que les mêmes réserves que je listais plus haut doivent être émises.

Collègues, n'ayez pas peur de retourner à l'école !

Il est frappant de voir que dans leur majorité, les élèves assimilent les résultats de la science, mais ne sont pas familiers du raisonnement scientifique. Peut être est-ce parce que « [l'] on éduque principalement aux résultats des sciences, pas à ses exigences cognitives » (Lecointre 2018). Je pense que collectivement, ceux qui font la science ont une part de responsabilité dans ce constat, parce que quand nous communiquons, surtout en dehors des cercles académiques, c'est généralement pour parler de nos résultats, de nos « découvertes » et de leurs formidables implications. Moins souvent pour parler de nos échecs, de nos doutes, de nos efforts, de notre passion. Or, la science est aussi (surtout ?) faite de ça, il me semble. Les sciences citoyennes à l'école sont un moyen de « faire de la science en vrai » plutôt que d'apprendre des résultats établis par d'autre.

Pour un écolier, un collégien ou un lycéen, il y a une différence fondamentale entre réaliser une séance de travaux pratiques en classe et participer à un programme de science citoyenne. Dans le premier cas, l'enseignant maîtrise à la fois la problématique et sa résolution. L'expérimentation réalisée par les élèves doit aboutir à « la bonne réponse », c'est à dire à la connaissance établie et retranscrite dans leurs manuels scolaires.

Tout est fait pour que les expériences aboutissent à ce résultat (quitte à bidouiller les réactifs pour que « ça marche »). Or, il arrive que « ça ne marche pas ». Cette situation met les élèves – et souvent leurs enseignants – dans l’inconfort. Une raison probable à cela est que les élèves sont encore trop rarement placés dans une situation d’investigation dans laquelle l’erreur est permise, voire valorisée. C’est dommage, parce que l’erreur peut être utile ! Au contraire, un projet de science citoyenne est avant tout un projet de recherche. Le scientifique qui formule la question de recherche et qui sollicite l’aide des élèves pour y répondre n’en connaît lui même pas la réponse. C’est là une prise de conscience importante et parfois déstabilisante pour les élèves, voire pour leurs enseignants : un scientifique ne sait pas tout.

J’interprète la surestimation du taux de prédation sur les leurres en pâte à modeler comme une forme de perception sélective des élèves résultant d’une volonté de bien faire : les élèves savaient qu’ils étaient susceptibles d’observer des traces de prédation, ils *devaient* donc en voir pour avoir bien travaillé. Ne pas observer de marques de prédation revient à accepter que l’expérience « n’a pas marché ». En étirant à peine la réflexion, cela interroge la valeur que le « zéro » peut avoir dans l’esprit des élèves, mais aussi de leurs enseignants. J’ai été très surpris en interagissant avec eux de constater que certains ne font pas la différence entre une absence d’information et une information d’absence. A vrai dire, il faut souvent aussi expliquer aux étudiants de M2 quelle est la différence entre un NA et un 0 dans le `data.frame` qu’ils ont chargé dans *R*. Je ne crois pas que cette différence soit difficile à appréhender pour un collégien, voire même pour un écolier, mais encore faut-il que les enseignants soient formés aux sciences pour pouvoir à leur tour former les élèves.

L’enseignant joue un rôle essentiel de médiateur – voire de traducteur – entre les scientifiques et les élèves. Il aide les élèves à franchir certains paliers. A un âge donné, les élèves peuvent être capables de sentir des choses et de proposer des hypothèses et des

moyens de les tester, mais l'enseignant doit intervenir pour la formalisation du concept. Par exemple, les élèves de collège peuvent « sentir » la relation qu'il y a entre la masse d'une bille, la hauteur de laquelle elle tombe, et la force qu'elle exerce sur le sable sur lequel elle tombe au moment de l'impact. Mais les définitions de l'énergie potentielle et de l'énergie cinétique qui se cachent derrière cette *sensation*, ce *feeling*, doivent être apportées par l'enseignant. C'est la présence de ce relais entre les élèves et le(s) chercheur(s) qui fait la spécificité des initiatives de science citoyenne impliquant les écoliers. Pour plusieurs raisons. D'abord parce que l'on peut s'attendre à ce que les enseignants de sciences garantissent une certaine qualité des données récoltées et fournies aux professionnels de la science (du moins à ce qu'ils soient plus sensibilisés que d'autres à l'importance de la standardisation des données et du respect du protocole). Ensuite, de par leur rôle de médiateur, les enseignants permettent que les messages et les valeurs délivrés par les professionnels de la science soient correctement reçus par les élèves, sans dévoiement. Enfin, il ne faut toutefois pas perdre de vue que les enseignants du premier et second degré n'ont, pour la plupart, pas eux même reçu de formation scientifique par la pratique de la recherche (ou si peu). Bien sûr, les Instituts Nationaux Supérieurs du Professorat et de l'Éducation (Inspé, anciennement ESPE, très anciennement IUFM) sont là pour les former aux démarches d'investigations scientifiques, mais je suis convaincu qu'une expérience de la science « en vrai » peut largement contribuer à rendre concrets les discours qui, du temps où j'y ai mis les pieds, pouvaient être verbeux et abscons. Un soin particulier doit alors être apporté, lors de la conception d'un projet de science citoyenne impliquant les écoles, à l'accompagnement des enseignants.

Pour le chercheur, les sciences citoyennes sont l'occasion de tomber la blouse (si tant est qu'on en mette une...). Les élèves ne retiennent peut être pas tout ce que la personne qu'ils ont en face d'eux peut dire, mais ils retiennent aussi ce qui n'a pas été dit ! Après une intervention que j'avais faite dans un collège, j'ai surpris

une phrase d'une des élèves : « T'as vu, il était en jeans ! ». Cela peut paraître anecdotique. Ça ne l'est pas, pour deux raisons. D'abord, parce que la blouse n'est pas – et ne devrait pas être – un argument d'autorité ou une marque de respectabilité. C'est juste un équipement de protection (de soi et de son expérimentation). Il est important que les élèves apprennent à différencier le discours et la personne qui le tient. Ensuite, la blouse uniformise et masque l'individu derrière la fonction. Or, si une chercheuse ou un chercheur intervient dans une classe, c'est aussi pour parler d'elle ou de lui, de son parcours, de ses motivations, de ses collègues... Il est important d'humaniser la fonction, à plus forte raison face à des élèves qui sont à un âge où ils doivent faire des choix d'orientation importants pour leur vie future.

Peut-on parler d'élèves chercheurs ?

La recherche en science de l'éducation a montré que les enfants au niveau pré-scolaire et scolaire adoptent spontanément une démarche de chercheurs dans leur exploration du monde (Pasquinelli 2014) de sorte que l'on pourrait être tenté de qualifier les élèves impliqués avec leur classe dans un projet de science citoyenne « d'élèves-chercheurs ». La tentation est d'autant plus forte que dans ce contexte, et selon leurs propres mots, les élèves « font de la science pour de vrai ». Pour autant, toute aussi importante que soit leur contribution à la recherche et à l'établissement des connaissances scientifiques, j'ai une certaine réticence à qualifier les élèves qui ont participé au projet *Oak bodyguards* d'élèves-chercheurs. L'acquisition des données par les élèves a été très étroitement canalisée par le protocole de départ, pour des besoins évidents de standardisation. Tout écart au protocole aurait rendu les données non exploitables. Les élèves ont ainsi été contraints dans leur investigation. Ils n'ont pas eu la liberté de recherche d'un chercheur. C'est d'autant plus vrai que les élèves impliqués dans un projet de science citoyenne dans le temps de la classe ne peuvent pas (tous) être considérés comme

participant de manière active et volontaire puisqu'ils sont « captifs » du choix de leur enseignant.

La question que je pose – *peut-on parler d'élève chercheur ?* – n'est pas triviale parce qu'elle interroge sur la terminologie à employer pour qualifier les personnes participant aux projets de science citoyenne (Eitzel et al. 2017) et sur la manière de reconnaître leur contribution aux articles scientifiques qui découlent de ces projets (Resnik 2019). Que l'on soit enthousiaste ou au contraire réfractaire à ouvrir la porte des laboratoires aux profanes, aux amateurs, aux anonymes, aux senseurs humains, ou alors aux collaborateurs, aux partenaires, aux volonPairs, etc, il n'en reste pas moins que la manière dont la science se pratique est en train de changer, et que cela nous force à nous interroger sur notre métier de chercheur, sur la manière dont on le fait, et sur sa signification profonde. Rien que pour cela, j'encourage tous mes collègues à tenter l'aventure.

Après le galop d'essai

Le lecteur attentif se souviendra peut-être que j'indiquais plus haut que « ce projet était [...] un petit test grandeur nature pour éprouver la méthode et voir si ça valait la peine de voir plus grand (ANR ? BIODIVERSA ? H2020 ?) ». Clairement, oui. Le champ des sciences citoyennes est en pleine expansion, autant en tant qu'outil pour la recherche académique que comme objet de recherche en tant que tel. Notamment, de nombreuses questions se posent sur ce que peuvent apporter les sciences citoyennes aux chercheurs – au-delà des données – mais également aux profanes, amateurs, anonymes, etc. Je confesse volontiers une vision encore extrêmement lacunaire de la littérature sur l'impact des sciences citoyennes sur la compréhension que le grand public a des sujets scientifiques et du fonctionnement de la science en général. Je retiens de mes lectures que, pour ce qui est de l'écologie, le bilan est mitigé (Jordan et al. 2011, Ruiz-Mallen et al. 2016, Kelemen-Finan et al. 2018, Scheuch et al. 2018). En toute bonne foi, un

scientifique dira « en mettant en place ce programme de science citoyenne, je permets au public de mieux comprendre le fonctionnement de la science ». Et sa collègue ajoutera que « à l'heure des *fake news*, il est crucial que les citoyens comprennent le fonctionnement de la science pour pouvoir exercer leur esprit critique ». On ne pourra que louer leurs objectifs. (Je fais partie de ceux qui ont tenu ce discours). Mais dans la réalité, il semblerait que les sciences citoyennes recrutent essentiellement parmi les citoyens déjà pro-science et que si ceux-ci améliorent leurs connaissances sur les sujets scientifiques traités par les programmes auxquels ils participent, leur compréhension du fonctionnement de la science n'est que peu améliorée par leur participation.

Identifier le problème, c'est faire un premier pas vers sa résolution. Plusieurs auteurs ont initié une réflexion sur les moyens de renforcer l'impact positif des sciences citoyennes sur la relation du grand public à la science (Pandya 2012, Shirk and Bonney 2018). A court terme, je compte poursuivre ces réflexions, notamment au travers de collaborations avec les didacticiens des sciences de manière à évaluer ce que les enseignants et les élèves qui ont participé au projet *Oak bodyguards* en ont retiré, sur le plan cognitif et émotionnel. Ce sera le constat. Une étude préliminaire réalisée par Séverine Perron (Université de Genève) et Patricia Marzin-Janvier (Université de Bretagne Occidentale-INSPE Bretagne) menée sur 18 enseignantes ayant participé au projet en 2019 révèle que « la construction de savoirs conceptuels ne fait pas partie des objectifs d'apprentissage [et que] la quasi-totalité des enseignants déclarent ne pas avoir fait construire ou formuler un problème par leurs élèves²³ ». Tous les objectifs du projet de départ ne sont pas remplis, en grande partie parce que la courroie de transmission entre les chercheurs (*mea culpa*) et les enseignants est grippée. Nous avons récemment obtenu un financement de la Maison des Sciences de l'Homme de Bretagne

23 Perron, S., Marzin-Janvier, P. & Castagneyrol, B., Les sciences citoyennes, des projets prometteurs pour l'enseignement et l'apprentissage des sciences L'exemple du projet *Oak bodyguard*, *Recherches en Didactique des Sciences et Technologies* (en révision)

(MSHB) pour prolonger le travail initié dans le projet *Oak bodyguards*. Il s'agira d'accompagner un groupe d'enseignants pour la construction de séquences pédagogiques basées sur le projet *Oak bodyguards* (Figure 7.9).

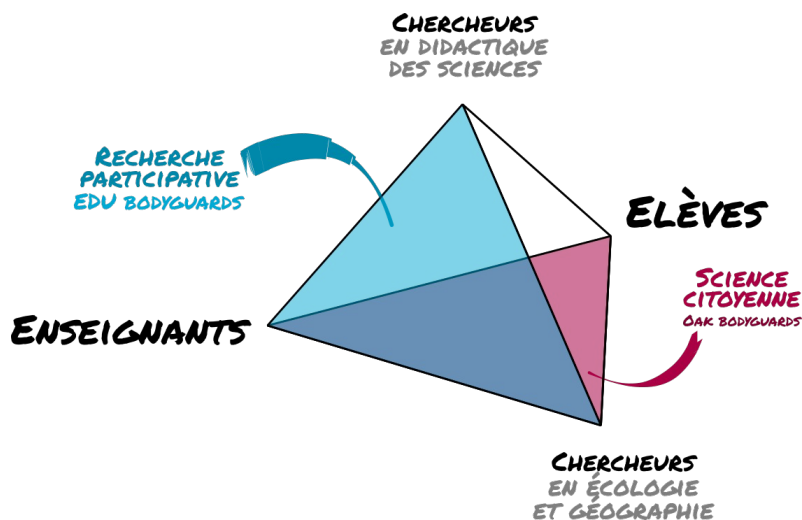


Figure 7.9 ► Le projet EDU-Bodyguards. Un projet de recherche participative associant chercheurs en écologie et géographie, en didactique des sciences, enseignants et élèves pour la mise en place de séquences d'enseignement visant à faire acquérir aux élèves des savoirs épistémologiques et disciplinaires à partir d'une expérience de recherche de première main.

Breaking news (et ce sera la mot d'avant le « fin »)– le calendrier du projet est fortement perturbé par la pandémie liée au SARS-COV-2. Les écoles (et les labos) sont fermées. Pas d'écoles, pas d'élèves. Pas d'élèves, pas de projet. Dans l'intervalle, les exemples de mauvaise science et de mauvais traitement de l'information scientifique se multiplient (Sciama 2020), sans parler des délires de prix Nobel. Ça m'interpelle, ça m'alarme. C'est la preuve, si besoin en était, qu'il y a quelque chose « qui ne passe pas » entre nos labos et les gens, là dehors. Je ne sais pas si les initiatives de science citoyenne permettront de dégripper la courroie de transmission, mais ça vaut le coup d'essayer, non ?

Merci d'avoir tenu le choc jusqu'à là ! (FIN).

RÉFÉRENCES

1. Abbott, B. W., F. Moatar, O. Gauthier, O. Fovet, V. Antoine, and O. Ragueneau. 2018. Trends and seasonality of river nutrients in agricultural catchments: 18 years of weekly citizen science in France. *Science of the Total Environment* 624:845–858.
2. Agrawal, A. A., and M. Fishbein. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* 87:S132–149.
3. Agrawal, A. A., J. A. Lau, and P. A. Hamback. 2006. Community heterogeneity and the evolution of interactions between plants and insect herbivores. *Quarterly Review of Biology* 81:349–376.
4. Alalouni, U., R. Brandl, H. Auge, and M. Schädler. 2014. Does insect herbivory on oak depend on the diversity of tree stands? *Basic and Applied Ecology* 15:685–692.
5. Ali, J. G., and A. A. Agrawal. 2014. Asymmetry of plant-mediated interactions between specialist aphids and caterpillars on two milkweeds. *Functional Ecology* 28:1404–1412.
6. Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. D. Breshears, E. H. (Ted) Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang, J. Castro, N. Demidova, J.-H. Lim, G. Allard, S. W. Running, A. Semerci, and N. Cobb. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259:660–684.
7. Andersson, P., C. Löfstedt, and P. A. Hambäck. 2013. Insect density–plant density relationships: a modified view of insect responses to resource concentrations. *Oecologia* 173:1333–1344.

8. Araj, S.-E., S. Wratten, A. Lister, and H. Buckley. 2008. Floral diversity, parasitoids and hyperparasitoids – A laboratory approach. *Basic and Applied Ecology* 9:588–597.
9. Babikova, Z., L. Gilbert, T. J. A. Bruce, M. Birkett, J. C. Caulfield, C. Woodcock, J. A. Pickett, and D. Johnson. 2013. Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack. *Ecology Letters* 16:835–843.
10. Badri, D. V., G. Zolla, M. G. Bakker, D. K. Manter, and J. M. Vivanco. 2013. Potential impact of soil microbiomes on the leaf metabolome and on herbivore feeding behavior. *New Phytologist* 198:264–273.
11. Ballaré, C. L. 2014. Light Regulation of Plant Defense. *Annual Review of Plant Biology* 65:335–363.
12. Barantal, S., B. Castagneyrol, W. Durka, G. Iason, S. Morath, and J. Koricheva. 2019. Contrasting effects of tree species and genetic diversity on the leaf-miner communities associated with silver birch. *Oecologia* 189:687–697.
13. Barbaro, L., E. G. Brockerhoff, B. Giffard, and I. Halder. 2012. Edge and area effects on avian assemblages and insectivory in fragmented native forests. *Landscape Ecology* 27:1451–1463.
14. Barbehenn, R. V., and C. Peter Constabel. 2011. Tannins in plant–herbivore interactions. *Phytochemistry* 72:1551–1565.
15. Barbosa, P., J. Hines, I. Kaplan, H. Martinson, A. Szczepaniec, and Z. Szendrei. 2009. Associational Resistance and Associational Susceptibility: Having Right or Wrong Neighbors. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40:1–20.
16. Barbour, M. A., M. A. Rodriguez-Cabal, E. T. Wu, R. Julkunen-Tiitto, C. E. Ritland, A. E. Miscampbell, E. S. Jules, and G. M. Crutsinger. 2015. Multiple plant traits shape the genetic basis of herbivore community assembly. *Functional Ecology* 29:995–1006.
17. Barton, K. E., and M. D. Bowers. 2006. Neighbor species differentially alter resistance phenotypes in *Plantago*. *Oecologia* 150:442–452.
18. Beule, L., M. M. Gruening, P. Karlovsky, and A. L-M-Arnold. 2017. Changes of Scots Pine Phyllosphere and Soil Fungal Communities during Outbreaks of Defoliating Insects. *Forests* 8:316.
19. Biere, A., and A. Goverse. 2016. Plant-Mediated Systemic Interactions Between Pathogens, Parasitic Nematodes, and Herbivores Above- and Belowground. *Annual Review of Phytopathology* 54:499–527.
20. Biere, A., and A. J. M. Tack. 2013a. Evolutionary adaptation in three-way interactions between plants, microbes and arthropods. *Functional Ecology*:n/a-n/a.

21. Biere, A., and A. J. M. Tack. 2013b. Evolutionary adaptation in three-way interactions between plants, microbes and arthropods. *Functional Ecology* 27:646–660.
22. Bison, M., N. G. Yoccoz, B. Z. Carlson, and A. Delestrade. 2019. Comparison of budburst phenology trends and precision among participants in a citizen science program. *International Journal of Biometeorology* 63:61–72.
23. Björkman, C., Å. Berggren, and H. Bylund. 2011. Causes behind insect folivory patterns in latitudinal gradients. *Journal of Ecology* 99:367–369.
24. Björkman, C., and P. Niemelä, editors. 2015. *Climate change and insect pests*. CABI, Wallingford, Oxfordshire, UK ; Boston, MA, USA.
25. Bonney, R., C. B. Cooper, J. Dickinson, S. Kelling, T. Phillips, K. V. Rosenberg, and J. Shirk. 2009. Citizen Science: A Developing Tool for Expanding Science Knowledge and Scientific Literacy. *BioScience* 59:977–984.
26. Borruso, L., C. Wellstein, A. Bani, S. Casagrande Bacchiocchi, A. Margoni, R. Tonin, S. Zerbe, and L. Brusetti. 2018. Temporal shifts in endophyte bacterial community composition of sessile oak (*Quercus petraea*) are linked to foliar nitrogen, stomatal length, and herbivory. *PeerJ* 6:e5769.
27. Brockerhoff, E. G., H. Jactel, J. A. Parrotta, and S. F. B. Ferraz. 2012. Role of eucalypt and other planted forests in biodiversity conservation and the provision of biodiversity-related ecosystem services. *Forest Ecology and Management*.
28. Brossard, D., B. Lewenstein, and R. Bonney. 2005. Scientific knowledge and attitude change: The impact of a citizen science project. *International Journal of Science Education* 27:1099–1121.
29. Bucher, R., H. Binz, F. Menzel, and M. H. Entling. 2014. Spider cues stimulate feeding, weight gain and survival of crickets. *Ecological Entomology* 39:667–673.
30. Bucher, R., F. Menzel, and M. H. Entling. 2015. Risk of spider predation alters food web structure and reduces local herbivory in the field. *Oecologia* 178:571–577.
31. Bukovinszky, T., R. Gols, L. Hemerik, J. C. V. Lenteren, and L. E. M. Vet. 2007. Time allocation of a parasitoid foraging in heterogeneous vegetation: implications for host–parasitoid interactions. *Journal of Animal Ecology* 76:845–853.
32. Burgess, H., L. DeBey, H. Froehlich, N. Schmidt, J. Hille Ris Lambers, J. Tewksbury, and J. K. Parrish. 2016. The science of citizen science: Exploring barriers to use as a primary research tool. *Biological Conservation* 208.

33. Bustos-Segura, C., E. H. Poelman, M. Reichelt, J. Gershenzon, and R. Gols. 2017. Intraspecific chemical diversity among neighbouring plants correlates positively with plant size and herbivore load but negatively with herbivore damage. *Ecology Letters* 20:87–97.
34. Cardinale, B. J., J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M. Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava, and S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59–67.
35. Cardinale, B. J., K. L. Matulich, D. U. Hooper, J. E. Byrnes, E. Duffy, L. Gamfeldt, P. Balvanera, M. I. O'Connor, and A. Gonzalez. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98:572–592.
36. Carrasco, D., M. C. Larsson, and P. Anderson. 2015. Insect host plant selection in complex environments. *Current Opinion in Insect Science* 8:1–7.
37. Castagneyrol, B. 2019. Biodiversité : et si vous profitez des vacances pour faire de la science citoyenne ? <http://theconversation.com/biodiversite-et-si-vous-profitiez-des-vacances-pour-faire-de-la-science-citoyenne-120378>.
38. Castagneyrol, B., D. Bonal, M. Damien, H. Jactel, C. Meredieu, E. W. Muiruri, and L. Barbaro. 2017. Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory. *Ecology and Evolution* 7:3520–3531.
39. Castagneyrol, B., P. Fernandez-Conradi, P. U. Rasmussen, C. Robin, and A. J. M. Tack. 2018a. Belowground–Aboveground Interactions Between Pathogens and Herbivores. Pages 135–174 *in* T. Ohgushi, S. Wurst, and S. N. Johnson, editors. *Aboveground–Belowground Community Ecology*. Springer International Publishing, Cham.
40. Castagneyrol, B., B. Giffard, C. Péré, and H. Jactel. 2013. Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. *Journal of Ecology* 101:418–429.
41. Castagneyrol, B., B. Giffard, E. Valdes-Correcher, and A. Hampe. 2019a. Tree diversity effects on leaf insect damage on pedunculate oak: The role of landscape context and forest stratum. *Forest Ecology and Management* 433:287–294.
42. Castagneyrol, B., and H. Jactel. 2012. Unraveling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology* 93:2115–2124.
43. Castagneyrol, B., H. Jactel, E. G. Bockerhoff, N. Perrette, M. Larter, S. Delzon, and D. Piou. 2016. Host range expansion is density dependent. *Oecologia* 182:779–788.

44. Castagneyrol, B., H. Jactel, and X. Moreira. 2018b. Anti-herbivore defences and insect herbivory: Interactive effects of drought and tree neighbours. *Journal of Ecology* 106:2043–2055.
45. Castagneyrol, B., H. Jactel, C. Vacher, E. G. Brockerhoff, and J. Koricheva. 2014a. Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. *Journal of Applied Ecology* 51:134–141.
46. Castagneyrol, B., M. V. Kozlov, C. Poeydebat, M. Toïgo, and H. Jactel. 2019b. Associational resistance to a pest insect fades with time. *Journal of Pest Science*.
47. Castagneyrol, B., X. Moreira, and H. Jactel. 2018c. Drought and plant neighbourhood interactively determine herbivore consumption and performance. *Scientific Reports* 8:5930.
48. Castagneyrol, B., M. Régolini, and H. Jactel. 2014b. Tree species composition rather than diversity triggers associational resistance to the pine processionary moth. *Basic and Applied Ecology* 15:516–523.
49. Castagneyrol, B., E. Valdés-Correcher, A. Bourdin, L. Barbaro, O. Bouriaud, M. Branco, G. Csóka, M.-L. Duduman, A.-M. Dulaurent, C. B. Eötvös, M. Ferrante, Á. Fürjes-Mikó, A. Galman, M. M. Gossner, D. Harvey, A. G. Howe, M. Kaennel-Dobbertin, J. Koricheva, G. L. Löveï, D. Lupăștean, S. Milanović, A. Mrazova, L. Opgennoorth, J.-M. Pitkänen, M. Popović, T. V. Roslin, M. Scherer-Lorenzen, K. Sam, M. Tahadlova, R. Thomas, and A. J. M. Tack. 2019c. Can school children support ecological research? Lessons from the ‘Oak bodyguard’ citizen science project. *bioRxiv*:712638.
50. Castagneyrol, B., E. Valdés-Correcher, M. Kaennel Dobbertin, and M. Gossner. 2019d. Predation assessment on fake caterpillars and leaf sampling: Protocol for partner schools. *protocols.io*.
51. Chaplin-Kramer, R., M. E. O’Rourke, E. J. Blitzer, and C. Kremen. 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* 14:922–932.
52. Civitello, D. J., J. Cohen, H. Fatima, N. T. Halstead, J. Liriano, T. A. McMahon, C. N. Ortega, E. L. Sauer, T. Sehgal, S. Young, and J. R. Rohr. 2015. Biodiversity inhibits parasites: Broad evidence for the dilution effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:8667–8671.
53. Claessens, M. 2009. Science et communication Pour le meilleur ou pour le pire? Editions Quae, Paris.
54. Clinchy, M., M. J. Sheriff, and L. Y. Zanette. 2013. Predator-induced stress and the ecology of fear. *Functional Ecology* 27:56–65.
55. Coley, P. D., J. P. Bryant, and F. S. Chapin. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science (New York, N.Y.)* 230:895–899.

56. Combes, C. 2001. Interactions durables: écologie et évolution du parasitisme. Dunod, Paris.
57. Crowston, K., E. Mitchell, and C. Østerlund. 2019. Coordinating Advanced Crowd Work: Extending Citizen Science. *Citizen Science: Theory and Practice* 4:16.
58. Crutsinger, G. M. 2006. Plant Genotypic Diversity Predicts Community Structure and Governs an Ecosystem Process. *Science* 313:966–968.
59. Damestoy, T. 2019, November 15. Interactions entre les chênes et la chenille processionnaire du chêne, *Thaumetopoea processionea* L. : de l'arbre à la forêt. thesis, Bordeaux.
60. Damestoy, T., B. Brachi, X. Moreira, H. Jactel, C. Plomion, and B. Castagnèyrol. 2019. Oak genotype and phenolic compounds differently affect the performance of two insect herbivores with contrasting diet breadth. *Tree Physiology*:in press.
61. Damien, M., H. Jactel, C. Meredieu, M. Régolini, I. van Halder, and B. Castagnèyrol. 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.
62. Damien, M., C. Le Lann, N. Desneux, L. Alford, D. Al Hassan, R. Georges, and J. Van Baaren. 2017. Flowering cover crops in winter increase pest control but not trophic link diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 247:418–425.
63. Davis, T. S., T. L. Crippen, R. W. Hofstetter, and J. K. Tomberlin. 2013. Microbial volatile emissions as insect semiochemicals. *Journal of Chemical Ecology* 39:840–859.
64. D'Costa, L., J. Koricheva, N. Straw, and M. S. J. Simmonds. 2013. Oviposition patterns and larval damage by the invasive horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* on different species of *Aesculus*: Oviposition patterns and larval damage. *Ecological Entomology* 38:456–462.
65. D'Costa, L., M. S. J. Simmonds, N. Straw, B. Castagnèyrol, and J. Koricheva. 2014. Leaf traits influencing oviposition preference and larval performance of *Cameraria ohridella* on native and novel host plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 152:157–164.
66. Dekeukeleire, D., I. M. van Schroyen, L. R. Hertzog, M. L. Vandegehuchte, D. Strubbe, P. Vantieghem, A. Martel, K. Verheyen, D. Bonte, and L. Lens. 2019. Avian top-down control affects invertebrate herbivory and sapling growth more strongly than overstorey species composition in temperate forest fragments. *Forest Ecology and Management* 442:1–9.
67. Desurmont, G. A., H. Xu, and T. C. J. Turlings. 2016. Powdery mildew suppresses herbivore-induced plant volatiles and interferes with

- parasitoid attraction in *Brassica rapa*: A plant pathogen affects infochemical networks. *Plant, Cell & Environment* 39:1920–1927.
68. Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist*:209–221.
 69. Duffy, J. E., B. J. Cardinale, K. E. France, P. B. McIntyre, E. Thébault, and M. Loreau. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10:522–538.
 70. Eberl, F., M. F. de Bobadilla, M. Reichelt, A. Hammerbacher, J. Gershenzon, and S. B. Unsicker. 2020. Herbivory meets fungivory: insect herbivores feed on plant pathogenic fungi for their own benefit. *Ecology Letters* in press.
 71. Eitzel, M. V., J. L. Cappadonna, C. Santos-Lang, R. E. Duerr, A. Virapongse, S. E. West, C. C. M. Kyba, A. Bowser, C. B. Cooper, A. Sforzi, A. N. Metcalfe, E. S. Harris, M. Thiel, M. Haklay, L. Ponciano, J. Roche, L. Ceccaroni, F. M. Shilling, D. Dörler, F. Heigl, T. Kiessling, B. Y. Davis, and Q. Jiang. 2017. Citizen Science Terminology Matters: Exploring Key Terms. *Citizen Science: Theory and Practice* 2:1.
 72. Ekholm, A., A. J. M. Tack, K. Bolmgren, and T. Roslin. 2019. The forgotten season: the impact of autumn phenology on a specialist insect herbivore community on oak. *Ecological Entomology* 44:425–435.
 73. Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
 74. Endara, M. J., and P. D. Coley. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology*.
 75. FAO. 2006. *Global planted forests thematic study: results and analysis*. Rome. A. Del Lungo, Ball J. & Carle J., Rome.
 76. FAO. 2016. *State of the world's forests 2016*. Food & Agriculture Org, S.l.
 77. Fernandez-Conradi, P. 2017. Diversité des arbres et résistance des forêts aux invasions biologiques : application au chataignier et son complexe de bioagresseurs exotiques, chancre (*Cryphonectria parasitica*) et cynips (*Dryocosmus Kuriphilus*). Bordeaux, Bordeaux.
 78. Fernandez-Conradi, P., N. Borowiec, X. Capdevielle, B. Castagneyrol, A. Maltoni, C. Robin, F. Selvi, I. Van Halder, F. Vétillard, and H. Jactel. 2018a. Plant neighbour identity and invasive pathogen infection affect associational resistance to an invasive gall wasp. *Biological Invasions* 20:1459–1473.
 79. Fernandez-Conradi, P., H. Jactel, C. Robin, A. J. M. Tack, and B. Castagneyrol. 2018b. Fungi reduce preference and performance of insect herbivores on challenged plants. *Ecology* 99:300–311.

80. Fichtner, A., W. Härdtle, H. Bruelheide, M. Kunz, Y. Li, and G. von Oheimb. 2018. Neighbourhood interactions drive overyielding in mixed-species tree communities. *Nature Communications* 9.
81. Field, E., K. Schönrogge, N. Barsoum, A. Hector, and M. Gibbs. 2019. Individual tree traits shape insect and disease damage on oak in a climate-matching tree diversity experiment. *Ecology and Evolution* 9:8524–8540.
82. Forkner, R. E., R. J. Marquis, and J. T. Lill. 2004. Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology* 29:174–187.
83. Forrester, D. I. 2017. *Ecological and Physiological Processes in Mixed Versus Monospecific Stands*. Pages 73–115 *Mixed-Species Forests*. Springer, Berlin, Heidelberg.
84. Fox, J. 2011, June 17. Zombie ideas in ecology.
85. Francati, S., A. Alma, C. Ferracini, A. Pollini, and M. Dindo. 2015. Indigenous parasitoids associated with *Dryocosmus kuriphilus* in a chestnut production area of Emilia Romagna (Italy). *Bulletin of Insectology* 68:127–134.
86. Gamfeldt, L., T. Snäll, R. Bagchi, M. Jonsson, L. Gustafsson, P. Kjellander, M. C. Ruiz-Jaen, M. Fröberg, J. Stendahl, C. D. Philipson, G. Mikusiński, E. Andersson, B. Westerlund, H. Andrén, F. Moberg, J. Moen, and J. Bengtsson. 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications* 4:1340.
87. Ganzevoort, W., and R. van den Born. 2019. The Thrill of Discovery: Significant Nature Experiences Among Biodiversity Citizen Scientists. *Ecopsychology* 11:22–32.
88. Gaston, K. J. 1991. The Magnitude of Global Insect Species Richness. *Conservation Biology* 5:283–296.
89. Giffard, B., L. Barbaro, H. Jactel, and E. Corcket. 2013. Plant neighbours mediate bird predation effects on arthropod abundance and herbivory. *Ecological Entomology*:448–455.
90. Gilbert, G. S., R. Magarey, K. Suiter, and C. O. Webb. 2012. Evolutionary tools for phytosanitary risk analysis: phylogenetic signal as a predictor of host range of plant pests and pathogens. *Evolutionary Applications* 5:869–878.
91. Giron, D., G. Dubreuil, A. Bennett, F. Dedeine, M. Dicke, L. A. Dyer, M. Erb, M. O. Harris, E. Huguet, I. Kaloshian, A. Kawakita, C. Lopez-Vaamonde, T. M. Palmer, T. Petanidou, M. Poulsen, A. Sallé, J.-C. Simon, J. S. Terblanche, D. Thiéry, N. K. Whiteman, H. A. Woods, and S. Pincebourde. 2018. Promises and challenges in insect-plant interactions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*.

92. Gols, R., T. Bukovinszky, L. Hemerik, J. A. Harvey, J. C. V. Lenteren, and L. E. M. Vet. 2005. Reduced foraging efficiency of a parasitoid under habitat complexity: implications for population stability and species coexistence. *Journal of Animal Ecology* 74:1059–1068.
93. Gotelli, N. J., W. Ulrich, and F. T. Maestre. 2011. Randomization tests for quantifying species importance to ecosystem function. *Methods in Ecology and Evolution* 2:634–642.
94. Grossiord, C., A. Gessler, A. Granier, S. Berger, C. Bréchet, R. Hentschel, R. Hommel, M. Scherer-Lorenzen, and D. Bonal. 2014a. Impact of interspecific interactions on the soil water uptake depth in a young temperate mixed species plantation. *Journal of Hydrology* 519:3511–3519.
95. Grossiord, C., A. Granier, S. Ratcliffe, O. Bouriaud, H. Bruelheide, E. Čećko, D. I. Forrester, S. M. Dawud, L. Finér, M. Pollastrini, M. Scherer-Lorenzen, F. Valladares, D. Bonal, and A. Gessler. 2014b. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:14812–14815.
96. Grossman, J. J., J. Cavender-Bares, P. B. Reich, R. A. Montgomery, and S. E. Hobbie. 2019. Neighborhood diversity simultaneously increased and decreased susceptibility to contrasting herbivores in an early stage forest diversity experiment. *Journal of Ecology* 107:1492–1505.
97. 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, and 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* 152:68–89.
98. Guyot, V., B. Castagneyrol, A. Vialatte, M. Deconchat, and H. Jactel. 2016. Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe. *Biology Letters* 12:20151037.
99. Guyot, V., B. Castagneyrol, A. Vialatte, M. Deconchat, F. Selvi, F. Bussotti, and H. Jactel. 2015. Tree Diversity Limits the Impact of an Invasive Forest Pest. *PLOS ONE* 10:e0136469.
100. Haase, J., B. Castagneyrol, J. H. C. Cornelissen, J. Ghazoul, J. Kattge, J. Koricheva, M. Scherer-Lorenzen, S. Morath, and H. Jactel. 2015. Contrasting effects of tree diversity on young tree growth and resistance to insect herbivores across three biodiversity experiments. *Oikos* 124:1674–1685.

101. Haddad, N. M., G. M. Crutsinger, K. Gross, J. Haarstad, J. M. H. Knops, and D. Tilman. 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters* 12:1029–1039.
102. Hambäck, P. A., M. Björkman, and R. J. Hopkins. 2010. Patch size effects are more important than genetic diversity for plant–herbivore interactions in Brassica crops. *Ecological Entomology* 35:299–306.
103. Hambäck, P. A., and G. Englund. 2005. Patch area, population density and the scaling of migration rates: the resource concentration hypothesis revisited: Density-area relations in sources and sinks. *Ecology Letters* 8:1057–1065.
104. Hambäck, P. A., B. D. Inouye, P. Andersson, and N. Underwood. 2014. Effects of plant neighborhoods on plant–herbivore interactions: resource dilution and associational effects. *Ecology* 95:1370–1383.
105. Hantsch, L., S. Bien, S. Radatz, U. Braun, H. Auge, and H. Bruehlheide. 2014. Tree diversity and the role of non-host neighbour tree species in reducing fungal pathogen infestation. *Journal of Ecology* 102:1673–1687.
106. Hargreaves, A. L., E. Suárez, K. Mehltreter, I. Myers-Smith, S. E. Vanderplank, H. L. Slinn, Y. L. Vargas-Rodriguez, S. Haeussler, S. David, J. Muñoz, R. C. Almazán-Núñez, D. Loughnan, J. W. Benning, D. A. Moeller, J. F. Brodie, H. J. D. Thomas, and P. A. M. M. 2019. Seed predation increases from the Arctic to the Equator and from high to low elevations. *Science Advances* 5:eaau4403.
107. Hawlena, D., and O. J. Schmitz. 2010. Herbivore physiological response to predation risk and implications for ecosystem nutrient dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:15503–15507.
108. Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Hogberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Körner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Scherer-Lorenzen, E. D. Schulze, A. S. D. Siamantziouras, E. M. Spehn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi, and J. H. Lawton. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286:1123–1127.
109. Herms, D. A., and W. J. Mattson. 1992. The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *The Quarterly Review of Biology* 67:283–335.
110. Himanen, S. J., J. D. Blande, T. Klemola, J. Pulkkinen, J. Heijari, and J. K. Holopainen. 2010. Birch (*Betula spp.*) leaves adsorb and re-release volatiles specific to neighbouring plants - a mechanism for associational herbivore resistance? *New Phytologist* 186:722–732.

111. Himanen, S. J., T. N. T. Bui, M. M. Maja, and J. K. Holopainen. 2015. Utilizing associational resistance for biocontrol: impacted by temperature, supported by indirect defence. *BMC Ecology* 15:16.
112. Holopainen, J. K., V. Virjamo, R. P. Ghimire, J. D. Blande, R. Julkunen-Tiitto, and M. Kivimäenpää. 2018. Climate Change Effects on Secondary Compounds of Forest Trees in the Northern Hemisphere. *Frontiers in Plant Science* 9.
113. Hooper, D. U., E. C. Adair, B. J. Cardinale, J. E. K. Byrnes, B. A. Hungate, K. L. Matulich, A. Gonzalez, J. E. Duffy, L. Gamfeldt, and M. I. O'Connor. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*.
114. Houiller, F., and J.-B. Merilhou-Goudard. 2016. Les sciences participatives en France : Etat des lieux, bonnes pratiques et recommandations. Page 123. INRA.
115. Huberty, A. F., and R. F. Denno. 2004. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology* 85:1383–1398.
116. Humphrey, P. T., T. T. Nguyen, M. M. Villalobos, and N. K. Whiteman. 2014. Diversity and abundance of phyllosphere bacteria are linked to insect herbivory. *Molecular Ecology* 23:1497–1515.
117. Humphrey, P. T., and N. K. Whiteman. 2020. Insect herbivory reshapes a native leaf microbiome. *Nature Ecology & Evolution* 4:221–229.
118. Hunter, M. D. 2001. Insect population dynamics meets ecosystem ecology: effects of herbivory on soil nutrient dynamics. *Agricultural and Forest Entomology* 3:77–84.
119. Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110:449–460.
120. Iason, G. R., J. Taylor, and S. Helfer. 2018. Community-based biotic effects as determinants of tree resistance to pests and pathogens. *Forest Ecology and Management* 417:301–312.
121. Ida, T. Y., K. Takanashi, M. Tamura, R. Ozawa, Y. Nakashima, and T. Ohgushi. 2018. Defensive chemicals of neighboring plants limit visits of herbivorous insects: Associational resistance within a plant population. *Ecology and Evolution* 8:12981–12990.
122. Isbell, F., V. Calcagno, A. Hector, J. Connolly, W. S. Harpole, P. B. Reich, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, D. Tilman, J. van Ruijven, A. Weigelt, B. J. Wilsey, E. S. Zavaleta, and M. Loreau. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477:199–202.
123. Jactel, H., J. Bauhus, J. Boberg, D. Bonal, B. Castagneyrol, B. Gardiner, J. R. Gonzalez-Olabarria, J. Koricheva, N. Meurisse, and E.

- G. Brockerhoff. 2017a. Tree Diversity Drives Forest Stand Resistance to Natural Disturbances. *Current Forestry Reports* 3:223–243.
124. Jactel, H., J. Bauhus, J. Boberg, D. Bonal, B. Castagneyrol, B. Gardiner, J. Ramon Gonzalez-Olabarria, J. Koricheva, N. Meurisse, and E. G. Brockerhoff. 2017b. Tree Diversity Drives Forest Stand Resistance to Natural Disturbances. *Current Forestry Reports* 3:223–243.
125. Jactel, H., and E. G. Brockerhoff. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10:835–848.
126. Jactel, H., E. S. Gritti, L. Drössler, D. I. Forrester, W. L. Mason, X. Morin, H. Pretzsch, and B. Castagneyrol. 2018. Positive biodiversity–productivity relationships in forests: climate matters. *Biology Letters* 14:20170747.
127. Jactel, H., J. Koricheva, and B. Castagneyrol. 2019a. Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. *Current Opinion in Insect Science* 35:103–108.
128. Jactel, H., J. Petit, M.-L. Desprez-Loustau, S. Delzon, D. Piou, A. Battisti, and J. Koricheva. 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology* 18:267–276.
129. Jactel, H., C. Poeydebat, I. van Halder, and B. Castagneyrol. 2019b. Interactive Effects of Tree Mixing and Drought on a Primary Forest Pest. *Frontiers in Forests and Global Change* 2.
130. Jamieson, M. A., L. A. Burkle, J. S. Manson, J. B. Runyon, A. M. Trowbridge, and J. Zientek. 2017. Global change effects on plant–insect interactions: the role of phytochemistry. *Current Opinion in Insect Science* 23:70–80.
131. Jamieson, M. A., E. G. Schwartzberg, K. F. Raffa, P. B. Reich, and R. L. Lindroth. 2015. Experimental climate warming alters aspen and birch phytochemistry and performance traits for an outbreak insect herbivore. *Global Change Biology* 21:2698–2710.
132. Jenkins, L. L. 2011. Using citizen science beyond teaching science content: a strategy for making science relevant to students’ lives. *Cultural Studies of Science Education* 6:501–508.
133. Johnson, S. N., K. E. Clark, S. E. Hartley, T. H. Jones, S. W. McKenzie, and J. Koricheva. 2012. Aboveground–belowground herbivore interactions: a meta-analysis. *Ecology* 93:2208–2215.
134. Jonsson, M., R. Kaartinen, and C. S. Straub. 2017. Relationships between natural enemy diversity and biological control. *Current Opinion in Insect Science* 20:1–6.
135. Jordan, R. C., S. A. Gray, D. V. Howe, W. R. Brooks, and J. G. Ehrenfeld. 2011. Knowledge Gain and Behavioral Change in Citizen-Science Programs. *Conservation Biology* 25:1148–1154.

136. Jorge, L. R., P. I. Prado, M. Almeida-Neto, and T. M. Lewinsohn. 2014. An integrated framework to improve the concept of resource specialisation. *Ecology Letters* 17:1341–1350.
137. Jouveau, S., M. Toigo, B. Giffard, B. Castagneyrol, I. Van Halder, F. Vetillard, and H. Jactel. 2019. Carabid activity-density increases with forest vegetation diversity at different spatial scales. *Insect Conservation and Diversity*:in press.
138. Jucker, T., O. Bouriaud, and D. A. Coomes. 2015. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Functional Ecology* 29:1078–1086.
139. Julliard, R. 2017. Science participative et suivi de la biodiversité : l'expérience Vigie-Nature. *Natures Sciences Societes* Vol. 25:412–417.
140. Kambach, S., E. Allan, S. Bilodeau-Gauthier, D. A. Coomes, J. Haase, T. Jucker, G. Kunstler, S. Müller, C. Nock, A. Paquette, F. Plas, S. Ratcliffe, F. Roger, P. Ruiz-Benito, M. Scherer-Lorenzen, H. Auge, O. Bouriaud, B. Castagneyrol, J. Dahlgren, L. Gamfeldt, H. Jactel, G. Kändler, J. Koricheva, A. Lehtonen, B. Muys, Q. Ponette, N. Setiawan, T. Van de Peer, K. Verheyen, M. A. Zavala, and H. Bruelheide. 2019. How do trees respond to species mixing in experimental compared to observational studies? *Ecology and Evolution*:ece3.5627.
141. Kambach, S., I. Kühn, B. Castagneyrol, and H. Bruelheide. 2016. The Impact of Tree Diversity on Different Aspects of Insect Herbivory along a Global Temperature Gradient - A Meta-Analysis. *PLOS ONE* 11:e0165815.
142. Kaplan, I., and R. F. Denno. 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* 10:977–994.
143. Karger, D. N., O. Conrad, J. Böhner, T. Kawohl, H. Kreft, R. W. Soria-Auza, N. E. Zimmermann, H. P. Linder, and M. Kessler. 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data* 4:1–20.
144. Kariyat, R. R., S. B. Hardison, C. M. De Moraes, and M. C. Mescher. 2017. Plant spines deter herbivory by restricting caterpillar movement. *Biology Letters* 13:20170176.
145. Kelemen-Finan, J., M. Scheuch, and S. Winter. 2018. Contributions from citizen science to science education: an examination of a biodiversity citizen science project with schools in Central Europe. *International Journal of Science Education* 40:2078–2098.
146. Kessler, A., and I. T. Baldwin. 2001. Defensive Function of Herbivore-Induced Plant Volatile Emissions in Nature. *Science* 291:2141–2144.

147. Kessler, A., R. Halitschke, C. Diezel, and I. T. Baldwin. 2006. Priming of plant defense responses in nature by airborne signaling between *Artemisia tridentata* and *Nicotiana attenuata*. *Oecologia* 148:280–292.
148. Kim, T. N. 2014. Plant damage and herbivore performance change with latitude for two old-field plant species, but rarely as predicted. *Oikos* 123:886–896.
149. Kim, T. N. 2017. How plant neighborhood composition influences herbivory: Testing four mechanisms of associational resistance and susceptibility. *PLOS ONE* 12:e0176499.
150. Kim, T. N., and N. Underwood. 2014. Plant neighborhood effects on herbivory: damage is both density and frequency dependent. *Ecology* 96:1431–1437.
151. Kirwan, L., J. Connolly, J. A. Finn, C. Brophy, A. Lüscher, D. Nyfeler, and M. T. Sebastia. 2009. Diversity-interaction modeling: estimating contributions of species identities and interactions to ecosystem function. *Ecology* 90:2032–2038.
152. Koomen, M. H., E. Rodriguez, A. Hoffman, C. Petersen, and K. Oberhauser. 2018. Authentic science with citizen science and student-driven science fair projects. *Science Education* 102:593–644.
153. Koricheva, J., and J. Gurevitch. 2014. Uses and misuses of meta-analysis in plant ecology. *Journal of Ecology* 102:828–844.
154. Kos, M., T. Bukovinszky, P. P. J. Mulder, and T. M. Bezemer. 2015. Disentangling above- and belowground neighbor effects on the growth, chemistry, and arthropod community on a focal plant. *Ecology* 96:164–175.
155. Kostenko, O., P. P. J. Mulder, M. Courbois, and T. M. Bezemer. 2017. Effects of plant diversity on the concentration of secondary plant metabolites and the density of arthropods on focal plants in the field. *Journal of Ecology* 105:647–660.
156. Kozlov, M. V., V. Lanta, V. Zverev, and E. L. Zvereva. 2015a. Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. *Global Ecology and Biogeography* 24:1126–1135.
157. Kozlov, M. V., M. Stańska, I. Hajdamowicz, V. Zverev, and E. L. Zvereva. 2015b. Factors shaping latitudinal patterns in communities of arboreal spiders in northern Europe. *Ecography* 38:1026–1035.
158. Kristensen, J. Å., J. Rousk, and D. B. Metcalfe. 2019. Below-ground responses to insect herbivory in ecosystems with woody plant canopies: A meta-analysis. *Journal of Ecology*:in press.
159. Kruess, A. 2002. Indirect interaction between a fungal plant pathogen and a herbivorous beetle of the weed *Cirsium arvense*. *Oecologia* 130:563–569.

160. Laforest-Lapointe, I., A. Paquette, C. Messier, and S. W. Kembel. 2017. Leaf bacterial diversity mediates plant diversity and ecosystem function relationships. *Nature* 546:145.
161. Langellotto, G. A., and R. F. Denno. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139:1–10.
162. Latz, E., N. Eisenhauer, B. C. Rall, E. Allan, C. Roscher, S. Scheu, and A. Jousset. 2012. Plant diversity improves protection against soil-borne pathogens by fostering antagonistic bacterial communities. *Journal of Ecology* 100:597–604.
163. Lecointre, G. 2018. Savoirs, opinions, croyances: une réponse laïque et didactique aux contestations de la science en classe.
164. Leles, B., X. Xiao, B. O. Pasion, A. Nakamura, and K. W. Tomlinson. 2017. Does plant diversity increase top-down control of herbivorous insects in tropical forest? *Oikos* 126:1142–1149.
165. Letourneau, D. K., J. A. Jedlicka, S. G. Bothwell, and C. R. Moreno. 2009. Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:573–592.
166. Liang, J., T. W. Crowther, N. Picard, S. Wiser, M. Zhou, G. Alberti, E.-D. Schulze, A. D. McGuire, F. Bozzato, H. Pretzsch, S. de-Miguel, A. Paquette, B. Hérault, M. Scherer-Lorenzen, C. B. Barrett, H. B. Glick, G. M. Hengeveld, G.-J. Nabuurs, S. Pfautsch, H. Viana, A. C. Vibrans, C. Ammer, P. Schall, D. Verbyla, N. Tchebakova, M. Fischer, J. V. Watson, H. Y. H. Chen, X. Lei, M.-J. Schelhaas, H. Lu, D. Gianelle, E. I. Parfenova, C. Salas, E. Lee, B. Lee, H. S. Kim, H. Bruelheide, D. A. Coomes, D. Piotto, T. Sunderland, B. Schmid, S. Gourlet-Fleury, B. Sonké, R. Tavani, J. Zhu, S. Brandl, J. Vayreda, F. Kitahara, E. B. Searle, V. J. Neldner, M. R. Ngugi, C. Baraloto, L. Frizzera, R. Bałazy, J. Oleksyn, T. Zawila-Niedzwiecki, O. Bouriaud, F. Bussotti, L. Finér, B. Jaroszewicz, T. Jucker, F. Valladares, A. M. Jagodzinski, P. L. Peri, C. Gonmadje, W. Marthy, T. O'Brien, E. H. Martin, A. R. Marshall, F. Rovero, R. Bitariho, P. A. Niklaus, P. Alvarez-Loayza, N. Chamuya, R. Valencia, F. Mortier, V. Wortel, N. L. Engone-Obiang, L. V. Ferreira, D. E. Odeke, R. M. Vasquez, S. L. Lewis, and P. B. Reich. 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354:aaf8957.
167. Loreau, M., and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72–76.
168. Lövei, G. L., and M. Ferrante. 2017. A review of the sentinel prey method as a way of quantifying invertebrate predation under field conditions. *Insect Science* 24:528–542.

169. Maguire, D. Y., T. Nicole, C. M. Buddle, and E. M. Bennett. 2015. Effect of fragmentation on predation pressure of insect herbivores in a north temperate deciduous forest ecosystem. *Ecological Entomology* 40:182–186.
170. Makuch, K., and M. Aczel. 2018. Children and citizen science. Pages 391–409. UCL Press.
171. Manak, V., N. Bjorklund, L. Lenoir, and G. Nordlander. 2017. Testing associational resistance against pine weevils mediated by *Lasius* ants attending conifer seedlings. *Journal of Applied Entomology* 141:411–416.
172. Mäntylä, E., G. A. Alessio, J. D. Blande, J. Heijari, J. K. Holopainen, T. Laaksonen, P. Piirtola, and T. Klemola. 2008. From Plants to Birds: Higher Avian Predation Rates in Trees Responding to Insect Herbivory. *PLoS ONE* 3:e2832.
173. Martin, E. A., B. Reineking, B. Seo, and I. Steffan-Dewenter. 2013. Natural enemy interactions constrain pest control in complex agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:5534–5539.
174. Matagne, P. 2002. Comprendre l'écologie et son histoire: les origines, les fondateurs et l'évolution d'une science. Delachaux et Niestlé, Paris.
175. Matošević, and G. Melika. 2013. Recruitment of native parasitoids to a new invasive host: first results of *Dryocosmus kuriphilus* parasitoid assemblage in Croatia. *Bulletin of Insectology* 66:231–238.
176. McArt, S. H., and J. S. Thaler. 2013. Plant genotypic diversity reduces the rate of consumer resource utilization. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280:20130639–20130639.
177. Menjivar, R. D., J. A. Cabrera, J. Kranz, and R. A. Sikora. 2012. Induction of metabolite organic compounds by mutualistic endophytic fungi to reduce the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) infection on tomato. *Plant and Soil* 352:233–241.
178. Menkis, A., A. Povilaitienė, A. Marčiulynas, J. Lynikienė, A. Gedminas, and D. Marčiulynienė. 2019. Occurrence of common phyllosphere fungi of horse-chestnut (*Aesculus hippocastanum*) is unrelated to degree of damage by leafminer (*Cameraria ohridella*). *Scandinavian Journal of Forest Research* 34:26–32.
179. Merwin, A. C., N. Underwood, and B. D. Inouye. 2017. Increased consumer density reduces the strength of neighborhood effects in a model system. *Ecology* 98:2904–2913.
180. Miczajka, V. L., A.-M. Klein, and G. Pufal. 2015. Elementary School Children Contribute to Environmental Research as Citizen Scientists. *PLoS ONE* 10.
181. Milanovic, S., J. Lazarevic, Z. Popovic, Z. Miletic, M. Kostic, Z. Radulovic, D. Karadzic, and A. Vuleta. 2014. Preference and

- performance of the larvae of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) on three species of European oaks. *European Journal of Entomology* 111:371–378.
182. Moles, A. T., S. P. Bonser, A. G. B. Poore, I. R. Wallis, and W. J. Foley. 2011. Assessing the evidence for latitudinal gradients in plant defence and herbivory: Latitudinal gradients in herbivory and defence. *Functional Ecology* 25:380–388.
 183. Moles, A. T., and J. Ollerton. 2016. Is the notion that species interactions are stronger and more specialized in the tropics a zombie idea? *Biotropica* 48:141–145.
 184. Mooney, K. A., D. S. Gruner, N. A. Barber, S. A. Van Bael, S. M. Philpott, and R. Greenberg. 2010. Interactions among predators and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:7335–7340.
 185. Moreira, X., L. Abdala-Roberts, and B. Castagneyrol. 2018a. Interactions between plant defence signalling pathways: Evidence from bioassays with insect herbivores and plant pathogens. *Journal of Ecology* 106:2353–2364.
 186. Moreira, X., L. Abdala-Roberts, V. Parra-Tabla, and K. A. Mooney. 2014a. Positive Effects of Plant Genotypic and Species Diversity on Anti-Herbivore Defenses in a Tropical Tree Species. *PLoS ONE* 9:e105438.
 187. Moreira, X., L. Abdala-Roberts, S. Rasmann, B. Castagneyrol, and K. A. Mooney. 2016a. Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent findings, and future directions. *Current Opinion in Insect Science* 14:1–7.
 188. Moreira, X., B. Castagneyrol, L. Abdala-Roberts, J. C. Berny-Mier y Teran, B. G. H. Timmermans, H. H. Bruun, F. Covelo, G. Glauser, S. Rasmann, and A. J. M. Tack. 2018b. Latitudinal variation in plant chemical defences drives latitudinal patterns of leaf herbivory. *Ecography* 41:1124–1134.
 189. Moreira, X., A. Galman, M. Francisco, B. Castagneyrol, and L. Abdala-Roberts. 2018c. Host plant frequency and secondary metabolites are concurrently associated with insect herbivory in a dominant riparian tree. *Biology Letters* 14:20180281.
 190. Moreira, X., K. A. Mooney, S. Rasmann, W. K. Petry, A. Carrillo-Gavilán, R. Zas, and L. Sampedro. 2014b. Trade-offs between constitutive and induced defences drive geographical and climatic clines in pine chemical defences. *Ecology Letters* 17:537–546.
 191. Moreira, X., C. S. Nell, A. Katsanis, S. Rasmann, and K. A. Mooney. 2016b. Herbivore specificity and the chemical basis of plant–plant

- communication in *Baccharis salicifolia* (Asteraceae). *New Phytologist*:n/a-n/a.
192. Morin, X., L. Fahse, C. de Mazancourt, M. Scherer-Lorenzen, and H. Bugmann. 2014. Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecology Letters* 17:1526–1535.
 193. Morin, X., L. Fahse, M. Scherer-Lorenzen, and H. Bugmann. 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters* 14:1211–1219.
 194. Mraja, A., S. B. Unsicker, M. Reichelt, J. Gershenson, and C. Roscher. 2011. Plant Community Diversity Influences Allocation to Direct Chemical Defence in *Plantago lanceolata*. *PLoS ONE* 6:e28055.
 195. Muiruri, E. W., and J. Koricheva. 2016. Going undercover: increasing canopy cover around a host tree drives associational resistance to an insect pest. *Oikos* 126:339–349.
 196. Muiruri, E. W., H. T. Milligan, S. Morath, and J. Koricheva. 2015. Moose browsing alters tree diversity effects on birch growth and insect herbivory. *Functional Ecology* 29:724–735.
 197. Muiruri, E. W., K. Rainio, and J. Koricheva. 2016. Do birds see the forest for the trees? Scale-dependent effects of tree diversity on avian predation of artificial larvae. *Oecologia* 180:619–630.
 198. Muller, T., M. Muller, U. Behrendt, and B. Stadler. 2003. Diversity of culturable phyllosphere bacteria on beech and oak: the effects of lepidopterous larvae. *Microbiological Research* 158:291–297.
 199. Mundim, F. M., and E. G. Pringle. 2018. Whole-Plant Metabolic Allocation Under Water Stress. *Frontiers in Plant Science* 9.
 200. Mutyambai, D. M., E. Bass, T. Luttermoser, K. Poveda, C. A. O. Midega, Z. R. Khan, and A. Kessler. 2019. More Than “Push” and “Pull”? Plant-Soil Feedbacks of Maize Companion Cropping Increase Chemical Plant Defenses Against Herbivores. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7.
 201. Nakagawa, S., D. W. A. Noble, A. M. Senior, and M. Lagisz. 2017. Meta-evaluation of meta-analysis: ten appraisal questions for biologists. *BMC Biology* 15.
 202. Ness, J. H., E. J. Rollinson, and K. D. Whitney. 2011. Phylogenetic distance can predict susceptibility to attack by natural enemies. *Oikos* 120:1327–1334.
 203. Nguyen, D., B. Castagneyrol, H. Bruelheide, F. Bussotti, V. Guyot, H. Jactel, B. Jaroszewicz, F. Valladares, J. Stenlid, and J. Boberg. 2016. Fungal disease incidence along tree diversity gradients depends on latitude in European forests. *Ecology and Evolution* 6:2426–2438.

204. Nickmans, H., K. Verheyen, J. Guiz, M. Jonard, and Q. Ponette. 2015. Effects of neighbourhood identity and diversity on the foliar nutrition of sessile oak and beech. *Forest Ecology and Management* 335:108–117.
205. Ninkovic, V., I. Dahlin, A. Vucetic, O. Petrovic-Obradovic, R. Glinwood, and B. Webster. 2013. Volatile Exchange between Undamaged Plants - a New Mechanism Affecting Insect Orientation in Intercropping. *PLoS ONE* 8:e69431.
206. Nitschke, N., E. Allan, H. Zwölfer, L. Wagner, S. Creutzburg, H. Baur, S. Schmidt, and W. W. Weisser. 2017. Plant diversity has contrasting effects on herbivore and parasitoid abundance in *Centaurea jacea* flower heads. *Ecology and Evolution* 7:9319–9332.
207. Nitschke, N., E. Allan, H. Zwölfer, L. Wagner, S. Creutzburg, H. Baur, S. Schmidt, and W. W. Weisser. (n.d.). Plant diversity has contrasting effects on herbivore and parasitoid abundance in *Centaurea jacea* flower heads. *Ecology and Evolution*:n/a-n/a.
208. Novotny, V., S. E. Miller, L. Baje, S. Balagawi, Y. Basset, L. Cizek, K. J. Craft, F. Dem, R. A. I. Drew, J. Hulcr, J. Leps, O. T. Lewis, R. Pokon, A. J. A. Stewart, G. Allan Samuelson, and G. D. Weiblen. 2010. Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 79:1193–1203.
209. Oerke, E.-C. 2006. Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science* 144:31–43.
210. Ohgushi, T., editor. 2012. Trait-mediated indirect interactions: ecological and evolutionary perspectives. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
211. Ohgushi, T., and P. A. Hambäck. 2015. Toward a spatial perspective of plant-based indirect interaction webs: Scaling up trait-mediated indirect interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17:500–509.
212. O'Rourke, M. E., and M. J. Petersen. 2017. Extending the 'resource concentration hypothesis' to the landscape-scale by considering dispersal mortality and fitness costs. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 249:1–3.
213. Pandya, R. E. 2012. A framework for engaging diverse communities in citizen science in the US. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10:314–317.
214. Panzavolta, T., U. Bernardo, M. Bracalini, P. Cascone, F. Croci, M. Gebiola, L. Iodice, R. Tiberi, and E. Guerrieri. 2013. Native parasitoids associated with *Dryocosmus kuriphilus* in Tuscany, Italy. *Bulletin of Insectology* 66:195–201.

215. Paquette, A., and C. Messier. 2010. The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8:27–34.
216. Parker, I. M., M. Saunders, M. Bontrager, A. P. Weitz, R. Hendricks, R. Magarey, K. Suiter, and G. S. Gilbert. 2015. Phylogenetic structure and host abundance drive disease pressure in communities. *Nature* 520:542–544.
217. Pasquinelli, E. 2014. Du labo à l'école, science et apprentissage. Ed. le Pommier, Paris.
218. Peacor, S. D. 2002. Positive effect of predators on prey growth rate through induced modifications of prey behaviour. *Ecology Letters* 5:77–85.
219. Pearse, I. S. 2011. The role of leaf defensive traits in oaks on the preference and performance of a polyphagous herbivore, *Orgyia vetusta*. *Ecological Entomology* 36:635–642.
220. Phillips, T., M. Ferguson, M. Minarchek, N. Porticella, and R. Bonney. 2014. User's guide for evaluating learning outcomes from citizen science. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY.
221. Pincebourde, S. 2019, December. Thermal ecology of ectotherms: the role of microclimates in climate change responses. Habilitation à diriger des recherches, Université de Tours.
222. Pineda, A., M. Dicke, C. M. J. Pieterse, and M. J. Pozo. 2013. Beneficial microbes in a changing environment: are they always helping plants to deal with insects? *Functional Ecology* 27:574–586.
223. Pineda, A., R. Soler, V. Pastor, Y. Li, and M. Dicke. 2017. Plant-mediated species networks: the modulating role of herbivore density: Density-dependent herbivore interactions. *Ecological Entomology* 42:449–457.
224. Pureswaran, D. S., M. Neau, M. Marchand, L. D. Grandpré, and D. Kneeshaw. 2019. Phenological synchrony between eastern spruce budworm and its host trees increases with warmer temperatures in the boreal forest. *Ecology and Evolution* 9:576–586.
225. Raffa, K. F., P. Bonello, and J. L. Orrock. 2020. Why do entomologists and plant pathologists approach trophic relationships so differently? Identifying biological distinctions to foster synthesis. *New Phytologist* 225:609–620.
226. Randlkofer, B., E. Obermaier, M. Hilker, and T. Meiners. 2010. Vegetation complexity—The influence of plant species diversity and plant structures on plant chemical complexity and arthropods. *Basic and Applied Ecology* 11:383–395.
227. Ratnieks, F. L. W., F. Schrell, R. C. Sheppard, E. Brown, O. E. Bristow, and M. Garbuzov. 2016. Data reliability in citizen science:

- learning curve and the effects of training method, volunteer background and experience on identification accuracy of insects visiting ivy flowers. *Methods in Ecology and Evolution* 7:1226–1235.
228. Reich, P. B., D. Tilman, F. Isbell, K. Mueller, S. E. Hobbie, D. F. B. Flynn, and N. Eisenhauer. 2012. Impacts of Biodiversity Loss Escalate Through Time as Redundancy Fades. *Science* 336:589–592.
 229. Resnik, D. B. 2019. Citizen Scientists as Human Subjects: Ethical Issues. *Citizen Science: Theory and Practice* 4:11.
 230. Rhainds, M., and G. English-Loeb. 2003. Testing the resource concentration hypothesis with tarnished plant bug on strawberry: density of hosts and patch size influence the interaction between abundance of nymphs and incidence of damage. *Ecological Entomology* 28:348–358.
 231. Riesch, H., and C. Potter. 2014. Citizen science as seen by scientists: Methodological, epistemological and ethical dimensions. *Public Understanding of Science (Bristol, England)* 23:107–120.
 232. Riihimäki, J., P. Kaitaniemi, J. Koricheva, and H. Vehviläinen. 2004. Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia* 142:90–97.
 233. Rizvi, S. Z. M., A. Raman, W. Wheatley, G. Cook, and H. Nicol. 2015. Influence of *Botrytis cinerea* (Helotiales: Sclerotiniaceae) infected leaves of *Vitis vinifera* (Vitales: Vitaceae) on the preference of *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Austral Entomology* 54:60–70.
 234. Roberts, M. R., and N. D. Paul. 2006. Seduced by the dark side: integrating molecular and ecological perspectives on the influence of light on plant defence against pests and pathogens. *New Phytologist* 170:677–699.
 235. Rodríguez-Castañeda, G. 2013. The world and its shades of green: a meta-analysis on trophic cascades across temperature and precipitation gradients. *Global Ecology and Biogeography* 22:118–130.
 236. Root, R. B. 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95.
 237. Rosado-Sánchez, S., V. Parra-Tabla, D. Betancur-Ancona, X. Moreira, and L. Abdala-Roberts. 2017. Tree species diversity alters plant defense investment in an experimental forest plantation in southern Mexico. *Biotropica* 50:246–253.
 238. Rosado-Sánchez, S., V. Parra-Tabla, D. Betancur-Ancona, X. Moreira, and L. Abdala-Roberts. 2018. Effects of tree species diversity on insect herbivory and leaf defences in *Cordia dodecandra*: Diversity, herbivory, and plant defences. *Ecological Entomology*.

239. Roslin, T., B. Hardwick, V. Novotny, W. K. Petry, N. R. Andrew, A. Asmus, I. C. Barrio, Y. Basset, A. L. Boesing, T. C. Bonebrake, E. K. Cameron, W. Dáttilo, D. A. Donoso, P. Drozd, C. L. Gray, D. S. Hik, S. J. Hill, T. Hopkins, S. Huang, B. Koane, B. Laird-Hopkins, L. Laukkanen, O. T. Lewis, S. Milne, I. Mwesige, A. Nakamura, C. S. Nell, E. Nichols, A. Prokurat, K. Sam, N. M. Schmidt, A. Slade, V. Slade, A. Suchanková, T. Teder, S. van Nouhuys, V. Vandvik, A. Weissflog, V. Zhukovich, and E. M. Slade. 2017. Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations. *Science* 356:742–744.
240. Rößler, D. C., H. Pröhl, and S. Lötters. 2018. The future of clay model studies. *BMC Zoology* 3:6.
241. Ruiz-Mallen, I., L. Riboli-Sasco, C. Ribault, M. Heras, D. Laguna, and L. Perie. 2016. Citizen Science: Toward Transformative Learning. *Science Communication* 38:523–534.
242. Samaniego, L., S. Thober, R. Kumar, N. Wanders, O. Rakovec, M. Pan, M. Zink, J. Sheffield, E. F. Wood, and A. Marx. 2018. Anthropogenic warming exacerbates European soil moisture droughts. *Nature Climate Change* 8:421–426.
243. Saunders, M. E., E. Roger, W. L. Geary, F. Meredith, D. J. Welbourne, A. Bako, E. Canavan, F. Herro, C. Herron, O. Hung, M. Kunstler, J. Lin, N. Ludlow, M. Paton, S. Salt, T. Simpson, A. Wang, N. Zimmerman, K. B. Drews, H. F. Dawson, L. W. J. Martin, J. B. Sutton, C. C. Webber, A. L. Ritchie, L. D. Berns, B. A. Winch, H. R. Reeves, E. C. McLennan, J. M. Gardner, C. G. Butler, E. I. Sutton, M. M. Couttie, J. B. Hildebrand, I. A. Blackney, J. A. Forsyth, D. M. Keating, and A. T. Moles. 2018. Citizen science in schools: Engaging students in research on urban habitat for pollinators. *Austral Ecology* 43:635–642.
244. Schaffer. 2014. *La fabrique des sciences modernes*. Seuil.
245. Schemske, D. W., G. G. Mittelbach, H. V. Cornell, J. M. Sobel, and K. Roy. 2009. Is There a Latitudinal Gradient in the Importance of Biotic Interactions? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:245–269.
246. Scherber, C., N. Eisenhauer, W. W. Weisser, B. Schmid, W. Voigt, M. Fischer, E.-D. Schulze, C. Roscher, A. Weigelt, E. Allan, H. Beßler, M. Bonkowski, N. Buchmann, F. Buscot, L. W. Clement, A. Ebeling, C. Engels, S. Halle, I. Kertscher, A.-M. Klein, R. Koller, S. König, E. Kowalski, V. Kummer, A. Kuu, M. Lange, D. Lauterbach, C. Middelhoff, V. D. Migunova, A. Milcu, R. Müller, S. Partsch, J. S. Petermann, C. Renker, T. Rottstock, A. Sabais, S. Scheu, J. Schumacher, V. M. Temperton, and T. Tschardtke. 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468:553–556.

247. Scheuch, M., T. Panhuber, S. Winter, J. Kelemen-Finan, M. Bardy-Durchhalter, and S. Kapelari. 2018. Butterflies & wild bees: biology teachers' PCK development through citizen science. *Journal of Biological Education* 52:79–88.
248. Schmitz, O. J., V. Krivan, and O. Ovadia. 2004. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7:153–163.
249. Schoonhoven, L. M. 2005. *Insect-plant biology*. 2nd ed. Oxford University Press, Oxford ; New York.
250. van Schroyen, I. M., L. R. Hertzog, M. L. Vandegehuchte, A. Martel, K. Verheyen, L. Lens, and D. Bonte. 2018. Leaf herbivory is more impacted by forest composition than by tree diversity or edge effects. *Basic and Applied Ecology* 29:79–88.
251. Schuldt, A., M. Baruffol, M. Böhnke, H. Bruelheide, W. Härdtle, A. C. Lang, K. Nadrowski, G. Von Oheimb, W. Voigt, H. Zhou, and T. Assmann. 2010. Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology* 98:917–926.
252. Schuldt, A., S. Both, H. Bruelheide, W. Härdtle, B. Schmid, H. Z. Zhou, and T. Assmann. 2011. Predator Diversity and Abundance Provide Little Support for the Enemies Hypothesis in Forests of High Tree Diversity. *PLoS One* 6.
253. Schuldt, A., L. Höning, Y. Li, A. Fichtner, W. Härdtle, G. Oheimb, E. Welk, and H. Bruelheide. 2017. Herbivore and pathogen effects on tree growth are additive, but mediated by tree diversity and plant traits. *Ecology and Evolution* 7:7462–7474.
254. Schuldt, A., and M. Scherer-Lorenzen. 2014. Non-native tree species (*Pseudotsuga menziesii*) strongly decreases predator biomass and abundance in mixed-species plantations of a tree diversity experiment. *Forest Ecology and Management* 327:10–17.
255. Schuttler, S. G., R. S. Sears, I. Orendain, R. Khot, D. Rubenstein, N. Rubenstein, R. R. Dunn, E. Baird, K. Kandros, T. O'Brien, and R. Kays. 2019. Citizen Science in Schools: Students Collect Valuable Mammal Data for Science, Conservation, and Community Engagement. *Bioscience* 69:69–79.
256. Sciamia, Y. 2020. Is France's president fueling the hype over an unproven coronavirus treatment? *Science*.
257. Seidelmann, K. N., M. Scherer-Lorenzen, and P. A. Niklaus. 2016. Direct vs. Microclimate-Driven Effects of Tree Species Diversity on Litter Decomposition in Young Subtropical Forest Stands. *PLoS ONE* 11.
258. Sercu, B. K., L. Baeten, F. van Coillie, A. Martel, L. Lens, K. Verheyen, and D. Bonte. 2017. How tree species identity and diversity affect light

- transmittance to the understory in mature temperate forests. *Ecology and Evolution* 7:10861–10870.
259. Serret, H., N. Deguines, Y. Jang, G. Lois, and R. Julliard. 2019. Data Quality and Participant Engagement in Citizen Science: Comparing Two Approaches for Monitoring Pollinators in France and South Korea. *Citizen Science: Theory and Practice* 4:22.
 260. Setiawan, N. N., M. Vanhellemont, L. Baeten, M. Dillen, and K. Verheyen. 2014. The effects of local neighbourhood diversity on pest and disease damage of trees in a young experimental forest. *Forest Ecology and Management* 334:1–9.
 261. Setiawan, N. N., M. Vanhellemont, L. Baeten, R. Gobin, P. De Smedt, W. Proesmans, E. Ampoorter, and K. Verheyen. 2016a. Does neighbourhood tree diversity affect the crown arthropod community in saplings? *Biodiversity and Conservation* 25:169–185.
 262. Setiawan, N. N., M. Vanhellemont, A. De Schrijver, S. Schelfhout, L. Baeten, and K. Verheyen. 2016b. Mixing effects on litter decomposition rates in a young tree diversity experiment. *Acta Oecologica* 70:79–86.
 263. Shirk, J. L., and R. Bonney. 2018. Scientific impacts and innovations of citizen science. Page Citizen Science: Innovation in Open Science, Society and Policy. UCL Press. UCL Press.
 264. Siemann, E., D. Tilman, J. Haarstad, and M. Ritchie. 1998. Experimental Tests of the Dependence of Arthropod Diversity on Plant Diversity. *The American Naturalist* 152:738–750.
 265. Šimpraga, M., R. P. Ghimire, D. Van Der Straeten, J. D. Blande, A. Kasurinen, J. Sorvari, T. Holopainen, S. Adriaenssens, J. K. Holopainen, and M. Kivimäenpää. 2019. Unravelling the functions of biogenic volatiles in boreal and temperate forest ecosystems. *European Journal of Forest Research*.
 266. Stam, J. M., A. Kroes, Y. Li, R. Gols, J. J. A. van Loon, E. H. Poelman, and M. Dicke. 2014. Plant Interactions with Multiple Insect Herbivores: From Community to Genes. *Annual Review of Plant Biology* 65:689–713.
 267. Stastny, M., and A. A. Agrawal. 2014. Love thy neighbor? reciprocal impacts between plant community structure and insect herbivory in co-occurring Asteraceae. *Ecology* 95:2904–2914.
 268. Stenberg, J. A., J. Heijari, J. K. Holopainen, and L. Ericson. 2007. Presence of *Lythrum salicaria* enhances the bodyguard effects of the parasitoid *Asecodes mento* for *Filipendula ulmaria*. *Oikos* 116:482–490.
 269. Stenberg, J. A., and A. Muola. 2017. How Should Plant Resistance to Herbivores Be Measured? *Frontiers in Plant Science* 8.

270. Stiegel, S., M. H. Entling, and J. Mantilla-Contreras. 2017. Reading the Leaves' Palm: Leaf Traits and Herbivory along the Microclimatic Gradient of Forest Layers. *PLOS ONE* 12:e0169741.
271. Straub, C. S., N. P. Simasek, R. Dohm, M. R. Gapinski, E. O. Aikens, and C. Nagy. 2014. Plant diversity increases herbivore movement and vulnerability to predation. *Basic and Applied Ecology* 15:50–58.
272. Taiz, L., and E. Zeiger. 2002. *Plant physiology*. 3rd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
273. Tasin, M., G. K. Knudsen, and I. Pertot. 2012. Smelling a diseased host: grapevine moth responses to healthy and fungus-infected grapes. *Animal Behaviour* 83:555–562.
274. Thaler, J. S., P. T. Humphrey, and N. K. Whiteman. 2012a. Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk. *Trends in Plant Science* 17:260–270.
275. Thaler, J. S., S. H. McArt, and I. Kaplan. 2012b. Compensatory mechanisms for ameliorating the fundamental trade-off between predator avoidance and foraging. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:12075–12080.
276. Thomas, S. C., A. J. Sztaba, and S. M. Smith. 2010. Herbivory patterns in mature sugar maple: variation with vertical canopy strata and tree ontogeny. *Ecological Entomology* 35:1–8.
277. Tobner, C. M., A. Paquette, P. B. Reich, D. Gravel, and C. Messier. 2013. Advancing biodiversity–ecosystem functioning science using high-density tree-based experiments over functional diversity gradients. *Oecologia* 174:609–621.
278. Trumbull, D., R. Bonney, D. Bascom, and A. Cabral. 2000. Thinking Scientifically during Participation in a Citizen-Science Project. *Science Education* 84:265–275.
279. Underwood, N., B. D. Inouye, and P. A. Hambäck. 2014. A conceptual framework for associational effects: when do neighbors matter and how would we know? *The Quarterly Review of Biology* 89:1–19.
280. Utsumi, S., Y. Ando, T. P. Craig, and T. Ohgushi. 2011. Plant genotypic diversity increases population size of a herbivorous insect. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:3108–3115.
281. Vacher, C., A. Hampe, A. J. Porté, U. Sauer, S. Compant, and C. E. Morris. 2016. The Phyllosphere: Microbial Jungle at the Plant–Climate Interface. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 47:null.
282. Valdés Correcher, E. 2020. Effets de la structure génétique des peuplement spontanés de chênes sur la structure des communautés d'insectes et les dégâts associés.

283. Valdés-Correcher, E., I. van Halder, L. Barbaro, B. Castagneyrol, and A. Hampe. 2019. Insect herbivory and avian insectivory in novel native oak forests: Divergent effects of stand size and connectivity. *Forest Ecology and Management* 445:146–153.
284. Vehviläinen, H., J. Koricheva, and K. Ruohomäki. 2007. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* 152:287–298.
285. Verheyen, K., M. Vanhellemont, H. Auge, L. Baeten, C. Baraloto, N. Barsoum, S. Bilodeau-Gauthier, H. Bruelheide, B. Castagneyrol, D. Godbold, J. Haase, A. Hector, H. Jactel, J. Koricheva, M. Loreau, S. Mereu, C. Messier, B. Muys, P. Nolet, A. Paquette, J. Parker, M. Perring, Q. Ponette, C. Potvin, P. Reich, A. Smith, M. Weih, and M. Scherer-Lorenzen. 2016. Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations. *Ambio* 45:29–41.
286. Verschut, T. A., P. G. Becher, P. Anderson, and P. A. Hambäck. 2016. Disentangling associational effects: both resource density and resource frequency affect search behaviour in complex environments. *Functional Ecology* 30:1826–1833.
287. de Vries, M., A. Land-Zandstra, and I. Smeets. 2019. Citizen Scientists' Preferences for Communication of Scientific Output: A Literature Review. *Citizen Science: Theory and Practice* 4:2.
288. Wals, A. E. J., M. Brody, J. Dillon, and R. B. Stevenson. 2014. Convergence Between Science and Environmental Education. *Science* 344:583–584.
289. Walter, J., R. Hein, H. Auge, C. Beierkuhnlein, S. Löffler, K. Reifenrath, M. Schädler, M. Weber, and A. Jentsch. 2011. How do extreme drought and plant community composition affect host plant metabolites and herbivore performance? *Arthropod-Plant Interactions* 6:15–25.
290. Weigelhofer, G., E.-M. Poelz, and T. Hein. 2019. Citizen science: how high school students can provide scientifically sound data in biogeochemical experiments. *Freshwater Science* 38:236–243.
291. Wells, N. M., and K. Lekies. 2012. Children and nature: following the trail to environmental attitudes and behaviour. Pages 201–213 *Citizen Science: public collaboration in environmental research*. Cornell University Press. Ithaca, NY.
292. Wells, N. M., B. M. Myers, L. E. Todd, K. Barale, B. Gaolach, G. Ferenz, M. Aitken, C. R. Henderson, C. Tse, K. O. Pattison, C. Taylor, L. Connerly, J. B. Carson, A. Z. Gensemer, N. K. Franz, and E. Falk. 2015. The Effects of School Gardens on Children's Science Knowledge: A Randomized Controlled Trial of Low-Income Elementary Schools. *International Journal of Science Education* 37:2858–2878.

293. Wittmann, J., D. Girman, and D. Crocker. 2019. Using iNaturalist in a Coverboard Protocol to Measure Data Quality: Suggestions for Project Design. *Citizen Science: Theory and Practice* 4:21.
294. Witzgall, P., M. Proffitt, E. Rozpedowska, P. G. Becher, S. Andreadis, M. Coracini, T. U. T. Lindblom, L. J. Ream, A. Hagman, M. Bengtsson, C. P. Kurtzman, J. Piskur, and A. Knight. 2012. “This is not an Apple”—Yeast Mutualism in Codling Moth. *Journal of Chemical Ecology* 38:949–957.
295. Yang, L. H., and C. Gratton. 2014. Insects as drivers of ecosystem processes. *Current Opinion in Insect Science* 2:26–32.
296. Zhang, Y., and J. Adams. 2011. Top-down control of herbivores varies with ecosystem types. *Journal of Ecology* 99:370–372.
297. Zhang, Y., J. Adams, and D. Zhao. 2011. Does insect folivory vary with latitude among temperate deciduous forests? *Ecological Research* 26:377–383.
298. Zhong, Z., X. Li, D. Pearson, D. Wang, D. Sanders, Y. Zhu, and L. Wang. 2017. Ecosystem engineering strengthens bottom-up and weakens top-down effects via trait-mediated indirect interactions. *Proceedings. Biological Sciences* 284.
299. Zverev, V., E. L. Zvereva, and M. V. Kozlov. 2020. Bird predation does not explain spatial variation in insect herbivory in a forest–tundra ecotone. *Polar Biology* 43:295–304.
300. Zvereva, E. L., and M. V. Kozlov. 2019. Biases in studies of spatial patterns in insect herbivory. *Ecological Monographs in press*:e01361.

ANNEXES (ARTICLES PLUS OU MOINS GRAND PUBLIC)

Je reprends ici les articles grand public que j'ai publiés au cours des trois dernières années. Ce n'est pas vraiment qu'ils témoignent de ma capacité à « Diriger des Recherches », mais ils rendent compte de mon intérêt pour la communication scientifique au-delà de notre microcosme académique et d'une certaine vision que j'ai de mon boulot. Ces contributions ponctuelles m'ont amené à réfléchir sur mon métier, sur la manière dont nous autres chercheurs communiquons nos résultats, et sur les liens ambigus que l'on peut nouer avec « la société civile » (comme si nous étions une élite déconnectée de cette société. Ah, les éléments de langage...).

« Je cherche la petite bête »

Bastien Castagneyrol

25 juin 2019, [*The Conversation*](#)

Je viens de passer dix jours de vacances avec un (adorable) petit garçon de trois ans. Je n'ai pas compté mais je crois sans exagérer qu'il a dû poser la question « Pourquoi ? » bien 20 fois par jour. « Pourquoi la rivière elle se jette dans la mer ? », « Pourquoi

l'abeille elle va sur la fleur ? », « Pourquoi il y a des vagues ? », « Pourquoi il pique le moustique ? ».

C'est un peu ça mon métier de chercheur, trouver des réponses à ces questions. Pas à toutes, bien sûr, parce que chaque « Pourquoi ? » qui trouve sa réponse appelle un nouveau « Pourquoi ? », plus précis. Les chercheurs apportent des réponses à des questions toujours plus précises.

Les « Pourquoi ? » auxquels je cherche à répondre trouvent leur place dans une discipline que l'on appelle l'écologie. C'est la science qui étudie la manière dont les plantes, les champignons, les animaux et tous les organismes si petits que l'on ne peut pas les voir sans microscope interagissent entre eux. Je suis donc écologue. C'est déjà un peu plus précis que juste « chercheur ». Mais l'écologie est une discipline scientifique tellement large que je ne peux pas répondre à toutes ses questions. Je m'intéresse principalement aux questions à propos des plantes et des insectes. La science qui s'intéresse aux insectes, c'est l'entomologie. Je suis donc chercheur, écologue, et aussi un peu entomologiste.

Je cherche la petite bête. Au sens propre et au sens figuré

Au sens propre, je cherche vraiment la petite bête. Ou les petites bêtes : les insectes. Parmi les questions qui m'intéressent, il y a « Pourquoi certains arbres sont plus attaqués par les insectes que les autres ? » Pour y répondre, je dois d'abord observer les arbres pour y trouver ces petites bêtes qui les attaquent. Je cherche dans les arbres, en forêt ou même en ville. Je cherche aussi les autres petites bêtes qui attaquent les insectes, et donc qui protègent les arbres. Comme chercheur en écologie, je passe une partie de mon temps dehors, à observer le monde qui nous entoure. Dans notre jargon, on dit « aller sur le terrain ».

Mais il ne suffit pas de voir pour comprendre. Sur le terrain, je ne fais pas mes observations au hasard. Avant de sortir, j'ai

passé du temps (beaucoup) à me poser des questions, à lire les comptes rendus que les autres chercheurs ont écrits avant moi, et à discuter avec mes collègues pour mettre au point une stratégie d'observation. C'est seulement si ma stratégie est efficace, et approuvée par les autres chercheurs, que mes observations aideront à mieux comprendre le monde.

Moi aussi je dois rendre des comptes. Pour ça, je me mets derrière l'ordinateur pour traduire mes observations en résultat scientifique. Je dois traduire le langage de la nature, que j'ai observé, dans une langue que tout le monde pourra comprendre.

Au final, être chercheur, c'est un peu avoir gardé la curiosité insatiable d'un enfant de trois ans ! C'est se poser des questions, et se donner les moyens d'y répondre, avec méthode. Être chercheur, c'est aussi aller toujours un peu plus loin pour avoir raison, mais aussi accepter de se tromper. Être chercheur, c'est participer collectivement à une entreprise qui nous dépasse : comprendre le monde et le rendre compréhensible. Être chercheur, c'est top !

Menace sur les marrons glacés : haro sur le cynips du châtaignier !

Bastien Castagneyrol & Pilar Fernandez-Conradi
6 janvier 2019, *The Conversation*

Elle ne fait que 3 millimètres de longueur mais elle menace l'une de nos gourmandises de saison : les marrons glacés et, plus largement, tous les produits dérivés de la châtaigne. Le cynips du châtaignier, de son petit nom latin *Dryocosmus kuriphilus*, est une toute petite guêpe asiatique qui menace la production de ce fruit en Europe.

Portrait d'un ravageur venu d'Asie

Le cynips du châtaignier, c'est avant tout d'énormes cloques rougeâtres sur les branches, les feuilles ou les fleurs des

châtaigniers. En coupant en deux ces cloques, on y constate la présence d'une ou plusieurs larves blanchâtres. Ces cloques sont en fait des galles, c'est-à-dire des structures formées par la plante, comme des tumeurs, autour d'une larve d'insecte qui y trouve le gîte et le couvert. On parle donc, pour le cynips du châtaigner, d'insecte cécidogène.

Ce très petit représentant de la famille des hyménoptères (qui comprend les guêpes, les abeilles ou encore les fourmis) est considéré comme le principal ravageur des châtaigniers en Europe car la formation des galles affaiblit les arbres, réduit jusqu'à 80 % la production de châtaignes et peut même aller jusqu'à la mort de l'arbre lorsque les attaques sont sévères et répétées (avec toutefois une forte variabilité entre châtaigneraies, entre années et entre variétés d'arbres). Comment tout cela se passe-t-il ?

La femelle du cynips pond ses œufs dans les bourgeons des châtaigniers en début d'été. La larve s'y développe pendant la période estivale et l'automne sans qu'aucun symptôme ne témoigne du problème. Ce n'est qu'au printemps suivant que les galles se développent. Là où le bourgeon aurait dû donner naissance à une branche tout à fait normale, avec ses feuilles et ses fleurs, les organes qui se développent sont complètement déformés par la présence de galles, ce qui les rend non fonctionnels. Si la galle se développe sur la feuille, c'est la photosynthèse (le moteur de la plante) qui est affectée. Si elle se développe sur les fleurs, alors c'est la reproduction qui en pâtit, et donc la production de châtaignes. Si c'est la pousse de l'année qui est affectée dans son ensemble, aucun organe ne se développe, ni ne se développera par la suite sur cette branche.

Le cynips du châtaigner a été introduit en Europe, par l'Italie, où il a été signalé pour la première fois en 2002. De là, il s'est dispersé. Il a atteint le sud-est de la France en 2010 puis s'est rapidement étendu sur l'ensemble du territoire. Il est toujours présent, et continue de causer des dégâts, mais des méthodes de lutte permettent heureusement de limiter la casse.

Quelles méthodes de lutte ?

La larve du cynips, qui est responsable des dégâts, se développe à l'abri dans les bourgeons, puis dans les galles, ce qui rend les traitements chimiques inopérants.

Comme certaines espèces et variétés de châtaigniers présentent une résistance naturelle au cynips, il a été envisagé de créer des variétés ou des hybrides résistants. Mais, les essais menés au Japon se sont avérés peu satisfaisants du fait de l'apparition de souches de cynips qui ont contourné cette nouvelle résistance des arbres.

Reste alors l'option dite de lutte biologique : utiliser les ennemis naturels du cynips. Or, ce qui fait le succès des espèces invasives (et leur dangerosité pour les habitats envahis), c'est qu'elles sont généralement introduites sans le cortège des prédateurs et des parasites qui régulent leurs populations dans leur aire d'origine. C'est le cas pour le cynips du châtaigner.

Une méthode classique de lutte contre les ravageurs exotiques consiste à aller chercher, dans leur aire d'origine, des ennemis qui seraient efficaces contre le ravageur et en même temps très spécifiques pour ne pas présenter de risque pour les autres insectes de l'aire d'introduction. C'est le cas de *Torymus sinensis*, un parasitoïde lui aussi importé d'Asie. Cet insecte, dont les larves se développent dans le corps d'autres insectes, le rongerant de l'intérieur, a été introduit en Europe en 2005 puis en France en 2011. Il est maintenant élevé et les lâchers permettent (après quelques années de latence) de réduire l'impact du cynips de manière significative, sans pour autant réussir à l'éradiquer.

Enfin, des travaux menés par les entomologistes ont montré que les larves du cynips du châtaigner peuvent aussi être parasitées aussi par des parasitoïdes européens, qui attaquent d'habitude les larves des cynips européens, notamment les cynips du chêne. Une méthode de lutte biologique par conservation pourrait consister

à favoriser la présence de chênes à proximité des châtaigniers, mais l'efficacité de cette méthode reste à évaluer.

Des travaux sont également en cours pour évaluer l'efficacité de champignons entomopathogènes (pathogènes d'insectes) comme outil de bio-contrôle. Ces champignons sont capables d'infecter et de tuer les larves du cynips, même à l'intérieur des galles. Des tests d'efficacité et de spécificité sont encore nécessaires avant de valider cette méthode de lutte.

« Effet McDo », les forêts aussi

Bastien Castagneyrol,
18 octobre 2016, *The Conversation*

Les forêts couvrent environ quatre milliards d'hectares sur la surface du globe. Elles jouent un rôle fondamental dans notre vie quotidienne : en fournissant du bois pour nous chauffer et construire nos maisons, en abritant une grande diversité de champignons, baies et gibiers qui garnissent nos assiettes ou, encore, en hébergeant des espèces de prédateurs qui régulent les populations de ravageurs, dans les forêts mêmes ou les champs voisins.

Elles participent également à la captation et au stockage du carbone atmosphérique, équilibrent le cycle de l'eau et stabilisent les sols.

Les forêts fournissent ainsi un nombre considérable de « services écosystémiques ».

Toujours plus de plantations

Les forêts de plantation représentent aujourd'hui près de 7 % de la surface forestière mondiale et leur part tend à s'accroître au fil des ans. C'est une bonne chose, dans le sens où cela réduit la pression sur les forêts naturelles.

Pourtant, leur intérêt ne fait pas consensus. Deux de leurs caractéristiques font débat : elles ont recours à un nombre limité d'espèces (pins, épicéas, peupliers, eucalyptus, teck et hévée) ; elles consistent généralement en de grandes étendues monospécifiques, où une seule essence est exploitée. En ce sens, la problématique des forêts de plantation n'est pas différente de celles des grandes cultures.

Le résultat ? Un risque d'homogénéisation des espaces forestiers et des services qu'ils rendent. Certains qualifient cette homogénéisation d'« effet McDonald's », une expression employée à l'origine pour décrire nos villes de plus en plus dominées par un petit nombre d'enseignes franchisées et standardisées, réduisant ainsi les opportunités offertes aux consommateurs.

Peut-on dépasser l'homogénéisation ?

L'énorme avantage que représentent les grandes plantations monospécifiques tient dans l'homogénéité du bois récolté, et dans les possibilités de mécanisation qui favorisent d'autant l'entretien des forêts et la récolte du bois.

Pour autant, si ces grandes étendues remplissent efficacement leur fonction de production de bois, qu'en est-il des autres services écosystémiques ?

Les données scientifiques présentent à ce sujet des résultats plutôt mitigés.

Depuis plusieurs années, un nombre croissant de travaux tend ainsi à montrer que la diversité des arbres est le support des fonctions et des services remplis par les forêts : elle favoriserait la productivité, permettrait une meilleure résistance vis-à-vis des ravageurs, assurerait un meilleur stockage du carbone et offrirait une plus grande diversité d'habitats pour la faune et la flore.

La question peut être abordée à deux échelles : celle de la parcelle et celle du paysage. Sachant qu'il pourrait être plus

complexe ou coûteux de gérer des peuplements mélangés plutôt que des monocultures, une possibilité consisterait à ménager les deux aspects : on continue à gérer les espaces en monocultures, mais en en associant plusieurs.

200 forêts européennes à la loupe

Comment déterminer si la diversité des arbres permet d'optimiser plusieurs fonctions écosystémiques à la fois ? Comment s'assurer que l'optimisation d'une fonction ne se fait pas au détriment des autres ?

Pour répondre à ces questions, un groupe de chercheurs européens a récemment étudié le fonctionnement plus de 200 forêts européennes, en Espagne, en Italie, en Pologne, en Roumanie, en Allemagne et en Finlande.

Pour chacune, ils ont dénombré le nombre d'espèces d'arbres et quantifié le niveau de plusieurs services écosystémiques comme la production de bois, le stockage du carbone, la résistance à la sécheresse et aux ravageurs, ou encore la production d'habitats pour les oiseaux, les chauves-souris et les plantes du sous-bois.

À partir de ces données de terrain, ils ont quantifié la multifonctionnalité des forêts, c'est-à-dire leur capacité à remplir simultanément plusieurs fonctions essentielles. La multifonctionnalité est considérée comme élevée si un maximum de fonctions individuelles marchent à plein régime. Elle est au contraire faible si seulement certaines fonctions sont remplies, au détriment des autres.

Ni espèce, ni mélange miracle

Le premier constat qu'ont fait les chercheurs est qu'il n'existe pas d'espèce miracle qui serait efficace pour remplir toutes les fonctions que l'on attend des forêts.

Prenons un exemple : si le sapin est une essence très productive, sa présence dans les forêts réduit la diversité des plantes du sous-bois. Au contraire, la présence de sycomore est bénéfique pour la diversité des chauves-souris, mais sa qualité de bois est médiocre.

De la même manière, il n'existe pas de mélange miracle qui permettrait d'optimiser à la fois toutes les fonctions. À cause des spécificités des différentes espèces d'arbres, les mélanges d'espèces ne permettraient pas faire fonctionner toutes les fonctions à plein régime.

Pire, dans certains cas, la diversité des arbres est apparue comme étant un handicap. À l'opposé, lorsque les objectifs étaient plus modestes en termes de multifonctionnalité, la diversité des arbres constituait un atout : un plus grand nombre de fonctions pouvaient être remplies à un rythme de croisière dans les forêts mélangées.

Les dangers des paysages homogènes

Le constat est clair : il n'existe ni espèce, ni mélange miracle. Mais qu'en est-il si l'on change d'échelle ?

Pour tester l'intérêt que représenteraient les mélanges d'espèces à l'échelle du paysage, les chercheurs ont simulé par informatique des paysages forestiers en piochant au hasard parmi les parcelles observées.

Il est apparu que la diversité des parcelles forestières à l'échelle du paysage permettait de compenser les possibles effets délétères de la diversité des arbres à l'intérieur des parcelles en augmentant la multifonctionnalité des forêts.

Ainsi, l'homogénéisation des forêts, que ce soit à l'échelle de la parcelle ou du paysage, conduit à la diminution de leur capacité à fournir des fonctions et des services multiples. Ce qui n'est pas forcément un mal en soi, puisque des forêts monospécifiques

peuvent s'avérer très efficaces pour des fonctions dédiées, comme la production de bois par exemple. Tout dépend donc des objectifs poursuivis.

Il faudra juste garder à l'esprit que les décisions prises aujourd'hui nous engagent pour des décennies...

Biodiversité : et si vous profitez des vacances pour faire de la science citoyenne ?

Bastien Castagneyrol,
23 juillet 2019, *The Conversation*

En cette période estivale, la plage constitue un passage obligé pour nombre de vacanciers. Si beaucoup prennent plaisir aux bains de mer et de soleil, d'autres appréhendent la promiscuité, le hurlement des enceintes Bluetooth ou encore les entêtants effluves de monoï...

Si vous appartenez à la seconde catégorie, pas de panique, il est toujours possible de mener près des flots une activité ludique et utile, à faire seul ou en famille : participer à un programme de science citoyenne.

Vous vous inscrirez ainsi dans la longue tradition de naturalistes amateurs qui ont contribué, par leurs observations avisées et parfois leurs obsessions, à la construction de la biologie et de l'écologie moderne, et cela bien avant même que l'on parle de « science citoyenne ». Celle-ci désigne la production de savoirs scientifiques par des citoyens dont « faire de la science » n'est pas la profession. Ici, un appareil photo et une connexion Internet peuvent suffire.

Si vous êtes coincé dans les bouchons en allant vers la plage, jetez par exemple un œil au programme BioLit pour planifier une petite escapade scientifique entre deux baignades. Vous y apprendrez comment – en photographiant algues, crabes, et méduses – aider les scientifiques à mieux connaître la biodiversité du littoral et son évolution.

Mais, rassurez-vous, il n'est pas obligatoire d'aller en bord de mer pour devenir « scientifique citoyen » (à moins que ce ne soit « citoyen scientifique » !). Il existe aussi des dizaines de programmes de ce type en ville, à la campagne ou encore à la montagne. La science citoyenne se pratique aujourd'hui absolument partout !

Pas besoin d'être un expert

Vous avez probablement entendu dire que les insectes sont en train de disparaître et que les conséquences de cette disparition pourraient être catastrophiques pour notre alimentation. En même temps, vous êtes un peu sceptique et vous vous demandez si ce genre de discours est fondé, s'il n'est pas un peu exagéré.

Certes, vous vous sentez concerné·e mais, pour vous, tous les insectes sont des « bestioles » et vous ne faites pas forcément la différence entre une abeille, un bourdon, un syrphe ou une cécidue. Vous vous demandez comment vous pourriez aider à déterminer s'il est vrai que les insectes disparaissent ; et si oui, pourquoi. Les programmes de science citoyenne pourront vous y aider. Mis en place à l'initiative des scientifiques professionnels, leurs protocoles sont adaptés au grand public : pas besoin d'être un expert pour être utile.

Si vous décidez, par exemple, de participer au SPIPOLL (Suivi photographique des insectes pollinisateurs), vous « traquerez » à l'aide de votre appareil photo toutes les « bestioles » approchant la fleur que vous aurez choisie d'observer ; une fois les photos prises, vous apprendrez à identifier les insectes à l'aide des documents téléchargés à partir du site Internet du SPIPOLL.

Abeilles, bourdons, syrphes et cétoines n'auront plus de secrets pour vous et vous aurez fait progresser les connaissances scientifiques à leur sujet. C'est bien là le double enjeu des sciences

citoyennes : faire avancer la connaissance et les connaissances de tous.

Science amateur sans amateurisme

Vous voyez mal comment quelques photos de fleurs ou de crabes pourraient faire avancer la science ? C'est vrai. On ne fait rien en science avec une seule observation. Au mieux, c'est de l'anecdote. Au pire, c'est un biais. Mais des millions de photos, prises à des milliers d'endroits différents, pendant plusieurs années, voilà ce qui fait la différence !

Seule contrainte : les observations doivent être standardisées – c'est-à-dire toutes réalisées selon les mêmes critères de représentativité et de reproductibilité – pour être exploitables. C'est la partie « science » de ces initiatives citoyennes : les observations se font selon des protocoles précis mis en place par les scientifiques professionnels ; au moment de les rédiger, ces derniers ont en tête la manière dont les observations pourront être par la suite analysées.

C'est l'intérêt et le challenge des sciences citoyennes : cette impressionnante force de frappe qu'apportent les scientifiques amateurs, et la masse phénoménale de données qu'ils génèrent. Même si les experts professionnels sortent régulièrement de leurs laboratoires pour aller « sur le terrain », ils ne peuvent pas être partout à la fois.

Dans ces conditions, comment dès lors documenter la propagation du frelon asiatique en Europe ? Seul, c'est impossible, mais avec des milliers (des millions ?) de *smartphones* déployés en réseau sur tout le territoire, cela devient possible. Bien sûr, il faut ensuite pouvoir traiter les données analysées. C'est souvent là que le travail de citoyens scientifiques s'arrête, ce traitement requérant de solides compétences en statistiques. Mais des initiatives existent pour impliquer les citoyens également dans cette phase importante du travail scientifique.

Depuis plus de dix ans maintenant que les programmes de sciences citoyennes se développent, les scientifiques ont fait parlé les données et de nouvelles publications scientifiques basées sur ces approches paraissent très régulièrement. Le suivi des papillons de jour – initié par le Muséum d'histoire naturelle dans le cadre de l'[Observatoire des papillons des jardins](#) – a par exemple [permis de montrer](#) que « plus la surface d'un jardin est grande ou plus la diversité des plantes à fleurs est importante, plus l'abondance des pollinisateurs augmente ».

Les exemples illustrant l'apport des sciences citoyennes à la connaissance scientifique sont légion. Et il faut également souligner que les scientifiques amateurs [progressent de leur côté](#), de [récents travaux](#) ayant montré qu'ils gagnent en expertise et en confiance grâce à ces pratiques. Une raison supplémentaire pour tenter l'aventure de la science citoyenne cet été, à la plage ou ailleurs.

Sciences citoyennes : des promesses pas (encore) tout à fait réalisées

Bastien Castagneyrol,
12 Septembre 2019, [The Conversation](#)

Jamais la connaissance scientifique n'a été plus facilement accessible qu'aujourd'hui. Cela s'explique en partie par les incitations ([et bientôt l'obligation](#)) faites aux chercheurs de rendre accessibles librement et gratuitement les articles qu'ils publient. Et pourtant, de nombreux résultats scientifiques font l'objet de controverses auprès du grand public (alors qu'ils font consensus dans les milieux académiques, mais c'est une autre histoire).

Citons le changement climatique, l'innocuité des vaccins ou l'efficacité thérapeutique de l'homéopathie pour ne prendre que les exemples les plus clivants. Dans ce contexte d'incompréhension de la science, voire de défiance vis-à-vis de la recherche scientifique, plusieurs voix se sont élevées pour promouvoir les initiatives de [science citoyenne](#) comme un moyen de reconnecter (de

réconcilier ?) le public avec la science et les chercheurs qui la font. Est-ce que ça marche ?

Qu'est-ce que la science citoyenne ?

Pour parler de science citoyenne, il faut trois ingrédients : une question scientifique, un (ou des) scientifiques professionnels et des volontaires. Après, tout est question de dosage. Mettez beaucoup de volontaires coordonnés par quelques chercheurs pour répondre à une question scientifique, vous aurez de la science citoyenne au sens strict. Les anglais parlent de crowd sourcing. Un exemple emblématique est le programme Vigie Nature du Muséum national d'Histoire naturelle. Au contraire, mettez quelques citoyens, avec quelques chercheurs qui collaborent dans la définition de la question scientifique et dans la mise en œuvre des moyens pour y répondre, vous aurez de la science participative. Par exemple plusieurs programmes de recherche participative associent très étroitement les agriculteurs et les chercheurs de l'Institut national de la recherche agronomique (INRA) pour la co-construction d'outils d'aide à la gestion ou le développement de nouvelles variétés de blés ou de races bovines.

Ceci posé, concentrons-nous sur la première catégorie, celle où les volontaires donnent de leur temps pour fournir des données qui permettront aux chercheurs de répondre à une question formulée par eux, selon une méthodologie mise en place par eux.

Gagnant-gagnant... Sur le papier

Pour les chercheurs (et les instituts qui les emploient...), l'intérêt premier est évident : acquérir beaucoup de données en un temps minimal. Dans les domaines de l'écologie et de l'environnement, la force de frappe apportée par les citoyens volontaires est cruciale : les chercheurs ne peuvent pas être partout à la fois. Or, s'il s'agit de cartographier l'aire de distribution d'une espèce, ou d'étudier la dynamique temporelle des populations d'oiseaux, il faudrait qu'ils

le soient. De même, dans le domaine de la santé, les études épidémiologiques ont d'autant plus de poids qu'elles se basent sur un grand nombre de patients.

Si l'on cherche les mots clés « citizen science » (science citoyenne) dans la base de données internationale Web of Science (le google de la recherche scientifique) on obtient pas moins de 3 423 résultats, donc plus de 3 000 articles scientifiques s'appuyant sur des données issues des sciences citoyennes, ou discutant de ces approches. Un rapide coup d'œil sur les graphiques révèle que leur nombre est à la hausse de manière constante depuis 2010 (**Figure A1**). On pourra critiquer la grossièreté de cette analyse bibliométrique, mais ces observations suggèrent que oui, les programmes de science citoyenne font avancer les connaissances scientifiques. La science est gagnante. Et les citoyens ?

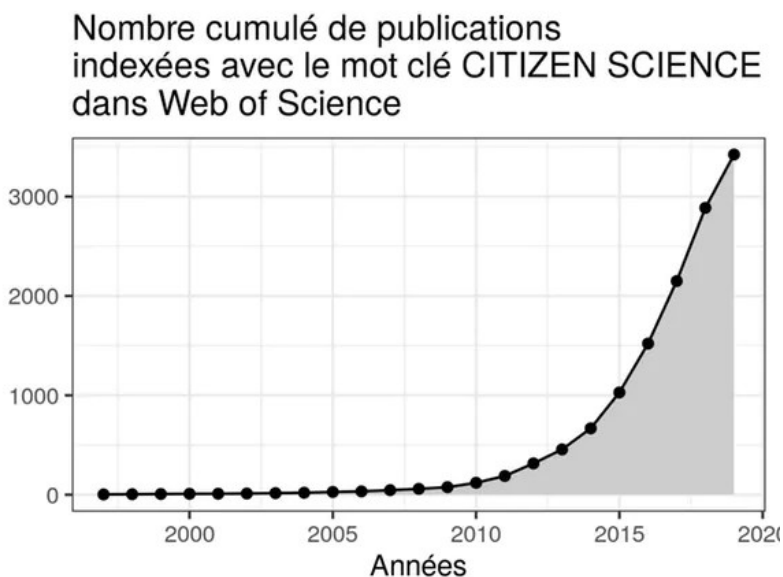


Figure A1 • Nombre de publications indexées avec le mot clé « citizen science » dans Web of Science. Consulté le 11 septembre 2019

En toute bonne foi, un scientifique dira « en mettant en place ce programme de science citoyenne, je permets au public de mieux comprendre le fonctionnement de la science ». Et sa collègue ajoutera que « à l'heure des fake news, il est crucial que les citoyens comprennent le fonctionnement de la science pour pouvoir exercer leur esprit critique ». On ne pourra que louer leurs objectifs. (Je fais partie de ceux qui ont tenu ce discours).

Et dans la réalité ?

Les évaluations qui ont été réalisées sur ce que retirent les volontaires de leur participation à des programmes de science citoyenne mettent un petit bémol sur ces objectifs enthousiastes. Du moins pour les sciences de l'environnement. Prenons l'exemple d'un programme de science citoyenne visant à l'identification des espèces de plantes exotiques envahissantes le long de chemins de randonnée. Les volontaires ont reçu un court entraînement à l'identification de ces plantes, puis ont suivi un protocole fourni par les scientifiques responsables du projet. A la fin de leur randonnée, ils ont été invités à répondre à un questionnaire, et ont été recontactés six mois plus tard. Les résultats de cette étude indiquent que les volontaires ont acquis des connaissances nouvelles sur la biologie et l'écologie des plantes (un bon point !). En revanche, les chercheurs n'ont noté aucun changement dans la connaissance des participants quant au fonctionnement de la science.

D'autres études ont obtenu les mêmes résultats : un effet positif de la participation à un programme de science citoyenne sur les connaissances scientifiques, mais pas d'effet sur les connaissances sur « l'entreprise science » en général.

En tant que nouvelle manière de communiquer les résultats de la science, les sciences citoyennes semblent donc remplir leur contrat auprès des différents acteurs : elles créent de nouvelles connaissances scientifiques que peuvent s'approprier les volontaires.

Toutefois, quand elles sont limitées à la collecte massive de données, elles ne semblent pas éclairer les participants sur le fonctionnement de la science. Comment résoudre ce problème ?

Et si on importait les sciences citoyennes à l'école ?

Plusieurs raisons peuvent être invoquées pour expliquer pourquoi l'impact des sciences citoyennes sur les volontaires qui y contribuent est plus faible qu'espéré. D'abord, ces programmes recrutent principalement parmi les individus déjà « pro-science », de sorte que dans cette population, le gain à attendre est peut-être plus faible que dans la population générale. Ensuite, le temps de la recherche est nécessairement un temps long, et plusieurs mois – voire années – peuvent s'écouler entre la collecte des données et leur présentation sous forme de résultats consolidés. Cela peut-être démotivant. Pour maintenir l'intérêt du public, les chercheurs doivent apprendre à communiquer autrement. C'est un autre métier !

Pour que les sciences citoyennes remplissent pleinement leurs promesses, si on les importait à l'école ? Plusieurs programmes passés et en cours ont relevé le défi (oui, le défi, parce que pour un chercheur, retourner à l'école, ce n'est pas toujours naturel). Outre que les élèves peuvent avoir l'opportunité d'interagir avec des chercheurs, ils sont guidés par leur(s) enseignant(s) qui les accompagne(nt) dans leurs apprentissages, tant conceptuels que méthodologiques, et qui traduisent les propos des chercheurs. De plus, s'ils sont importés à l'école, les programmes de science citoyenne peuvent atteindre des catégories socioculturelles qui ne se seraient peut être pas tournées volontairement vers les sciences, citoyennes ou pas, parce que les élèves sont « prisonniers » du choix de leur enseignant d'y participer.

Sous leur forme la plus primaire, les sciences citoyennes ne semblent pas remplir toutes les promesses auxquelles beaucoup de chercheurs qui se lancent dans l'aventure voudraient croire. Pour autant, elles ne trahissent personne. Elles pourraient même avoir des vertus insoupçonnées. Certaines critiques se sont élevées contre ces approches, elles sont légitimes. Mais elles ont largement contribué à faire mûrir ce champ d'investigation, de sorte que l'avenir des sciences citoyennes n'a jamais été aussi prometteur. Et si vous profitiez de la rentrée pour tenter l'aventure ?

Des chenilles en pâte à modeler pour étudier les effets du climat sur les insectes

Bastien Castagneyrol, 4 novembre 2018, *The Conversation*

Six pour cent de la surface mondiale des feuilles. Telle est la part consommée par les insectes herbivores, par exemple la chenille processionnaire du chêne ou le bombyx disparate. Cette proportion, déjà suffisante pour ralentir la croissance des arbres, pourrait bien augmenter avec le réchauffement climatique.

Face à ces dérèglements, les arbres mettent en œuvre des stratégies de régulation pour se défendre. Tandis que la demande en bois ne cesse d'augmenter – que ce soit pour l'ameublement, le chauffage, la construction ou la production de carton et de papier –, il apparaît indispensable d'identifier la manière dont les arbres pourront faire face aux dégâts croissants que risquent de leur causer à l'avenir les insectes herbivores.

Des défenses naturelles

Dans leur constitution, les arbres sont déjà munis de solides défenses vis-à-vis des insectes herbivores. Leurs feuilles, par exemple, sont dotées de propriétés physiques et chimiques limitant la consommation des insectes : une cuticule épaisse rend ainsi la feuille difficile à déchirer et à digérer.

Sur le plan chimique, les feuilles renferment également une grande quantité de composés (des tanins notamment), capables de nuire aux herbivores de diverses façons, par exemple en réduisant l'activité de leurs enzymes digestives ou, tout simplement, en les intoxiquant.

D'autres acteurs jouent un rôle primordial bien qu'indirect dans la stratégie de défense des arbres : par leur consommation d'herbivores, les prédateurs comme la mésange et les parasitoïdes comme les trichogrammes (dont les larves se nourrissent dans le corps d'un autre insecte, le mangeant de l'intérieur) diminuent ainsi la pression herbivore sur les arbres.

Impact des dérèglements climatiques

Ces mécanismes de défense naturelle sont aujourd'hui perturbés par le réchauffement climatique, dont les effets affectent directement arbres, herbivores et prédateurs. Pour quelques degrés de plus, les feuilles poussent plus tôt dans l'année. Pour quelques degrés de trop en été, la survie des arbres peut être menacée.

Chez les insectes, les hivers plus doux limiteront probablement la mortalité hivernale, au risque d'augmenter les pullulations, donc les dégâts massifs : les températures plus élevées accélèrent en effet le développement des insectes, à un rythme qui atteint parfois plusieurs générations par an.

Faute d'expérimentation facile, il s'avère compliqué d'anticiper précisément les conséquences du réchauffement climatique sur les dégâts causés par les insectes herbivores.

Dans le but de les comprendre, plusieurs études ont été menées en laboratoire, dans des chambres de culture à la température contrôlée ; elles ont toutefois leurs limites. En se focalisant généralement sur une seule espèce d'arbre et d'herbivore, elles ne rendent pas compte de la complexité des facteurs en jeu.

Latitudes et défenses chimiques des feuilles

Une autre approche consiste à caractériser les effets du climat actuel en réalisant des observations le long de grands axes géographiques.

Dans l'hypothèse où le climat de la France serait demain celui de l'Espagne aujourd'hui, toutes choses égales par ailleurs, on peut supposer que la régulation des dégâts d'insectes herbivores aujourd'hui à l'œuvre en Espagne sera la même demain en France.

En suivant ce raisonnement, de nombreux chercheurs ont étudié les dégâts d'insectes, les défenses des arbres, ou encore l'activité des prédateurs, le long de grands gradients latitudinaux, des régions tropicales vers les régions polaires en passant par les zones tempérées. Dans une étude publiée récemment, nous avons ainsi mis en relation les dégâts d'insectes herbivores sur le chêne pédonculé avec les défenses chimiques des feuilles le long d'un gradient allant du nord de l'Espagne au sud de la Suède.

Près de 60 % des feuilles présentaient des dégâts d'insectes en Espagne, contre 30 % en Suède, mettant ainsi en lumière une diminution des dégâts d'insectes du sud vers le nord de l'Europe. En parallèle, la majorité des défenses chimiques (notamment les tanins) étaient plus concentrées dans les feuilles au nord qu'au sud.

Chenilles en pâte à modeler

En s'en tenant à cette étude, on est tenté de conclure que les arbres sont menacés par le réchauffement climatique parce qu'il leur ferait perdre leur capacité à produire des défenses chimiques ; et donc subir davantage de dégâts de la part des herbivores.

Une telle conclusion est néanmoins caricaturale. En réalité, un travail mené par des chercheurs de l'université de New South Wales à Sidney a montré que tous les cas de figure existent quant à la relation entre latitude et défenses des plantes contre les herbivores. Il n'y a donc pas lieu d'en tirer des généralités.

Une autre hypothèse apparaît alors. Si les défenses des plantes ne suffisent pas à expliquer l'effet du climat sur les dégâts d'insectes, les défenses indirectes jouent peut-être un rôle. Dans une étude pilotée à l'échelle mondiale, des universitaires ont utilisé des chenilles en pâte à modeler pour mimer de véritables chenilles, afin de tromper les prédateurs. Ces derniers se sont jetés, naïfs, sur ces leurres, y imprimant des traces de becs, de dents ou de mandibules.

Or, l'expérience a montré que la quantité de fausses chenilles attaquées par les prédateurs augmentait quand on avançait des pôles vers l'équateur. Peut-on en conclure que le nombre de prédateurs augmente à mesure que le climat se réchauffe, assurant un meilleur contrôle des dégâts d'insectes herbivores ? Les auteurs de l'étude restent très prudents, mais la piste mérite d'être creusée.

Anticiper les changements

Dans ce contexte, nous avons lancé, avec une équipe de chercheurs de l'INRA Bordeaux et en collaboration avec des universitaires de toute l'Europe, un projet scientifique comportant un volet participatif. Il s'agit d'étudier simultanément les effets du climat sur les défenses des chênes et sur l'activité des prédateurs, en exposant des chenilles en pâte à modeler dans les arbres. Des écoliers, collégiens et lycéens de six pays se sont joints à nous.

Il ne fait aucun doute que les interactions entre arbres et insectes herbivores sont et seront encore affectées par le réchauffement climatique. Il s'agit désormais pour les scientifiques d'explorer les différentes pistes afin d'anticiper ces changements. De nombreuses incertitudes restent à lever, notamment sur l'importance relative des différents mécanismes qui régulent les dégâts d'insectes sur les arbres.

Méta-analyses : de l'art de bien mélanger torchons et serviette

Bastien Castagneyrol

17 août 2017, *The Conversation*

Et si l'on osait une comparaison entre science et magie ? Il était un temps béni où, pour peu que l'on ait quelque sous et si l'on se posait une question, on allait voir l'oracle ou le sorcier. Il avait la réponse. Aujourd'hui, on demanderait d'abord au sorcier ou à l'oracle quels sont les conflits d'intérêts qu'ils peuvent avoir avec les uns ou les autres. On leur demanderait aussi d'inclure dans leur réponse les liens internet vers d'autres pratiques magiques qui appuieraient leurs conclusions. Est-ce que cela rendra la réponse plus fiable ? Peut-être... Ou peut-être pas.

Revenons à la pratique scientifique. Aussi bien menée soit elle, une étude n'est qu'un grain dans l'immense tas de sable de nos connaissances. Et des études, il y en a de plus en plus de publiées chaque jour. Alors pour une même question, il serait très surprenant que toutes les études publiées sur un sujet obtiennent le même résultat et fournissent au chercheur la même réponse. Le problème qui se pose est celui de la synthèse des connaissances scientifiques : comment s'y prendre de manière objective, fiable, et reproductible ? Pour cela, il y a un outil qui se développe très rapidement : les méta-analyses. Mais tiennent-elles leurs promesses ? Voici quelques pistes pour vous aider à les lire et les évaluer.

Analyse d'analyses

Une méta-analyse est un travail statistique qui ne s'appuie ni sur des observations de terrain, ni sur des tests de laboratoires ou des tests cliniques. Comme l'indique le préfixe "méta", elle s'appuie sur les données publiées dans la littérature scientifique après qu'elles ont été revues par les pairs, une étape sensée garantir la qualité du

matériau de base. Une méta-analyse est donc une analyse d'analyses.

Un exemple : admettons que je m'interroge sur les effets de la diversité des arbres sur les dégâts causés par les insectes herbivores. En parcourant la littérature scientifique, je me rendrais compte que plusieurs travaux ont montré que les insectes causent plus de dégâts dans les monocultures que dans les forêts mélangées. Mais je trouverais aussi plusieurs articles montrant l'exact opposé. Ce serait très stimulant : l'absence de consensus pousse à aller plus loin pour comprendre pourquoi les résultats des différentes études diffèrent. Mais ce serait en revanche fâcheux s'il s'agissait d'utiliser ces résultats pour les traduire en recommandations pour le gestionnaire. Il y a quelques années, avec mes collègues, nous avons réalisé une méta-analyse sur ce sujet.

A la recherche d'une donnée quantitative

Comment avons nous procédé ? Nous avons d'abord élaboré une stratégie de recherche dans les bases de données bibliographiques pour récupérer un maximum d'articles ayant comparé des dégâts d'insectes dans des forêts mélangées (le traitement) et dans des monocultures (le contrôle). De manière à ce que notre travail puisse être reproduit par d'autres études de recherche, nous avons pris soins de noter scrupuleusement la manière dont nous avons travaillé pour réaliser cette recherche et les critères que nous avons utilisés pour inclure, ou pas, chaque article retrouvé dans l'analyse finale.

A partir de là, pour chaque étude, nous avons calculé le rapport des dégâts entre groupe témoin et groupe contrôle. C'est cette valeur, la taille de l'effet (en anglais *effect size*), qui est une donnée quantitative facilement moyennable entre études. C'est donc elle qui sera utilisée dans la méta-analyse à des fins de comparaison. Elle permet de répondre à deux questions essentielles :

- Quelle est, en moyenne, la différence entre le groupe contrôle et le groupe traitement ?
- Quelle est la variabilité des observations autour de cette moyenne ? Si elle est grande, alors il y a des chances que la moyenne générale soit peu informative en tant que telle. Tout le travail du chercheur consistera alors à modéliser - et comprendre - les différentes sources de variabilité.

Mélange de pommes et d'oranges...

Dans le monde anglo-saxon, on préfère mélanger les pommes et les oranges plutôt que les torchons et les serviettes... Et c'est vrai : une méta-analyse peut mélanger les pommes et les oranges, c'est-à-dire « comparer des études qui ont été faites dans des buts différents avec des méthodes différentes ». C'est tout l'intérêt, mais aussi la principale critique faite aux méta-analyses.

Il peut y avoir un intérêt à comparer les pommes et les oranges si, par exemple, elles peuvent être comparées biologiquement parlant. Dans le cas de notre méta-analyse, nous voulions une réponse globale à la question de l'effet du mélange d'espèces d'arbres sur les dégâts d'insectes, quelle que soit l'espèce d'arbre ou d'insecte considérée. Ce serait la même chose en recherche biomédicale où l'on voudrait connaître l'effet de la molécule X dans le traitement de la maladie Y, en moyenne, quels que soit l'âge, le sexe, la nationalité ou l'origine sociale des patients.

... pour faire une excellente salade de fruits

C'est le *quel(s) que soi(en)t* qui peut poser problème. L'effet du mélange d'espèces d'arbres est-il réellement le même quel que soit l'insecte considéré ? L'effet de la molécule X est-il le même, quel que soit le sexe du patient ? C'est tout l'objet que la question de la variabilité autour de la moyenne que j'évoquais plus haut. Dans le champ des méta-analyses, on parle d'hétérogénéité.

Tout l'enjeu de la méta-analyse est de rendre compte le mieux possible de l'hétérogénéité entre les études. Par exemple, la grande hétérogénéité entre les résultats sur les pommes et les oranges peut s'expliquer non pas par la nature du fruit (pommes ou oranges) mais par une autre variable qui n'était pas prise en compte dans les études originales mais qu'il est possible d'explorer en comparant les études entre elles (par exemple, le climat, le niveau de fertilisation...). C'est d'ailleurs là que la méta-analyse prend tout son sens : elle permet de tester des hypothèses qui ne pouvaient pas être testées pour chaque étude prise individuellement.

Dans notre cas, alors que les études que nous avons rassemblées avaient rapporté des exemples ponctuels de dégâts par une espèce d'insecte, le fait de rassembler toutes les études nous a permis de montrer que la diversité des arbres réduit de manière efficace les dégâts causés par les insectes spécialistes, mais n'a pas d'effet sur les insectes généralistes.

Des pommes, des oranges, mais pas de bananes ?

Les conclusions d'une méta-analyse ne tiennent que si l'on peut garantir qu'il n'y a pas de « trous » dans les données collectées. Une méta-analyse ne s'appuie que sur les données publiées dans la littérature. Le problème est que tous les résultats obtenus dans les laboratoires ne sont pas toujours publiés. Les scientifiques peuvent renoncer à publier des « résultats négatifs » (par manque de temps, parce qu'ils ne vont pas dans le sens attendu, parce qu'aucune revue n'a voulu de leur article, ...). Une méta-analyse peut alors souffrir d'un biais de publication si trop d'études négatives manquent. Heureusement, il existe des outils statistiques qui permettent d'estimer dans quelle mesure le biais de publication est susceptible de fausser les résultats de la méta-analyse ou d'en amoindrir la portée.

Guide de lecture

Au final, une méta-analyse, c'est comme n'importe quelle autre étude. Il y a certains critères pour en évaluer la qualité. Les lister serait trop technique, et d'autres l'ont fait très bien. Lisez-en une dans le détail et assurez vous qu'au minimum :

- Vous retrouveriez les mêmes articles que les auteurs si vous utilisiez leurs critères de recherche et d'inclusion ;
- Vous calculeriez les mêmes tailles d'effets (*effect-sizes*) ;
- Vous compareriez les mêmes pommes avec les mêmes oranges ;
- L'hétérogénéité entre les études est rapportée par les auteurs et correctement prise en compte ;
- Vous faites la même lecture des résultats et les interprétez de la même manière que les auteurs.

Même si vous n'êtes pas complètement convaincus que tous ces critères sont présents, la méta-analyse que vous êtes en train de lire n'est pas à jeter pour autant. L'un des intérêts de ce type d'étude réside dans le fait qu'elle permet de faire un bilan de ce qu'il manque dans la littérature. Où les études ont elles été faites ? Sur quels systèmes d'étude ? Avec quelles méthodes... Bref, est-ce que l'on connaît aussi bien les pommes que les oranges, ou les torchons que les serviettes ? En ce sens, elles peuvent stimuler la recherche future en faisant un bilan sur ce que l'on sait, et en indiquant là où il faudrait creuser un peu plus.

Fin des pesticides pour les particuliers, misez sur la biodiversité

Bastien Castagneyrol

1^{er} février 2019, *The Conversation*

Depuis le 1er janvier, les jardiniers amateurs français n'ont plus le droit de se procurer, d'utiliser ou de stocker des produits à base de pesticides de synthèse, tels que le *Roundup* de Monsanto.

Les ravageurs combattus par les pesticides ne comptent pas pour autant désertier nos potagers. Dès lors, comment protéger nos plantations ? En recherchant sur Google des solutions pour « jardiner sans pesticides », on retrouve souvent l'idée selon laquelle diversifier les plantes composant un jardin constituerait une arme efficace contre les ravageurs. Qu'en est-il réellement ?

Les ravageurs désignent les insectes herbivores nuisibles pour l'agriculteur, le jardinier ou l'heureux propriétaire d'une terrasse fleurie ; en s'alimentant sur les plantes – sans les tuer, ce ne sont pas des prédateurs – ils compromettent la production ou la conservation de denrées alimentaires, ou altèrent l'esthétique des plantes d'ornement. Le doryphore, insecte de la famille des coléoptères, est par exemple l'un des pires ennemis de la pomme de terre. De son côté, la mineuse du marronnier, chenille ravageuse, donne une teinte brune aux feuilles de marronnier dès le début de l'été, leur donnant l'air moribond.

Des ravageurs aux goûts sélectifs

Tous les herbivores n'attaquent pas toutes les plantes, et toutes les plantes ne subissent pas les assauts de tous les herbivores. Ces interactions dépendent des espèces des unes et des autres.

Les écologues distinguent les espèces spécialistes, des espèces généralistes. Les herbivores dits « spécialistes » ne sont capables de

s'attaquer qu'à un petit nombre de plantes de la même famille. La piéride du chou, par exemple, est un papillon dont la chenille ne s'attaque qu'aux Brassicacées, la famille de plantes incluant le chou.

À l'inverse, la chenille du papillon dite « noctuelle méditerranéenne » peut s'alimenter sur une gamme de plantes beaucoup plus large, appartenant à des familles botaniques différentes. On la qualifie donc d'espèce « généraliste ».

Cette préférence des herbivores pour certaines plantes explique la capacité de résistance d'un potager comportant des plantes diverses.

Les monocultures, cibles privilégiées des ravageurs

Prenons un paysage agricole dominé par les champs de colza. Pour un insecte herbivore spécialiste friand de cette plante oléagineuse, c'est le paradis !

Dans les années 1970, le chercheur américain Richard B. Root a formulé l'hypothèse selon laquelle ces grandes monocultures seraient plus susceptibles d'être attaquées par les herbivores spécialistes : ceux-ci auraient une plus grande chance de coloniser ces champs et seraient donc moins susceptibles d'en partir.

Cette hypothèse, dite « de concentration de la ressource » a été largement vérifiée depuis. Dans ce contexte, la diversité des plantes joue le rôle de « diluant » : les plantes hôtes de l'herbivore spécialiste se retrouvent mélangées au milieu d'autres espèces végétales que l'herbivore ne reconnaît pas, voire même évite.

Cela s'applique autant à la diversité des plantes dans un champ qu'à la diversité des cultures à l'échelle du paysage. Lorsqu'ils prospectent dans leur environnement à la recherche de nourriture, les herbivores spécialistes seraient plus susceptibles de se perdre en chemin quand leur ressource est diluée.

Toutes les études ne vont toutefois pas dans le même sens. Il arrive qu'ils se concentrent au contraire dans les rares parcelles ou sur les quelques plantes hôtes qu'ils trouvent ! La diversité des plantes ne fait donc pas tout, parce qu'aux yeux et aux antennes de l'herbivore, toutes ne se valent pas.

Résister en s'associant

Comment les herbivores reconnaissent-ils et choisissent-ils leurs plantes hôtes ?

Tout comme nous, les insectes herbivores utilisent leurs sens, la vue, l'odorat et le goût. Par exemple, les récepteurs olfactifs présents sur leurs antennes permettent aux insectes herbivores de reconnaître et de s'orienter vers les odeurs attractives émises par leurs plantes hôtes, tout en évitant les odeurs répulsives émises par celles qui n'entrent pas dans leur régime alimentaire.

Des chercheurs de l'université d'Uppsala, en Suède, ont ainsi montré que des plants de pommes de terres cultivées en présence d'odeurs d'oignons étaient moins attractifs pour des pucerons que des plants 100 % pommes de terre ! On appelle « résistance par association » celle conférée par la présence de plantes voisines.

Attention toutefois : associer différentes espèces de plantes ne marche pas à tous les coups ! Le phénomène inverse, dit de « susceptibilité par association », existe tout autant. Une plante émettant des composés répulsifs pour certains herbivores peut les amener à se concentrer sur les plantes voisines qui se retrouvent ainsi plus vulnérables. Dans un exemple classique, Jennifer White et Thomas Whitham ont montré que le peuplier était plus attaqué par la chenille arpeuteuse d'automne lorsqu'ils étaient associés à l'érable négundo.

Encourager les ennemis des herbivores

En l'absence de pesticides de synthèse, le jardinier amateur pourra aussi utiliser la diversité des plantes pour favoriser les ennemis des herbivores. La diversité de taille ou d'architecture des plantes crée par exemple des habitats hétérogènes qui abritent une plus grande diversité de prédateurs (notamment des araignées, des carabes, des syrphes) que celle de cultures très homogènes.

De plus, les prédateurs et les parasitoïdes – des organismes dont les larves se développent dans le corps des herbivores et les rongent de l'intérieur – peuvent bénéficier du nectar produit par certaines plantes et y trouver une source de nourriture complémentaire en cas de manque de proies. Dans ces deux cas, la diversité des plantes favorise la diversité et l'activité des prédateurs, ce qui – souvent, mais pas systématiquement – peut conduire à un meilleur contrôle des insectes herbivores.

Les conseils pratiques délivrés par de nombreux sites Internet pour « jardiner sans pesticides » s'appuient donc sur des éléments bien établis. La recherche en écologie montre effectivement que la diversité des plantes permet de limiter l'impact des insectes herbivores sur les plantes – en réduisant l'accessibilité des herbivores à leurs plantes hôtes et rendant plus probable le contrôle biologique exercé par les ennemis naturels des herbivores.

Mais ce que les recommandations omettent de préciser, c'est que toutes les associations ne se valent pas. Il est donc urgent de mieux comprendre pourquoi certaines associations de plantes « marchent », ou pas, pour lutter efficacement contre les insectes herbivores. Mélanger des plantes trop ressemblantes entre elles pourrait avoir des effets contraires à ceux attendus. La recherche en écologie a de beaux jours devant elle !

Un scientifique ne peut pas se tromper, il le doit !

Bastien Castagneyrol

11 octobre 2018, *The Conversation*

Il y a quelques semaines de cela, j'ai quitté le confort de mon bureau pour aller à la rencontre de collégiens. J'y allais pour parler de mon travail de chercheur avec des élèves de 6e. J'avoue avoir été plus stressé à la perspective de cette rencontre que lorsqu'il s'agit de présenter mes travaux à un parterre de scientifiques. Les élèves ont été à la hauteur de mon appréhension. Ils m'avaient concocté un assortiment de questions toutes aussi pertinentes que déstabilisantes. Déstabilisantes parce que dans la course du quotidien, entre rapports, expérimentations, travail avec les étudiants et autres joies administratives, je ne prends pas le temps de me les poser. À tort.

Je passe sur les questions qui m'ont pris au dépourvu (« Pouvez-vous décrire votre travail en seulement quatre mots ? » – Je ne pensais pas rencontrer un responsable RH !). Je vais n'en retenir qu'une qui m'a fait cogiter plus que les autres : « Est-ce que ça vous arrive souvent de rejeter vos hypothèses ? »

Dans l'esprit d'un élève de sixième (et de beaucoup, beaucoup de monde), la science est un processus linéaire : observation → hypothèse → expérimentation → interprétation → conclusion. Ce schéma idéal(iste) est bien loin de la réalité, mais ce qui est important ici, c'est bien de voir que pour cet élève, si l'expérimentation ne permet pas de vérifier l'hypothèse, alors c'est que l'on s'est trompé. D'où la phrase que tous les enseignants de biologie ou de physique ont entendu un jour : « Hé m'dame (m'sieur) ! Ça marche pas ! »

« Ça marche pas »

Il y a plusieurs raisons pour lesquelles une expérience peut échouer à vérifier l'hypothèse de départ. D'abord, si l'hypothèse est formulée en dehors de tout cadre théorique initial, il y a peu de chances que l'expérience marche. Si je fais l'hypothèse que le ciel est bleu parce qu'il existe un drap géant au-dessus de nos têtes, j'aurais beau expérimenter tous les projectiles et toutes les fusées au monde, je n'arriverai pas à déchirer ce drap. « Ça marche pas ». Cet exemple est certes quelque peu absurde, mais il me permet de rappeler qu'il n'y a pas d'observation sans cadre théorique sous-jacent. Je ne vois que ce que j'ai été préparé à voir. Comme chercheur, pour éviter que les expériences que je réalise ne « marchent pas », je ne peux donc pas me permettre de partir à l'aveugle. Je m'appuie au contraire sur les résultats qu'ont obtenus mes collègues avant moi et qu'ils ont rapportés dans des articles scientifiques.

Ensuite, l'expérience peut « ne pas marcher » parce que l'on ne s'est pas donné les moyens de la mettre en œuvre correctement. Soit que l'on a utilisé un matériel non adapté, soit que l'on a manqué de rigueur, soit que l'on n'a pas répété l'expérience un nombre suffisant de fois pour réduire le poids des événements aléatoires dans les observations. On touche alors à la question des statistiques. Même la plus rigoureuse des expérimentations ne peut pas tout contrôler (c'est particulièrement vrai en biologie ou en écologie).

Récemment, je me suis intéressé aux effets de la sécheresse sur la manière dont les arbres se défendent contre les insectes herbivores. Sur la base de la littérature scientifique, je m'attendais à ce que les arbres stressés soient plus sensibles aux insectes herbivores que les arbres disposant d'assez d'eau. Pour le vérifier, j'ai comparé les dégâts causés par les insectes herbivores sur les feuilles de bouleau selon que ces arbres étaient soumis à la sécheresse (le témoin) ou au contraire bien arrosés (la condition expérimentale).

Pour cela, j'ai estimé la surface foliaire consommée par les herbivores. J'ai travaillé sur plus de quarante arbres dans chacune des deux modalités. J'ai constaté que les insectes causaient effectivement plus de dégâts aux arbres stressés qu'aux arbres irrigués. Mais si je m'étais contenté de comparer un seul arbre dans chaque modalité, j'aurais pu tomber par hasard sur un arbre irrigué très sensible aux herbivores, ou sur un arbre non irrigué dont les racines plongeaient directement dans la nappe phréatique. Et là, j'aurais conclu que « ça ne marche pas ».

Répéter les observations

C'est pour s'affranchir des petites différences incontrôlables qu'il est important de répéter les observations avant de conclure qu'une expérience « n'a pas marché ». En transposant cette situation au collège, on pourrait suggérer de consigner et de comparer les résultats obtenus par tous les élèves ayant réalisé la même expérimentation (et les inciter à comparer leurs résultats propres à la moyenne des résultats obtenus par l'ensemble des élèves).

Il existe un troisième cas de figure pour lequel l'expérience ne « marche pas » parce qu'elle ne peut pas marcher. Il y a quelques années, dans un travail réalisé dans la forêt des Landes, mes collègues avaient montré que la chenille processionnaire du pin se concentre en lisière des plantations de pins. Ils avaient également aussi montré que lorsque ces lisières étaient bordées par des feuillus, les pins étaient moins attaqués par la chenille processionnaire. Par la suite, en nous appuyant sur la littérature scientifique, nous avons formulé l'hypothèse selon laquelle la différence dans le niveau d'infestation des pins par la processionnaire en présence ou non de feuillus était due à une plus grande pression de prédation sur les œufs de processionnaire derrière les essences feuillues : s'il y a plus de prédation, alors il y a moins de chenilles, et donc moins de dégâts.

Nous avons testé cette hypothèse en exposant des œufs de processionnaires dans 40 pins en lisière de 10 peuplements dont la moitié de la lisière était bordée par des essences feuillues. Nous avons dénombré le nombre d'œufs consommés par les prédateurs de la processionnaire et... nous n'avons constaté aucune différence dans le taux de prédation dans les lisières en présence ou non d'essences feuillues. Ça n'avait pas marché. Hypothèse rejetée. Et pourtant nous nous avons rempli les deux critères que j'évoquais plus haut, à savoir :

- Formuler une hypothèse cohérente par rapport à l'état des connaissances scientifiques
- Réaliser un nombre suffisant de répétitions.

La science est faite d'échecs

Ce qui pourrait apparaître comme un échec était pourtant une petite avancée scientifique : nous n'avons pas montré ce qui était, mais nous avons montré ce qui n'était pas. Si ce ne sont pas les prédateurs qui expliquent les différences d'infestation des pins par la processionnaire en présence ou non d'essences feuillues, alors c'était probablement autre chose (le microclimat ? l'accessibilité des arbres ?). Avec notre échec, nous avons restreint le champ des possibles. Ce n'est pas une révolution scientifique, loin s'en faut, mais la science se construit aussi, et peut-être surtout, par l'accumulation de petites avancées non révolutionnaires qui viennent renforcer les théories et préciser leurs contours.

À la question « Vous est-il déjà arrivé de ne pas vérifier des hypothèses » je réponds donc sans complexe que oui ! J'ajouterais que c'est normal et même extrêmement sain pour la science en général. Aux élèves qui me liraient, je dis donc « Trompez-vous ! ». À leurs enseignants : « Aidez vos élèves à se tromper ». À ceux-là et à tous les autres : « Les scientifiques se trompent, et c'est aussi ce qu'on leur demande ».

Et maintenant, le point de vue du prof

À la différence du chercheur qui ne connaît pas la réponse au problème qu'il cherche à résoudre et donc qui ne sait pas si son hypothèse sera vérifiée ou pas, un enseignant doit faire construire à ses élèves un savoir déjà établi et connu par lui. Seuls les élèves sont dans la recherche d'une réponse inconnue d'eux mais détenue par d'autres. C'est une différence de taille ! Car même si la démarche se veut analogue, l'objet d'étude est fondamentalement différent. Aussi, les enseignants ont tendance à sélectionner « l'hypothèse » qui va permettre d'arriver à la construction du savoir établi – même si dans le meilleur des cas ils laissent aux élèves le soin de formuler plusieurs hypothèses. Rares sont ceux qui laissent les élèves « se fourvoyer » à tester une hypothèse qu'ils savent non valide. Et pourtant l'erreur est un sacré moteur de l'apprentissage. Pour un élève, échafauder une hypothèse qu'il va pouvoir mettre à l'épreuve d'une expérience et la réfuter, est un apprentissage sûrement plus formateur pour l'esprit scientifique que de suivre un chemin tracé par d'autre.

Mauricette Mesquich, professeure de SVT et coordinatrice régionale en Nouvelle-Aquitaine du projet des collèges pilotes La main à la pâte, a rédigé le point de vue du prof dans cet article.

« D'après une étude » : cet imparable argument d'autorité !

Bastien Castagneyrol

12 mars 2017, The Conversation

« Les couches-culottes sont toxiques pour les bébés, d'après une étude »... « D'après une étude, les gens qui se parlent à eux-mêmes seraient des génies »... « D'après une étude, le *spoiler* est bon pour vous »... Il ne se passe pas un jour sans que les médias (que je consulte) utilisent cette formule. Certains des articles sont très bien écrits et, rapportant ce qui a été fait dans l'étude, permettent réellement au lecteur de se faire une opinion argumentée. D'autres

se contentent d'un gros titre et de quelques considérations générales, attrayantes, mais pas étayées. C'est là que le bât blesse.

En creusant un peu, on se rend vite compte que, pour chaque étude montrant un résultat « blanc », il y en a au moins une autre qui montre un résultat « noir ». Alors, pourquoi se fier plus à l'une qu'à l'autre ? Parce qu'elle a été relayée davantage par les (multi-)médias ? Parce qu'elle est attribuée à « une université prestigieuse » ou à un « grand professeur » ? Ou encore parce qu'elle a été qualifiée de « très sérieuse » ? Parce qu'elle a été mieux faite ? Ce dernier argument est peut-être celui qui tombe le mieux sous le sens. À condition de savoir décortiquer ces fameuses études. Voici un mode d'emploi et quelques recommandations d'usage.

Les dessous d'« une étude... »

Il existe plusieurs formats pour la publication des articles scientifiques, mais tous ont en commun une structure, concrète, efficace, souvent éloignée de la belle histoire que l'on peut en tirer *a posteriori*. « Une étude », c'est un titre, des auteurs, un résumé, une introduction, des méthodes, des résultats, une discussion, des remerciements, des références.

D'abord un titre. C'est la première chose qu'on lit. Certains sont accrocheurs, mais ils peuvent manquer de nuances, et laisser entendre beaucoup plus qu'ils n'ont vraiment à dire. De plus, les retranscriptions ne sont pas toujours fidèles. Un matin (le 6 février 2017), j'ai tapé « d'après une étude » dans mon moteur de recherche, et sur la première page, j'ai cliqué sur le lien « D'après une étude, les femmes codent mieux que les hommes » qui m'a renvoyé vers le site du journal *Le Parisien*. De là, j'ai accédé à l'article original intitulé « Gender biais in open source : pull request acceptance of women versus men ». Il est bien question d'hommes et de femmes, mais ce que dit le titre de l'article initial, ce n'est pas que les femmes codent mieux que les hommes, juste qu'il y a une différence entre les deux sexes que les chercheurs

souhaitent comparer. Aussi bien écrit que soit l'article en ligne du *Parisien*, on notera simplement que l'étiquette ne correspond pas complètement au produit.

Puis, des auteurs. Des humains donc. Des humains qui signent leur article et qui en assument donc la responsabilité intellectuelle. Les auteurs assurent, s'il y a lieu, le service après-vente de leur article. Une critique constructive ? Des compléments à apporter ? Des interrogations légitimes ? Les auteurs peuvent – et doivent – y répondre. Leur nom est toujours accompagné par leur affiliation, c'est-à-dire l'université ou l'institut de recherche qui les emploie.

Le nombre des auteurs signataires d'un article est très variable d'une étude à l'autre. Il existe un ensemble de règles définissant quelles sont les contributions de chacun qui justifient de signer. Elles sont plus ou moins suivies à la lettre, mais en général, sont considérées comme auteurs toutes les personnes qui ont élaboré l'étude, analysé et interprété les données, rédigé, apporté des critiques constructives ayant permis de renforcer la qualité de l'article. Les personnes qui ont acquis les données sont, selon les cas, considérées comme auteurs ou remerciés à la fin de l'article.

Plusieurs anonymes participent également à améliorer la valeur de l'article avant sa publication. Ce sont les *reviewers*, c'est-à-dire les deux ou trois spécialistes que l'éditeur contacte pour émettre un avis critique et constructif sur l'article que lui ont soumis les auteurs. Les échanges entre les auteurs, l'éditeur et les *reviewers* permettent de lever les ambiguïtés quant aux méthodes et aux interprétations et constituent une manière de valider la solidité des résultats et de leurs interprétations. Une sorte de contrôle qualité.

Le résumé n'est qu'un résumé

Le résumé (ou *abstract*) est aussi synthétique que possible. S'il est bien écrit, il informe sur ce qui a motivé l'étude, sur les grandes

lignes de la méthodologie employée, il donne les principaux résultats et les principales conclusions que les auteurs en tirent, à la lumière de la question posée. Toutefois, le résumé n'est qu'un résumé. Souvent moins de 300 mots. C'est très court pour rendre compte de plusieurs mois, voire années, de travail. C'est surtout trop court pour apporter toutes les nuances nécessaires pour comprendre les résultats sans les sur-interpréter. Malgré les efforts déployés, le nombre d'articles en accès libre pour le lecteur reste encore très limité de sorte que le citoyen curieux n'a souvent accès qu'au résumé de l'article. Toutefois, on espère (qu'en est-il, vraiment ?) que ceux qui le retranscrivent pour grand public ont eu accès à sa version intégrale.

L'introduction... introduit l'article. Elle énonce le contexte de l'étude, pose les concepts et détaille les hypothèses de travail. C'est souvent la partie la plus accessible et la plus didactique de l'article. Tout simplement parce que ses auteurs veulent être bien compris par leurs lecteurs ! J'ai l'habitude de dire aux étudiants que j'encadre que si l'introduction est bien écrite, alors à la fin, le lecteur doit être en mesure de formuler lui même les hypothèses testées par les auteurs.

Ce qui fait la différence fondamentale entre un article scientifique et toute autre forme d'écrit scientifique à destination du grand public, c'est la partie matériels et méthodes. Si je lis sur mon paquet de dentifrice que 90 % des personnes interrogées sont satisfaites par le produit, alors je me demande 90 % de combien ? Est-ce que 9 personnes sur 10 interrogées ont été satisfaites, ou bien 900 sur 1000 ? Et puis satisfaites de quoi ? Sur quels critères a été évaluée la satisfaction ? Comment les utilisateurs ont-ils été interrogés (questionnaire numérique, papier, interview, téléphone...) ? Et comment ont il été choisis ? Au hasard ? Dans plusieurs régions ? Les a-t-on rémunérés ? Ont-ils reçu des offres promotionnelles en remerciement ? C'est à ce genre de questions, légitimes, que doit répondre la partie matériels et méthodes.

À elle seule, cette partie peut occuper plus du tiers de la longueur de l'article ! Voyez là comme la retranscription détaillée du protocole que les auteurs ont utilisé. Une sorte de recette de cuisine. Si cette partie est aussi détaillée, c'est pour permettre la reproductibilité de l'étude. De l'étude. Pas nécessairement du résultat.

Partant de là, on comprend bien que les résultats d'une étude ne valent rien en tant que tels s'ils ne sont pas présentés dans un contexte général et si l'on n'a qu'une idée floue de la manière dont ils ont été obtenus (comprenez : les 90 % de satisfaction de mon tube de dentifrice ne valent pas grand-chose). D'autant que la partie résultats des articles scientifique est d'une lecture que je qualifierai « d'aride ». Des chiffres. Des pourcentages. Des moyennes. Des intervalles de confiance. Des tableaux et des figures. Des faits, rien que des faits. Pas d'interprétation. Pas encore.

Les interprétations ne viennent que dans la partie qualifiée de « discussion ». C'est là que les auteurs interprètent leurs résultats à la lumière des hypothèses qu'ils ont formulées. Quand je rédige la discussion de mes articles, je dois donner à mon lecteur tous les éléments qui lui permettent de replacer mes résultats dans un cadre plus large que celui de mon étude. Je lui montre en quoi l'article qu'il est en train de lire constitue une avancée dans la compréhension d'un problème. Aussi objectif que j'essaie d'être, et avec tous les garde-fous imaginables, il est permis qu'un lecteur, sur la base des résultats, ait des interprétations si ce n'est différentes, au moins nuancées. Et c'est tant mieux !

La discussion peut aller au-delà des seuls faits et proposer des interprétations et des implications plus générales, pour peu que je les argumente en confrontant mes résultats à ceux présentés dans d'autres articles. Cela implique de mentionner tout aussi bien les études qui vont dans le même sens que mes résultats que les études montrant l'exact opposé : « J'ai montré que X. Ce résultat est conforme à la théorie Y selon laquelle... et qui est confirmée par

les travaux de *Doe et coll. 1999*, *Durand et coll. 2003*, *Martin et coll. 2015*. Cependant, mon résultat est contraire à l'idée proposée par *Dupont et Dupond 2007* selon laquelle... ». Et de comparer les approches expérimentales des uns et des autres pour expliquer les points de convergence et de désaccord.

La discussion contextualise donc les résultats présentés. Implicitement, tous les auteurs de toutes les études – je crois – admettent la règle selon laquelle des résultats ne sont valables que dans le cadre théorique et méthodologique dans lequel ils ont été établis. Si des extrapolations sont possibles, elles doivent être faites avec beaucoup de prudence.

Entendons-nous bien : la spéculation est saine si elle est étayée. Elle stimule le débat. Toutefois, les perspectives et implications des études que présentent les auteurs à la fin de leurs articles (en général) ne doivent en aucun cas être confondues avec les conclusions qui, elles, se fondent sur des résultats.

Cela peut paraître anecdotique, mais il est toujours intéressant de jeter un œil aux quelques lignes de remerciements qui précèdent la liste des références. C'est notamment là que sont mentionnés les sources de financement qui ont permis de réaliser l'étude. La question n'est pas de chercher systématiquement à remettre en question le contenu d'une étude sur la seule base de sa source de financement, mais si conflit d'intérêt il y a, il devrait être indiqué dans ce paragraphe.

De ce qui précède, on aura pu lire entre les lignes qu'en fin de compte, ce qui est nouveau dans « une étude », ce sont les résultats. Le reste de l'article emprunte à d'autres publications pour présenter le contexte, décrire des outils et des méthodes, étayer des arguments. Pour rendre à César ce qu'il lui appartient, et permettre à chacun de suivre ou de vérifier les arguments des auteurs, à chaque affirmation est associée une ou plusieurs références dont la liste est systématiquement fournie, dans le détail, à la fin de chaque article.

« Une étude », non, des études oui

La science n'est pas un catalogue de résultats publiés dans lequel chacun peut aller piocher les arguments qui abondent dans son sens ou contredisent les arguments du voisin : ce que les Anglo-saxons appellent joliment le *cherry-picking*. C'est un processus dynamique qui répond à un certain nombre de critères de qualité dont les plus importants sont la transparence et la reproductibilité.

La science, c'est avant tout une démarche, et une démarche exigeante. Toutes les études sont dignes d'intérêt, à condition d'être transparentes et que leur message s'appuie sur une méthodologie claire et des résultats interprétés dans la limite des conditions fixées par l'étude. Face à un contradicteur, clamer « si, c'est vrai, je l'ai lu dans une étude » n'est pas satisfaisant, parce que votre contradicteur pourra brandir une autre étude tout aussi valable. Il est normal que des études se contredisent. Si vous voulez jouer, prononcez les mots « OGM » et « bio » pendant un repas de famille, vous verrez ! C'est en confrontant des résultats opposés que l'on avance et que, petit à petit on arrive à mieux délimiter les contours d'une hypothèse, de ce qui est bien établi de ce qui fait débat.

Evitons les raccourcis

Sortir « une étude » de son contexte et la réduire à ses résultats en occultant la méthode qui a permis de l'obtenir relève au mieux de la négligence, au pire de la désinformation. Extrapoler les résultats de « une étude » en dehors du contexte dans lequel ils ont été établis relève de l'ignorance ou de la prise de position et ne devrait se faire qu'au conditionnel. Pas à l'indicatif. Et toujours en rappelant les éléments de méthodes supportant les résultats.

Qu'il n'y ait pas de méprise. Il est évident que le citoyen n'a pas à se plonger dans la lecture des études en elles-mêmes (pour peu qu'il y ait accès) et qu'il doit pouvoir faire confiance aux journalistes. Mais il est tout aussi important qu'il garde un esprit

critique sur ce qu'il lit et qu'il n'oublie jamais deux choses primordiales :

- La science est écrite par des humains, avec tous les défauts et leurs qualités.
- Les « études » relayées par les médias et les réseaux sociaux ont fait l'objet de plusieurs digestions et régurgitations par d'autres humains. Plus il y a d'intermédiaires entre les auteurs de « une étude » et les lecteurs, moins la bouillie finale garde les saveurs du produit d'origine.

Ah, oui, et cet article aussi est rédigé par un humain, aussi (im)partial qu'un autre. Faites-en ce que vous voulez.

The climbing metaphor, or where should we encourage students to send their papers to?

Bastien Castagneyrol

17 septembre 2019, *Scientists see squirrels*

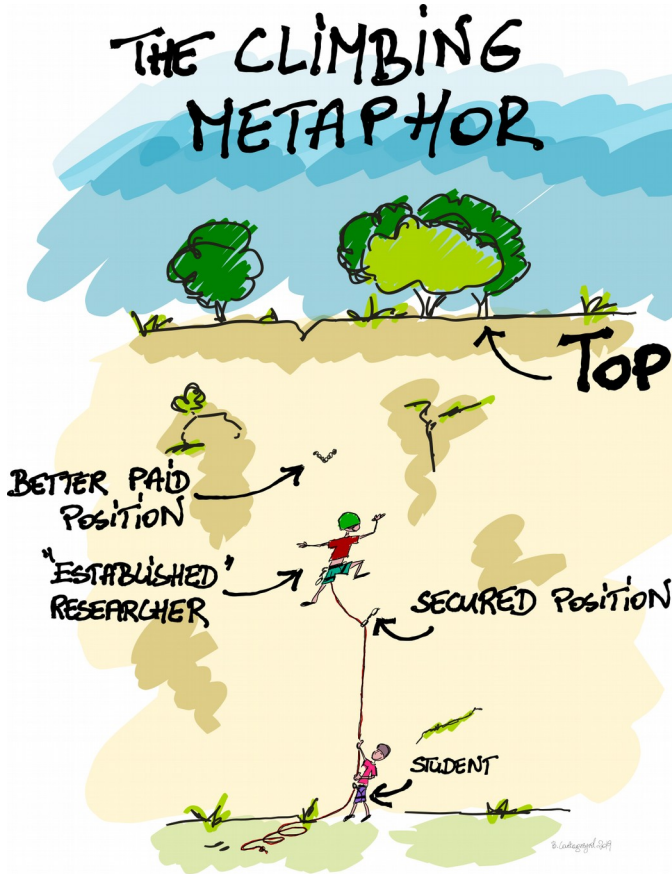
This is a guest post by [Bastien Castagneyrol](#). This is an issue I've thought about (as have others), and like Bastien, I don't quite know what action to take. I like Bastien's climbing metaphor. In a related one, the journey from subscriber-pays paywall to author-pays-open-access crosses a very [rugged landscape](#), with crevasses both obvious and hidden.

Disclosure from Bastien: what follows is not exhaustive and could be much better documented. It reflects my feelings, not my knowledge (although my feelings are partly nurtured with some knowledge). I'm trying here to ask a really genuine question.

The climbing metaphor

My academic career is a rocky cliff. As a not-senior-yet-but-not-junior-anymore researcher, I am supposed to climb in lead. The top

of the cliff is quite far away, but luckily I have a strong harness and a solid rope to hold me. I have a well secured position. For those who ever enjoyed rock climbing, my situation looks something like the drawing above (I am the “established” researcher).



I could keep hanging from this comfortable position. Or I may want to climb further up, because discovering new horizons is exciting, because it will help me get more lab facilities, and, let’s be honest, because the salary will be better too. But to climb further, I absolutely need someone down the cliff to hold the rope. PhD students. Students do a great job in the field, in the lab, and they

can do magic stuff with *R*. Over the last few years, I've become interested in some research areas I would have never considered if I had not been pushed that way by “my” students.

Students not only secure my own position, they help me climb further up. But as the rope stretches, I cannot climb any more if the folks at the other end do not join me. Here comes the concern, and here the climbing metaphor (almost) stops. As a tutor/adviser/supervisor/mentor, I must help students climb too. How can I do that?

Students need papers

Scientific papers in our academic world are currencies. Having one 50 € note in my wallet will give me more opportunities than having one 5 € one. Likewise, a common belief is that I will have more career opportunities with my name in a good position in top-rank journals (at least well established journals in my field).

It may not be true, and it should not (among other things, published papers should not be the only currency), but let's assume that young researchers will get more recognition – and greater chances to pursue their academic careers – if they have a bunch of papers published in the so-called “good journals”.

Real people outside academia also want to read scientific papers

There is a growing concern in the scientific community about open science. Because public academic research is, by and large, paid for by citizens, it is legitimate that those who pay can access to what they paid for. People who want to be able to read scientific papers, however, find that they have traditionally been hidden behind paywalls. (There are many other reasons why we – as members of the scientific community – may want to break paywalls down, but this is not what I want to discuss here.)

Several propositions have been made to open science and make scientific papers freely accessible to anybody. And it will shortly become mandatory (at least in Europe) to make papers from publicly funded research open access. But then the question is: who pays? Research and knowledge are not free. Even the internet is not free, and editing and archiving papers also has a cost. So, again, who pays?

If the reader does not pay to read (or if their institution doesn't pay for them), then the authors have to pay to make their papers accessible for free. Actually, they pay with their grants. If it comes from a public science funding agency, then to be able to read such an open access paper, citizens paid the salary of the people who did the research and of course the fees for making the paper open access (not to talk about the cost of sensors, reactants, fences, students' grants, travel, or whatever was needed to do the research). And the publisher gets the open-access fee.

This author-pays model costs a lot, but it makes it possible to make scientific papers “gold open access” while still publishing in famous journals. Does it mean that we pay for the fame? Kind of. But recall that, for young or still-young-but-older researchers, this kind of fame also means career opportunities.

Can students afford open science?

Open science can be completely free*. A bunch of researchers recently launched the PCI initiative. PCI stands for “Peer Community In...” – for instance, PCI in Ecology. The principle is simple and seductive. Very briefly:

- 1 – you are proud of your paper
- 2 – you upload it on a (free) open archive (for instance, Biorxiv)
- 3 – from Biorxiv it goes to PCI
- 4 – your paper is handled by recommenders and then reviewed, as it would be in any other journal

- 5 – you can make changes to your paper following recommendations
- 6 – if the recommender deems the work to be valid, your paper receives its RECOMMENDED sticker
- (7 – you can still send your recommended paper to a classical journal)

Appealing, as I said. Buuuuuut.... no impact factor, no famous journal name. Just sound science. And here comes the promised question:

Should I encourage “my” student(s) to send their next papers to PCI?

One of the reason I haven’t made the leap so far is because I couldn’t make up my mind. On the one hand, the system is appealing (to me) and is likely to fix some annoying issues with the current publication system. My gut feeling is that it deserves to take off. But of course, it will only take off if we (“established” scientists, see above) go this way and, more importantly, if we value the science in PCI papers as we would value the science in any other journal. On the other hand, we need our papers to find audience, otherwise the science inside them won’t have made an impact and our students’ careers may not get the boost we want them to. Famous journals are under the spotlights, and that helps getting audience. This is maybe not the case yet for PCI.

None of these arguments is really new, but new ideas need time and discussion to mature. My guess is that people have had time to hear about “[broken](#)” publishing, [open access](#), and PCI. Many people have thought about these issues; you probably have. Maybe what you may think now is better informed than what you could have thought few months ago. And maybe you can tell me whether I should encourage “my” student(s) to send their next papers to PCI**?

* To the submitting author, I mean. There are still costs here, but they're borne by fundraising by the "publisher".

** I anticipate some questions, so, to initiate the discussion, let's assume that: (1) I can pay for article publication charges in a 100% open access or hybrid journal, (2) students are first authors, (3) students want to pursue their career in academia, (4) other co-authors don't care.

– **The end** –

RÉSUMÉ

Quoi de moins anodin qu'une chenille donnant un coup de mandibule dans une feuille de chêne ? Pour en arriver là, il aura fallu qu'un papillon femelle de quelques centimètres reconnaisse un chêne de plusieurs mètres comme une source de nourriture valable pour ses descendants, le tout en évitant les autres arbres et en échappant aux becs des oiseaux et aux dents des chauves-souris. Il aura aussi fallu que la chenille contourne les mécanismes de défense que le chêne aura mis en place en réponse à l'attaque. Derrière ce simple coup de mandibule, il y a toute l'histoire évolutive des plantes et des insectes qui a façonné l'anatomie et la physiologie du chêne et de la chenille. Il y a aussi un épais maillage d'interactions plus ou moins évidentes entre le chêne, la chenille, et l'ensemble des organismes qui les entourent. C'est ce maillage d'interactions que j'essaie de détricoter pour comprendre les mécanismes de la résistance des plantes aux insectes herbivores. Avec les bons outils (expérimentations, méta-analyses, science citoyenne), j'ai tiré sur quelques fils de la pelote. Je n'ai pas encore tout démêlé (qui le pourrait ?) mais je peux maintenant présenter une idée assez claire de la manière dont les attaques d'insectes herbivores sur les plantes sont conditionnées par la diversité des plantes et les conditions climatiques à différentes échelles.