



HAL
open science

Biologie des populations d'insectes forestiers phytophages dans l'Anthropocène

Thomas Boivin

► **To cite this version:**

Thomas Boivin. Biologie des populations d'insectes forestiers phytophages dans l'Anthropocène. Biodiversité et Ecologie. Université de Montpellier (UM), FRA, 2021. tel-04235854

HAL Id: tel-04235854

<https://hal.inrae.fr/tel-04235854v1>

Submitted on 10 Oct 2023

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.



UNIVERSITE DE MONTPELLIER

ECOLE DOCTORALE GAIA

**Dossier de candidature pour
l'Habilitation à Diriger des Recherches**

Biologie des populations d'insectes forestiers phytophages
dans l'Anthropocène

Thomas BOIVIN

UR629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes
INRAE Centre de recherches Provence-Alpes-Côte d'Azur
Domaine Saint-Paul, CS 40509
F-84914 Avignon cedex 9

Table des matières

RESUME	3
AVANT-PROPOS	4
REMERCIEMENTS	5
CADRE DE TRAVAIL	6
1. Des insectes et des arbres.....	6
Dynamique évolutive des interactions plantes-insectes	6
Interactions arbres-insectes et services écosystémiques des forêts.....	8
Notion de risque entomologique pour les forêts	8
Conclusion.....	10
2. Anthropocène et interactions arbres-insectes	11
Les biocénoses forestières face aux changements climatiques	12
Invasions d’insectes phytophages dans les forêts	13
Conclusion.....	14
3. Systèmes modèles pour ma recherche.....	15
Les arbres	16
Les insectes	17
SYNTHESE DES TRAVAUX DE RECHERCHE.....	19
1. ECOLOGIE DES INTERACTIONS ARBRES-INSECTES FORESTIERS.....	20
1.1. Evolution des stratégies de reproduction en lien avec la spécialisation pour la plante-hôte	20
1.2. Stratégies d’exploitation des ressources	24
1.3. Insectes phytophages et dépérissements forestiers	34
2. BIOLOGIE DE L’INVASION DES INSECTES FORESTIERS	53
2. 1. Routes d’invasion et expansions secondaires.....	53
2. 2. Traits favorisant le succès d’une invasion.....	64
3. ECOLOGIE PREDICTIVE DES INTERACTIONS BIOTIQUES DANS LES ECOSYSTEMES FORESTIERS.....	73
3. 1. Impact écologique d’une invasion biologique	73
3.2. Implications démogénétiques des interactions biotiques dans les populations d’arbres en expansion.....	80
CONCLUSION & PERSPECTIVES	86
1. SCIENCE ET TRANSFERT DE SCIENCE.....	86
Expertise et transfert des connaissances.....	86
Analyse prospective des enjeux de la gestion des invasions biologiques	87
L’encadrement d’une recherche pluridisciplinaire	88
2. PROJETS DE RECHERCHE	89
2.1. Changement climatique, phénologie et production de ressources.....	90
2.2. Effets individuels dans les interactions arbres-insectes	91
2.3. Approches mécanistes des interactions arbres-insectes.....	93
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	95

Les interactions plantes-insectes ouvrent de nombreuses voies d'investigation des processus de diversification des espèces, de spécialisation écologique, ou d'interférences de certaines espèces avec la distribution et l'abondance d'autres espèces. Les écosystèmes forestiers forment des arènes propices à des interactions complexes et dynamiques entre les arbres et les insectes phytophages. Cette complexité résulte notamment de leur exposition privilégiée à deux des grands défis posés aux biocénoses par l'Anthropocène : les changements climatiques et les invasions biologiques. A travers différents systèmes d'interactions dans deux grands types d'écosystèmes forestiers, j'aborde dans ce mémoire des liens clés qui s'établissent dans les populations d'arbres et d'insectes, et comment les changements environnementaux peuvent interférer avec ceux-ci jusqu'à en devenir déterminants pour leur dynamique. Dans une première partie, je décris comment la spécialisation écologique offre un cadre d'évolution des stratégies de reproduction et d'exploitation des ressources chez des Hyménoptères chalcidiens spécialistes des graines. Je décris également comment des modifications de l'environnement biotique et abiotique des communautés de Coléoptères cambioptères peuvent moduler leur impact sur l'état sanitaire de forêts naturelles et exploitées. Dans une seconde partie, je montre que les invasions d'insectes forestiers procèdent de voies d'introduction et de scénarios démographiques qui peuvent être contrastés selon les systèmes considérés, et que des traits associés à la phénologie, la reproduction et aux capacités de dispersion dans le temps et dans l'espace sont des facteurs explicatifs forts de leur succès. Dans la dernière partie, j'entreprends une démarche d'écologie prédictive des interactions biotiques dans les écosystèmes forestiers par des approches mécanistes. Elles permettent d'identifier les mécanismes du succès de l'invasion d'un insecte spécialiste des graines et du déplacement compétitif qu'il opère sur une espèce résidente. Elles permettent également de montrer pour la première fois que la prédation des graines avant la dispersion par un insecte spécialiste est une source possible de maintien de la diversité génétique dans une population d'arbres en expansion. Ces travaux apportent un éclairage pluridisciplinaire original sur des interactions arbres-insectes-environnement fortement influencées par les grands changements qui caractérisent l'Anthropocène.

Mots-clés : Forêts méditerranéennes et équatoriales, interactions arbres-insectes, invasions biologiques, changement climatique, dépérissements forestiers, prédation des graines avant dispersion, écologie, génétique des populations, écophysiologie, modélisation mécaniste, routes d'invasion, populations en expansion, démogénétique, masting, phénologie, diapause, reproduction, parthénogénèse *Megastigmus*, *Matsucoccus feytaudi*, scolytes, *Wolbachia*, *Cedrus*, *Pinus*, *Cupressus*, *Ochroma*.

AVANT-PROPOS

Durant mon parcours universitaire, j'ai développé un intérêt très fort pour l'impact des activités anthropiques sur les écosystèmes. Cet intérêt s'est concrétisé par une thèse sur la résistance des insectes aux insecticides, qui m'a permis de mesurer combien les populations animales peuvent évoluer sous l'influence de l'anthropisation des milieux. Après ma thèse, j'ai commencé un séjour postdoctoral au Laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA) de l'Université J. Fourier de Grenoble (en 2004) en tant qu'A.T.E.R., où j'ai enseigné la biologie et la génétique des populations et intégré un programme de recherche sur la réponse de populations de moustiques à la toxicité environnementale. Ce post-doctorat a été écourté par mon recrutement (CR2) à l'INRA en 2005 dans mon unité actuelle (Unité de Recherche Ecologie des Forêts Méditerranéennes, URFM). J'ai intégré l'équipe d'Entomologie forestière, coordonnée par un chercheur, qui s'intéressait aux dynamiques d'invasions d'insectes forestiers dans les forêts méditerranéennes. C'était l'un des axes de recherche fédérateurs de l'URFM, et c'est précisément cette thématique qui avait motivé ma candidature à ce poste de CR2. Elle représentait une opportunité nouvelle d'aborder d'autres formes d'interactions activités anthropiques-écosystèmes, et plus particulièrement en milieu naturel. J'ai donc débuté ma carrière de chercheur à l'INRA sur un programme de recherche orienté vers l'écologie des populations d'insectes forestiers envahissants, dans un objectif de synergie avec les approches de modélisation des dynamiques spatio-temporelles d'insectes développées par mon collègue responsable d'équipe.

En 2008, soit trois ans après mon recrutement, j'ai été amené à coordonner seul les recherches en entomologie à l'URFM. Cette situation m'a conduit très tôt à repenser et réorienter profondément mon programme de recherche initial pour transformer une forme d'isolement disciplinaire en un tremplin pour des interactions plus fortes avec mes collègues généticiens, dynamiciens et écophysiologistes des arbres forestiers à l'URFM. Sans compter une ouverture indispensable vers les collaborations nationales et internationales pour pouvoir mener à bien mes projets scientifiques. Dans cette ambition, il m'a fallu -et j'y ai pris un certain plaisir- œuvrer assidûment pour un élargissement de mes activités et de mes compétences sur les plans thématique, disciplinaire et méthodologique. A ce stade de ma carrière, mes activités scientifiques portent majoritairement sur le rôle des insectes dans la dynamique et l'évolution des écosystèmes forestiers méditerranéens. Elles sont fortement ancrées dans le contexte des changements environnementaux d'origine anthropique tels que les invasions biologiques et le changement climatique.

Ce mémoire fait donc état de mon engagement délibéré dans la voie de la pluridisciplinarité pour explorer la biologie des insectes dans l'Anthropocène. Cette voie met en œuvre des concepts et des outils de l'écologie, de la physiologie, de la biologie et génétique des populations d'arbres et d'insectes, et de la modélisation de systèmes en interaction. Cela révèle très certainement le fait que je me définis de prime abord comme un biologiste des populations plutôt que comme un entomologiste *sensu stricto*. J'espère également convaincre ici de mon attachement à produire des recherches à la fois génériques et à finalités opérationnelles pour un transfert des connaissances vers des acteurs socio-économiques, à m'impliquer dans un collectif de travail, et de ma capacité à encadrer et diriger les recherches de chercheurs en formation.

REMERCIEMENTS

Je remercie en premier lieu les étudiant(e)s qui sont venus et viendront apprendre et découvrir avec moi, et avec qui j'ai appris et continuerai d'apprendre et découvrir. De nombreux résultats présentés ici sont le fruit de leur travail.

La production de connaissances scientifiques n'est possible que dans un cadre collectif, la réussite individuelle n'existe pas. Tous les travaux présentés dans ce document n'auraient pas été possibles sans de nombreuses collaborations avec des chercheurs, des ingénieurs, des techniciens, de gestionnaires d'unité de différents laboratoires, en France et à l'international. Je tiens donc à remercier toutes ces personnes avec qui j'ai pu construire et déposer des projets, encadrer des étudiants, récolter des données sur le terrain et au laboratoire, les analyser et publier les résultats.

Merci à Marion Parizat, Alain Chalon et Henri Picot pour votre aide technique, fidèle, fiable et toujours enthousiaste, et pour la qualité de votre investissement auprès des étudiant(e)s que nous avons formé(e)s dans l'équipe. Ils ont beaucoup appris de vous également. C'est une chance et un plaisir de travailler avec vous.

Merci à tout le personnel de l'URFM et de l'UEFM qui fait de ce lieu de vie un cadre idéal pour la science et l'humain. Merci spécial à Bruno Fady, Hendrik Davi, François Lefèvre, Christian Pichot et Sylvie Muratorio, c'était éminemment enrichissant de partager l'encadrement de mes étudiantes avec vous. Merci Marie-Claude Bouhedi et Laurent Mougin, gestionnaires d'unité dont le support de chaque instant au montage et à la conduite des projets de recherche est un des piliers de leur réussite. Merci particulier à François Lefèvre et Eric Rigolot, directeurs successifs de l'URFM qui m'ont toujours gratifié de leur curiosité, intérêt et soutien dans mes projets de recherche depuis mon recrutement, je vous en serai toujours reconnaissant.

Merci à mes collaboratrices et collaborateurs de premier plan, Marie-Anne Auger-Rozenberg, Carole Kerdelhué, Géraldine Roux, Lionel Roques, Jean-Pierre Rossi, Joël Chadœuf, Jérôme Rousselet, Christian Burban, Alain Roques, Christelle Robinet, Matthieu Laparie, Philippe Rozenberg, avec qui c'est un plaisir permanent d'échanger (les visites, les colloques, les visios...), de monter des projets (avec succès, ou pas), et de publier. Merci également à Jean-Charles Bouvier et Claire Lavigne, avec qui j'ai le privilège de conjuguer ma passion pour l'ornithologie à mes questionnements scientifiques sur l'impact des activités anthropiques dans les écosystèmes. Les travaux que nous produisons ensemble ne sont pas décrits dans ce document pour les voies parallèles à plumes qu'ils empruntent, ils n'en sont pas moins source de grande fierté pour moi.

Une pensée reconnaissante pour quelques illustres congénères qui ont fait partie de mon comité de soutien lors de la rédaction de ce document, à leur manière et sans qu'ils le sachent : F. Mercury, P. McCartney, J. Lennon, D. Gilmour, R. Waters, W.A. Mozart, L. von Beethoven, F. Chopin, R. Smith, J. Joplin, D. Bowie, L. Kravitz, S. Neil, K. Parker, N. Gallagher, S. Gainsbourg, R. Humeau, M. Davis, D. Brubeck, G. Brassens, J. Brel.

Je remercie enfin ma famille et mes amis, ils font aussi partie de mon équipe.

CADRE DE TRAVAIL

1. Des insectes et des arbres

Les écologistes ont toujours été fascinés par la manière dont les espèces interagissent dans les communautés. Eclairées par les travaux précurseurs de Ehrlich & Raven (1964) sur la coévolution des papillons avec leurs plantes hôtes, quelques décennies de recherches sur les interactions plantes – insectes ont mis à jour nombre de processus expliquant la diversification spécifique, la spécialisation écologique, ou comment certaines espèces affectent la distribution et l'abondance d'autres espèces (Percy et al., 2004; Maron & Crone, 2006; Forister et al., 2012). Les insectes représentent les trois-quarts des espèces animales décrites sur la planète avec environ six millions d'espèces connues. Les végétaux comptent actuellement près de 300 000 espèces connues et ils représentent la plus forte biomasse sur Terre. Les plantes et les insectes coexistent depuis quelques 400 millions d'années et leurs interactions jouent un rôle primordial dans le fonctionnement des écosystèmes, et plus globalement de la biosphère (Stotz et al. 1999 ; Sauvion et al., 2013 ; Stam et al. 2014). Ces interactions peuvent être de type mutualiste, comme dans le cadre de la pollinisation entomophile ou des associations de protection entre arbres et fourmis (Bronstein et al., 2006). Elles peuvent être également de type antagoniste puisqu'environ la moitié des espèces d'insectes connues sont phytophages, c'est-à-dire qu'elles consomment différentes parties des plantes (feuilles, tiges, racines, vaisseaux conducteurs, fleurs, fruits ou graines). Elles peuvent le faire de façon plus ou moins sélective et d'intensités très variables selon les espèces (Marquis 1992). Dans les écosystèmes forestiers, la phytophagie des insectes a des conséquences pour les arbres de l'échelle individuelle à celle de la communauté. En effet, des pullulations d'insectes peuvent ralentir la croissance ou tuer des arbres (Raffa et al. 2008, Kanat et al. 2005), la consommation de structures reproductrices (pollen, fleurs, graines) peut interférer avec le succès reproducteur individuel des arbres et par conséquent avec les processus de régénération d'une population (Crawley, 2014), et des différentiels d'exposition à la phytophagie entre espèces de plantes peuvent influencer le rythme des successions écologiques dans les communautés végétales (Strauss & Zangerl, 2002).

Dynamique évolutive des interactions plantes-insectes

Pour les insectes, la phytophagie repose sur l'accomplissement d'une succession d'étapes clés telles que i) localiser son hôte, ii) le qualifier d'acceptable, iii) se fixer physiquement sur cet hôte, iii) éviter les ennemis naturels, iv) tolérer le microclimat pendant la prise alimentaire et v) disposer d'un gain nutritionnel suffisant pendant une période définie par la disponibilité du tissu végétal visé et l'histoire de vie de l'insecte. Tout mécanisme développé par la plante hôte qui interfère avec l'une de ces étapes est considéré comme un mécanisme de défense contre la phytophagie. Il est en effet attendu que la suppression d'une surface photosynthétique, la perte de pollen ou de graines, ou l'interruption du transport d'eau ou de nutriments, qui

altérerait des composantes de la fitness¹ d'une plante est source de sélection de mécanismes minimisant l'impact de la phytophagie (Speight et al. 2008).

Une première stratégie adaptative développée par les plantes est l'évitement temporel des phytophages. Elle repose sur une réduction du degré de synchronie entre la production du tissu végétal et les stades de développement consommateurs chez les insectes. Cela peut inclure à l'échelle annuelle des modifications du développement phénologique de tissus particuliers (Brody, 1997), ou alors de fortes variations interannuelles de quantités de tissus produits, comme chez les plantes à masting qui présentent de façon intermittente et synchronisée des productions de graines massives et quasiment nulles (Silvertone, 1980 ; Kelly, 1994). Une seconde stratégie adaptative des plantes consiste en la production de structures de défense physique (trichomes², enveloppe de graines dures, résine...), limitant la capacité des insectes à accéder aux tissus (Lambert et al., 1995 ; Lombardero et al., 2006). Enfin, les plantes peuvent utiliser des mécanismes de défense chimiques destinés à altérer la préférence et la performance des insectes par leurs effets répulsifs ou toxiques (Rosenthal & Kotanen, 1994).

Les insectes phytophages répondent à leur tour à la sélection exercée par les défenses de leur hôte par un large panel de stratégies adaptatives, qui rappellent que la plupart de la biodiversité observée est certainement le fruit d'une course aux armements entre les insectes et leurs hôtes. La dimension phylogénétique des interactions plantes-insectes a en effet montré que les pressions sélectives réciproques exercées par les plantes et les insectes ont été associées à des taux de spéciation spectaculaires dans les deux groupes (Winkler & Mitter, 2008). Etant donné leur petite taille et leur durée de vie souvent courte, les insectes présentent d'une manière générale des associations étroites et à vie avec leurs plantes hôtes. Ces associations et la rapidité avec laquelle les insectes se reproduisent et évoluent ont conduit en moyenne à des niveaux de spécialisation plus importants que chez d'autres groupes d'animaux, les mammifères herbivores par exemple (Strauss & Zangerl, 2002). Les insectes peuvent montrer des niveaux d'ajustement très élevés de leur cycle de vie, de leurs stratégies de recherche, et de leur physiologie à la distribution spatio-temporelle, à la phénologie et à la chimie de leurs hôtes. On peut citer les chenilles de nombreux lépidoptères défoliateurs qui ajustent leurs éclosions sur la période de débourrement des bourgeons de leur hôte pour bénéficier immédiatement des jeunes feuilles à fort potentiel nutritif (van Asch et Visser, 2007). Les insectes spécialistes des graines qui peuvent suspendre leur développement sur plusieurs années consécutives (diapause prolongée) pour contrecarrer les effets négatifs des années pauvres en graines d'une dynamique de masting sur leur démographie (Pélisson et al., 2013). Les scolytes sont des coléoptères se développant sous l'écorce des arbres et qui, pour faire face à une défense physique (résine) et chimique (métabolites secondaires) de leur hôte, ont développé des stratégies d'attaques collectives pilotées par une communication phéromonale (Blomquist et al., 2010) et dans de nombreux cas par une association symbiotique avec des champignons pathogènes pour l'arbre (Beaver et al., 1989). De nombreux insectes et plantes ont d'ailleurs établi différents types de relations avec d'autres organismes (bactéries et champignons par exemple) qui influent sur la nature des interactions plantes-insectes. Ces organismes peuvent en effet moduler les métabolismes primaires et secondaires des plantes et/ou les systèmes de défense des plantes contre

¹ Nombre de descendants fertiles laissés par un individu au cours de sa vie

² Poils à la surface des feuilles contraignant l'attachement à la plante et sa consommation

les insectes au profit des plantes ou des insectes. Ils peuvent également modifier la biologie des insectes, notamment leur métabolisme, leur comportement et leur reproduction et avoir donc une influence significative sur les interactions plantes-insectes (Sugio et al., 2015 ; Giron et al., 2017).

Interactions arbres-insectes et services écosystémiques des forêts

Les forêts sont des écosystèmes naturels ou semi-naturels qui produisent du bois d'œuvre, du bois de chauffage et une grande diversité de produits forestiers non ligneux (graines, résine, champignons et baies, gibier...). Elles jouent également un rôle de protection contre l'érosion des sols, les glissements de terrain, les avalanches, les éboulements, ainsi que dans le maintien du bilan hydrique à l'échelle du paysage. Dans le contexte actuel d'augmentation du développement urbain, avec une interface entre compartiments forestiers et urbains qui tend à s'amincir, le rôle récréatif et touristique des forêts devient également de plus en plus important. Enfin, on attend davantage des forêts de jouer un rôle d'atténuation dans le contexte du réchauffement climatique : par la séquestration de carbone (dans l'écosystème et dans les produits ligneux) et par une substitution aux ressources fossiles.

La phytophagie des insectes forestiers et ses conséquences pour la santé des forêts³ génèrent donc *de facto* des interférences fortes avec les activités humaines et les services écosystémiques des forêts. Les dommages, ou dégâts, résultant de la phytophagie peuvent induire des pertes économiques quantifiables et/ou des pertes de valeur d'agrément et d'aménités associées à des diminutions de services écologiques et sociaux rendus par les forêts (Nagelheisen et al., 2010). En Europe, sur la période 1950-2000, les dommages causés par les insectes phytophages forestiers comptaient pour 8% du total des dégâts causés par les perturbations de la forêt (environ 2,88 millions de m³ par an entre 1958 et 2001), et en Amérique du nord, les grandes pullulations de scolytes des 20 dernières années ont occupé la première place des perturbations majeures de la forêt, devant les ouragans, les tornades et les incendies, avec des coûts moyens supérieurs à 2 milliards USD (Grégoire et al., 2015). Les insectes spécialistes des structures reproductrices peuvent réduire l'approvisionnement en semences de haute qualité pour les plantes ornementales, le reboisement, le boisement et la conservation, généralement produites en vergers à graines et populations sélectionnées ([CO3]Boivin & Auger-Rozenberg, 2016). On peut également citer les risques sanitaires pour l'Homme et ses animaux domestiques associés à l'expansion et la pullulation d'insectes urticants dans les forêts visitées et exploitées (Moneo et al., 2015). Il est donc clair que les structures et les processus écologiques des forêts ne peuvent être abordés indépendamment d'un certain contexte socio-économique et de ses propres structures et processus (Lefèvre & Fady, 2016).

Notion de risque entomologique pour les forêts

Le risque 'insectes ravageurs phytophages' pour les forêts se définit à l'interaction d'un aléa, de la vulnérabilité des populations d'arbres hôtes et des enjeux naturels et socio-économiques liés aux dommages causés par les insectes (**Fig. 1**). L'aléa est déterminé par l'existence de populations d'insectes à faible abondance (phase endémique) susceptibles de montrer une croissance démographique progressive ou

³ La perception d'une forêt en « bonne santé » diffère sensiblement entre l'écologue et le producteur forestier.

éruptive (phase épidémique) en réponse à des facteurs environnementaux favorables (abondance de ressources, conditions climatiques, sécheresses et perturbations...). L'aléa peut être également déterminé par la probabilité d'invasion d'une ou plusieurs espèces phytophages exotiques. La vulnérabilité est un changement du niveau d'attractivité des populations d'hôtes pour les insectes et des capacités d'exploitation des hôtes par les insectes. Elle est par exemple en lien avec des niveaux de fructification, de défoliation, de dépérissement, et de mortalité des arbres. L'enjeu est lié aux conséquences des dommages d'insectes ravageurs aux niveaux économiques (essence attaquée commercialisée), écologiques (diversité et fonctionnement du système) et sanitaires (transmission de pathogènes et espèces dangereuses pour la santé humaine).

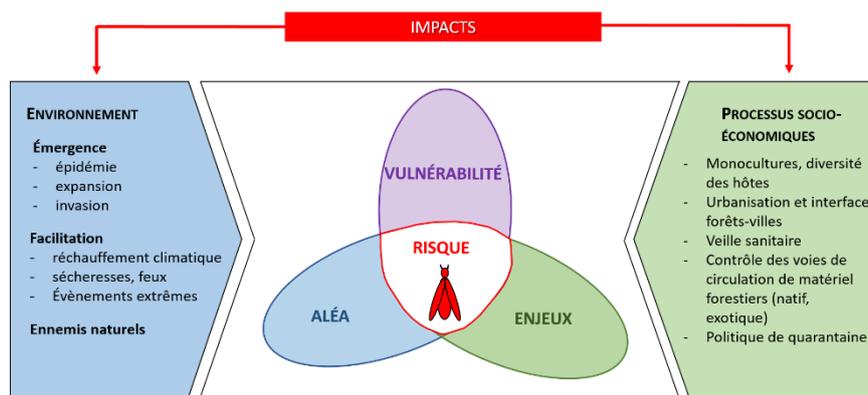


Figure 1. Définition du risque entomologique et de ses impacts dans les forêts, à l'intersection de facteurs d'aléa, de vulnérabilité et d'enjeux.

L'analyse des aléas peut se faire par la cartographie : 1) des zones de présences potentielles, par modélisation de niches écologiques et climatiques (Horn et al., 2012), 2) des zones de présence réalisées, par des observations et des suivis de populations établies (Rousselet et al., 2013 ; Kosiba et al., 2018), ou 3) des zones de présence en évolution, par des observations et la modélisation d'expansions naturelles ou assistées en lien avec le changement global (Buse et al., 2013 ; Robinet et al., 2014). Ces approches reposent sur la connaissance de la distribution et l'abondance d'un insecte phytophage et de son impact sur son hôte (mortalité, dépérissement, perte de croissance...). On peut s'intéresser aux processus adaptatifs en cours dans les populations d'insectes (émergentes, en expansion ou envahissantes) et à leurs impacts écologiques dans les zones colonisées (Liebhold & Tobin, 2008 ; Morin & Liebhold, 2016), ainsi qu'au rôle des interactions biotiques (arbres-insectes-prédateurs par exemple) dans la modulation des dynamiques d'insectes (Duan et al., 2015). La définition et la mise à jour de listes d'espèces exotiques présents (Roques et al., 2009), le développement d'outils de détection précoce et de prédiction du potentiel envahissant dans les aires natives (Roques et al., 2015 ; Mansfield et al., 2019), et d'outils de détection et de traçage des routes d'invasion des espèces d'insectes exotiques envahissantes sont des approches indispensables dans le cadre d'aléas liés aux invasions biologiques (Hulme et al., 2008 ; Estoup & Guillemaud, 2010).

Face aux insectes phytophages, la vulnérabilité des peuplements forestiers est souvent liée à leur taille, leur structure, leur composition en espèces et leur degré de proximité avec les activités humaines. Ces différents éléments influencent directement le succès démographique des insectes, qu'ils soient natifs ou envahissants, et l'ampleur des dommages qu'ils occasionnent aux arbres. La diversité des essences forestières peut favoriser la résistance des forêts de plantation aux attaques d'insectes ravageurs à différentes échelles spatiales par des effets d'association entre essences cibles et non-cibles (Jactel & Brockerhoff, 2007) et freiner leur expansion par effet piège d'essences non-cibles (Rigot et al., 2014). Par ailleurs, on doit prendre en compte les facteurs de vulnérabilité prédisposant aux attaques des arbres par les insectes, généralement considérés comme des facteurs de stress, sont d'ordre biotique (parasites, pathogènes, compétition) et abiotique (sécheresses, vagues de chaleur, feux), voire une combinaison des deux (Manion, 1981 ; Jactel et al. 2012).

Les enjeux associés à la phytophagie des insectes en forêts se situent au niveau de l'importance économique ou écologique des espèces d'arbres attaqués, et de l'ampleur des dommages occasionnés par les insectes ou de la possibilité de transmission entomophile de pathogènes très problématiques (le nématode du pin par exemple). Ils répondent à l'altération des services écosystémiques liés à l'approvisionnement en matériel forestier de reproduction ou de bois, et à la structuration d'habitats d'importance patrimoniale ou écologique. L'expansion et les pullulations de certaines espèces d'insectes phytophages présentent également un risque direct pour la santé humaine dans les zones arborées exploitées, récréatives, urbaines et péri-urbaines (processionnaires du pin et du chêne par exemple). Ces enjeux peuvent être appréhendés par des liens avec les gestionnaires forestiers (propriétaires et Office National de Forêts par exemple), des réseaux d'observation et de surveillance (Département Santé des Forêts du Ministère de l'Alimentation et de l'Agriculture), les municipalités et services sanitaires. La capacité de développer des outils de contrôle des populations d'insectes (biologiques ou respectueux de l'environnement) et d'aide à la décision dans la lutte définissent également les enjeux.

Conclusion

Cette introduction succincte au très vaste sujet des interactions arbres-insectes souligne combien elles sont importantes pour : (1) leur influence sur la distribution et l'abondance des espèces d'arbres et d'insectes, (2) la mise en évidence de mécanismes et processus écologiques et évolutifs impliqués dans le fonctionnement et la diversité biologique des écosystèmes terrestres, et (3) leurs interférences avec les activités humaines dans les écosystèmes forestiers et les problématiques socio-économiques qui en découlent. Dans ce mémoire, je tâcherai de montrer mon attachement à ces trois points à travers différents systèmes modèles traités dans des écosystèmes forestiers méditerranéens et tropicaux. Cela relève de problématiques d'écologie des organismes en environnement changeant, mais également de problématiques de gestion des populations d'insectes ravageurs dans des écosystèmes forestiers d'intérêt pour l'Homme. *In fine*, mes recherches s'inscrivent dans un cadre d'écologie prédictive des interactions arbres-insectes dans les écosystèmes forestiers. Je porte une attention particulière à la composante dynamique des biocénoses forestières, qu'il me semble primordial de considérer en particulier lorsqu'on s'intéresse aux interactions entre les arbres et les insectes

phytophages. Cette approche se justifie donc très précisément par le cadre posé par l'Anthropocène.

2. Anthropocène et interactions arbres-insectes

Les changements spectaculaires observés sur la Terre qui sont liés la mondialisation et aux activités humaines connexes semblent répondre aux critères de reconnaissance d'une nouvelle ère géologique (Waters et al., 2016). En conséquence de ce qu'on appelle donc plus communément le *changement global*, on s'accorde à dire que l'Holocène est terminé et que nous vivons maintenant dans l'Anthropocène. Ainsi, alors même que les forêts deviennent de plus en plus importantes pour le bien-être de l'homme (FAO, 2016), elles sont de plus en plus exposées à de nouvelles pressions des parasites qui dépassent l'expérience des gestionnaires (Liebhold, 2012). Il semble que la gestion des ravageurs forestiers constituera un défi encore plus important pour la gestion des forêts de l'Anthropocène qu'elle ne l'a jamais été (Millar & Stephenson 2015).

D'une manière générale, on peut définir le succès d'une population d'insectes à l'intersection de trois grands groupes de facteurs populationnels, biotiques et environnementaux, qui peuvent être sous l'influence de trois composantes du changement global : les changements climatiques, les changements d'usage des terres et les invasions biologiques (**Fig. 2**). Le réchauffement climatique a clairement facilité l'expansion et le déplacement de l'aire de répartition vers les pôles et en altitude chez des lépidoptères et des Odonates (Parmesan 2006), et plus récemment chez le scolyte *Dendroctonus ponderosa* dont la levée de certaines barrières climatiques s'est traduite par des pullulations et des dégâts aux forêts d'une ampleur record en Amérique du Nord (Safranyik et al. 2010).

La transformation de la surface forestière en plantations gérées comme des monocultures pour satisfaire la majorité de la demande mondiale de bois et de produits fibreux (FAO 2001) accroît sensiblement leur exposition et leur sensibilité aux insectes phytophages. A contrario, les espèces d'arbres exploitées en mélange avec d'autres espèces souffrent significativement moins d'herbivorie qu'en populations pures (Jactel & Brockerhoff, 2007). Enfin, l'invasion de communautés indigènes par des espèces exotiques génère de nouveaux assemblages d'espèces, qui sont à l'origine de nouvelles formes d'interactions interspécifiques aux effets potentiellement forts sur la dynamique des communautés receveuses et des envahisseurs (Shea & Chesson, 2002 ; Ricciardi et al. 2013). Aux USA, les défoliations de chênaies par le lépidoptère envahissant *Lymantria dispar* vont jusqu'à réduire de 55% le niveau d'échange net de CO₂ avec l'atmosphère, et altérer ainsi le cycle du carbone à l'échelle locale (Clark et al., 2010). La prise en compte du changement global dans la dynamique des interactions arbres-insectes implique de considérer plusieurs niveaux d'interdépendance entre l'environnement, l'arbre et les communautés associées.

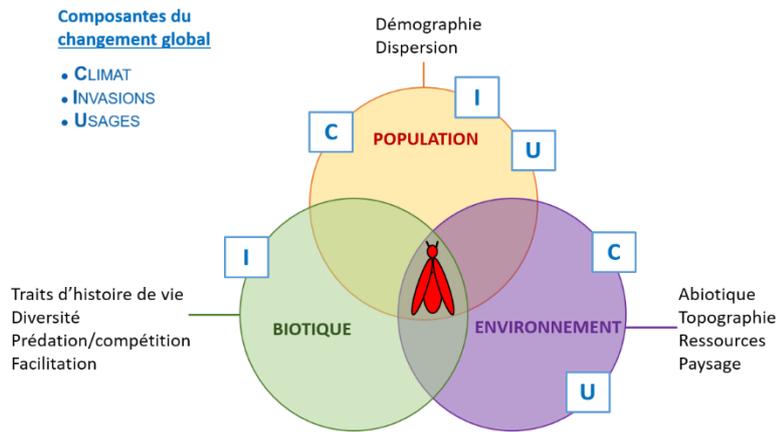


Figure 2. Implications de trois composantes du changement global (C : réchauffement climatique, I : invasions biologiques et U : changements d'usage des terres) dans la dynamique de populations d'insectes phytophages située à l'intersection de trois catégories de facteurs déterminants (facteurs populationnels, biotiques et environnementaux).

Les biocénoses forestières face aux changements climatiques

Des modifications de l'environnement abiotique sont susceptibles d'affecter directement diverses caractéristiques des populations d'arbres (**Fig. 3**). Des effets directs sont également attendus sur les insectes phytophages dont la survie, la reproduction, la dispersion et la distribution sont intimement liés aux conditions de température et de précipitations, en partie du fait de leur poïkilothermie⁴ (Bale et al., 2002). A cela s'ajoute des effets indirects de l'environnement sur les populations d'insectes par une altération de l'état des arbres hôtes, et ceux qui incluent l'impact de l'environnement sur les compétiteurs, les facilitateurs ou les ennemis naturels susceptibles de moduler l'abondance des insectes. Enfin, les changements abiotiques peuvent affecter indirectement les populations d'arbres par leurs effets directs sur l'abondance et la distribution des populations d'insectes phytophages.

Nombre d'exemples illustrent l'impact des sécheresses et des vagues de chaleur sur les arbres, leurs parasites et leurs interactions (Rouault et al., 2006 ; Jactel et al. 2012). Des épisodes successifs de sécheresse peuvent limiter directement la survie des arbres par des altérations physiologiques irrémédiables (Allen et al. 2010), ou indirectement lorsque ces conditions les affaiblissent suffisamment pour abaisser leur capacité de résistance aux scolytes. Il en résulte généralement un frein à la résilience des arbres qui ne leur permet pas d'éviter la mort avant le retour de conditions plus favorables (Manion, 1981 ; Aneregg et al., 2015). Cependant, on sait également que la sécheresse induit des changements importants dans la qualité nutritionnelle des arbres (teneur en eau, hydrates de carbone, azote) et peut déclencher la synthèse de composés antagonistes à la phytophagie, en particulier dans les feuilles (Forkner et al. 2004 ; Jactel et al. 2012). En Espagne, une rupture remarquable dans la dynamique des populations d'insectes phytophages a pu être associée aux impacts des sécheresses sur le chêne vert (Carnicer et al., 2011).

Les changements climatiques altèrent également les patrons spatiaux et temporels des interactions interspécifiques, et à cet égard on peut observer des

⁴ Animaux dont la température corporelle varie avec celle de leur milieu.

divergences phénologiques entre les insectes phytophages et leurs plantes hôtes avec des conséquences populationnelles potentiellement fortes (Bale et al., 2002 ; Singer & Parmesan, 2010). Une synchronie élevée peut se traduire par des croissances fortes des populations d'insectes alors qu'une asynchronie substantielle peut entraîner leur effondrement (vanAsch & Visser, 2007). Enfin, si l'on se place dans un cadre multi-trophique, la stabilité des interactions interspécifiques dépend du maintien d'un ajustement phénotype-environnement à chaque niveau trophique et d'une coïncidence phénologique entre un niveau donné et son niveau inférieur immédiat (Rafferty et al., 2013).

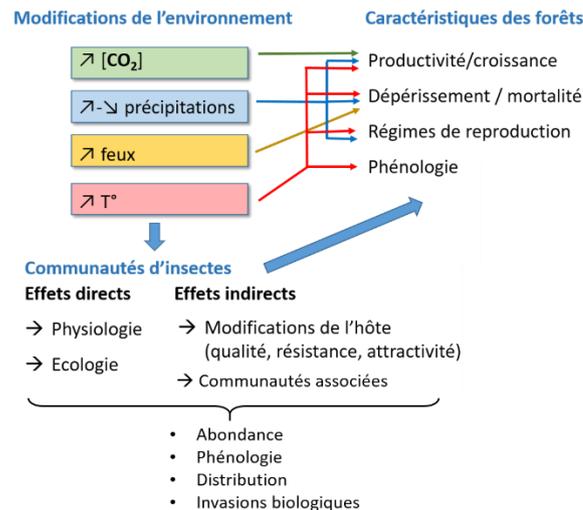


Figure 3. Niveaux d'interactions directes et indirectes entre arbres et insectes phytophages sous l'influence de modifications de leur environnement abiotique.

Invasions d'insectes phytophages dans les forêts

En raison de leur grande diversité et leur large implication dans les processus écosystémiques, il n'est pas surprenant que les insectes soient également des espèces envahissantes de premier plan, tant par leur nombre que par leurs impacts (Kenis et al., 2009 ; Roques et al. 2009 ; Brockerhoff & Liebhold, 2017). Les insectes forestiers en sont une illustration : les USA totalisent 455 espèces d'insectes exotiques qui se nourrissent sur les arbres (Aukema et al., 2010) et l'Europe compte plus de 400 espèces exotiques sur plantes ligneuses dont 200 dans les forêts (Roques et al., 2009 ; Roques et al., 2016). Les tendances mondiales à l'augmentation du commerce international et à la mondialisation des produits forestiers au cours des deux derniers siècles ont entraîné des déplacements d'espèces sans précédent à travers le monde. Les introductions d'insectes phytophages sont globalement d'origine non-intentionnelle, à la faveur du transport de bois d'emballage, de grumes, de plants, de semences (Roques et al., 2003 ; Brockerhoff & Liebhold, 2017). Une autre voie importante de déplacement accidentel d'insectes forestiers exotiques est une forme « d'auto-stop », c'est-à-dire le transport d'insectes qui ne sont pas associés à des marchandises particulières, mais qui sont transportés par inadvertance avec des machines, des conteneurs maritimes, des véhicules... (Lesieur et al., 2019).

Les insectes forestiers envahissants peuvent avoir un large éventail d'impacts sur les écosystèmes forestiers et urbains, et ces impacts ont des conséquences pour les populations et les communautés, y compris des effets sur plusieurs types de valeurs économiques. Aux USA, les pullulations du lépidoptère défoliateur *Lymantria dispar*, introduit d'Europe au cours du XIX^{ème} siècle, conduisent à des pertes de croissance et des mortalités sévères dans les populations de chênes, avec des conséquences à l'échelle écosystémique. Cela favorise en effet l'émergence de nouveaux processus de compétition interspécifique en faveur d'espèces d'arbres non-hôtes, qui modifient la composition en essences des forêts et influent probablement sur les schémas de successions végétales et de réseaux trophiques à long terme (Morin et Liebhold, 2016). Les insectes phytophages envahissants qui causent la défoliation ou la mort des arbres peuvent affecter la pénétration de la lumière, la transpiration, la séquestration et le stockage du carbone, le drainage de l'eau, l'écoulement de l'azote et du carbone dans le sol et dans les cours d'eau et divers autres impacts (Lovett et al., 2006 ; Kenis et al., 2009 ; Boyd et al. 2013). La disparition d'arbres hôtes peut affecter les communautés d'autres organismes qui exploitent ces mêmes hôtes (Gandhi & Herms, 2010). Des mécanismes directs et indirects de compétition interspécifique en faveur d'espèces envahissantes peuvent également conduire au déclin d'espèces natives, comme observé entre *L. dispar* et le papillon défoliateur natif *Papilio canadensis* dans les chênaies américaines (Redman & Scriber, 2000). Les quantifications des impacts économiques des invasions d'insectes forestiers sont difficiles et elles varient considérablement. Les dépenses liées aux campagnes d'éradication semblent plus aisément estimables que celles liées aux pertes de bois pour les propriétaires forestiers et aux pertes de valeur des propriétés (Aukema et al. 2011). D'autant que les impacts sur des valeurs telles que les services écosystémiques sont difficilement pris en compte et pourraient même dépasser les impacts sur le bois et les produits forestiers non ligneux (Brockhoff & Liebhold, 2017). En dehors d'un certain nombre d'espèces aux impacts particulièrement spectaculaires⁵, on semble considérer qu'une grande majorité des insectes phytophages forestiers exotiques n'ont pas d'impact écologique visible (Aukema et al. 2010), mais cela peut refléter, en partie, un manque général d'informations sur les impacts, en particulier en ce qui concerne les impacts sur la dynamique forestière. Celles-ci sont effectivement beaucoup plus complexes à obtenir car elles requièrent d'abord une bonne connaissance de la biologie de l'insecte et de son mode d'interaction avec son hôte, et il est difficile d'évaluer de tels processus dans des organismes à longue durée de vie comme les arbres. Nous verrons plus tard dans ce mémoire comment des approches de modélisation peuvent s'avérer innovantes et prometteuses en ce sens.

Conclusion

Dans l'Anthropocène, l'interdépendance entre l'environnement, les populations d'arbres et les populations d'insectes phytophages forestiers se traduit donc par un certain nombre de contraintes à la prédiction. Celles-ci résultent des différents sens (effets favorables/défavorables) et niveaux d'interactions attendus (effets directs /indirects). Elle résulte aussi d'une dimension multi-trophique dans laquelle d'autres acteurs (prédateurs, compétiteurs, facilitateurs) peuvent moduler

⁵ On peut citer à cet égard le Bombyx disparate *L. dispar*, le Puceron lanigère de la Pruche *Adelges tsugae*, la Pyrale du buis *Cydalima perspectalis*, le scolyte à ambrosia *Xylosandrus compactus*, l'Agriole du frêne *Agrilus planipennis*...

les interactions arbres-insectes, et d'une importante variabilité dans la réponse des hôtes, des insectes phytophages et des communautés associées (**Fig. 4**). Par ailleurs, du point de vue du risque entomologique pour les forêts, le changement global et les modes de gestion des forêts peuvent tous deux jouer un rôle prépondérant. Le changement global le fera principalement par son effet sur l'occurrence des aléas (e.g. propagation d'espèces envahissantes, fréquence plus élevée des tempêtes) et sur la vulnérabilité des forêts (e.g. stress hydrique réduisant la résistance aux insectes). La gestion forestière influencera préférentiellement la vulnérabilité des forêts (e.g. éclaircie améliorant la vigueur et donc la résistance des arbres aux parasites) et les impacts des dégâts d'insectes (par exemple, réduction du volume sur pied des forêts par rotation courte). Dans mes recherches, j'ai l'ambition de résoudre certaines de ces interdépendances et de les intégrer dans une approche prédictive de l'écologie des insectes phytophages, en partie pour une meilleure gestion du risque entomologique dans les écosystèmes forestiers.

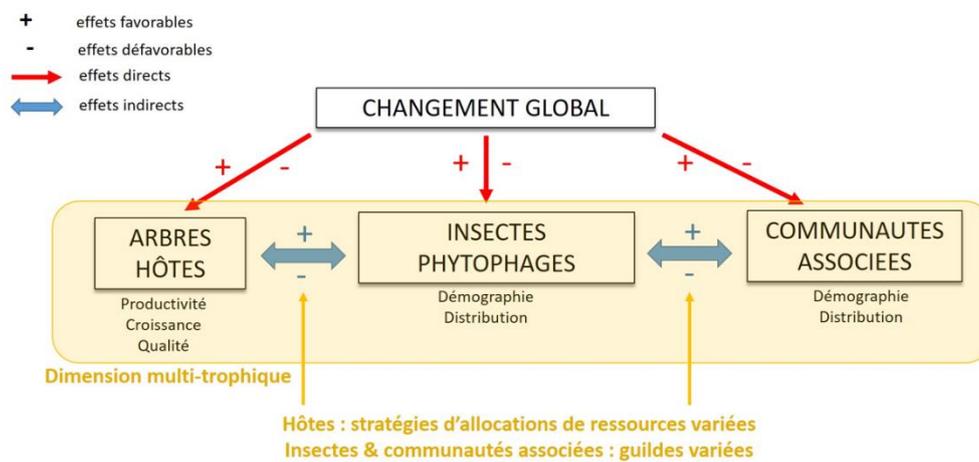


Figure 4. Contraintes principales à la prédiction des conséquences du changement global sur les interactions arbres-insectes dans les écosystèmes forestiers.

3. Systèmes modèles pour ma recherche

Les écosystèmes forestiers méditerranéens sont au cœur de toutes les attentions dans mon unité de recherche, et mon activité scientifique s'y consacre en majeure partie. Cela concerne notamment trois thèses co-encadrées et trois Master 2 qui seront cités dans la synthèse de mes activités de recherche. Plus récemment (2016-2019), j'ai co-encadré une thèse sur les scolytes des forêts naturelles et plantations d'Equateur. Je mettrai en avant les approches et les concepts communs que l'on peut aborder dans ces deux types d'écosystèmes, qui représentent pourtant des contextes climatiques, structurels et entomologiques bien différents. Ci-après, je détaillerai séparément leurs grandes caractéristiques, mais je ne conserverai pas cette dichotomie dans la synthèse de mes activités de recherche à venir, préférant organiser mon propos autour de questions scientifiques plutôt qu'autour d'objets d'étude.

Les arbres

Les forêts méditerranéennes

Le bassin méditerranéen est un ancien refuge glaciaire majeur qui est considéré aujourd'hui comme un hot-spot de diversité végétale et animale aux niveaux inter- et intraspécifique (Lefèvre et Fady, 2016). On peut y trouver près de 201 espèces de plantes ligneuses, 100 espèces d'arbres (contre 30 espèces dans le reste de l'Europe pour une surface 4 fois supérieure) et un niveau d'endémisme élevé (60 %, Médail et al., 2019). Les insectes forestiers phytophages y montrent également des niveaux de diversité et d'endémisme particulièrement élevés dans de nombreux groupes. Ceux-ci résultent très probablement de la biodiversité et de l'endémisme des arbres, à la diversité des habitats disponibles pour les insectes sur un seul arbre et à la diversification des guildes d'insectes, en particulier pour les spécialistes (Sanways 1998 ; [CO3]Boivin & Auger-Rozenberg, 2016). Les forêts méditerranéennes sont des écosystèmes modèles pour la réponse aux changements globaux, du fait des fréquences et des intensités accrues des perturbations (feux, sécheresses, urbanisation et fragmentation, épidémies de ravageurs) auxquelles elles sont et seront confrontées au cours du XXI^{ème} siècle, en comparaison des autres écosystèmes forestiers européens (Lefèvre & Fady, 2016).

Les communautés d'insectes phytophages méditerranéens montrent qu'elles sont déjà affectées par les changements globaux, très certainement via les processus d'interactions cités dans la section précédente. Cependant, la façon dont ces changements opèrent et leurs conséquences sur les interactions arbres-insectes restent bien moins documentées dans les zones méditerranéennes que dans les zones tempérées ou boréales. Il est par ailleurs difficile, voire risqué, d'extrapoler aux zones méridionales les observations faites dans des zones plus septentrionales. Par exemple, l'augmentation des températures dans les zones tempérées et boréales est attendue pour être plutôt favorable aux insectes en termes de développement et de survie hivernale, alors que le seuil des températures maximales létales peut être atteint plus rapidement en zone méditerranéenne (Lieutier & Paye, 2016). Les effets de l'augmentation du CO₂ sur la croissance des arbres sont le plus souvent toujours positifs dans les régions tempérées et boréales, mais sont déjà largement négatifs pour certaines espèces d'arbres en Méditerranée en raison des limitations en eau (Nageleisen et al. 2010). Ceci est donc susceptible d'affecter différemment certains groupes d'insectes phytophages, en particulier les défoliateurs qui recherchent généralement des feuilles de bonne qualité (Jactel et al., 2012). L'augmentation des températures et de la fréquence des sécheresses devraient rendre les zones méridionales et continentales de l'Europe moins adaptées aux espèces sensibles à la chaleur, ce qui entraînera probablement non seulement des déplacements d'aires de distribution vers le nord, mais des contractions (Netherer & Schopf, 2010). Bon nombre de projections restent donc à établir et comme nous l'avons vu précédemment, les interactions directes et indirectes du climat à la fois sur les insectes et sur les arbres, ainsi que les réorganisations de communautés liées aux invasions biologiques ou aux expansions naturelles d'aires, complexifient les prédictions à long terme pour ces écosystèmes sensibles.

Les forêts et plantations d'Equateur

L'Equateur est l'un des pays comportant les indices de biodiversité les plus élevés dans le monde du fait de sa position géographique et de sa topographie qui favorise l'existence d'écosystèmes riches et contrastés. Ce pays abrite une importante

diversité spécifique en insectes, qui peut même atteindre 100 000 espèces par hectare de forêt tropicale amazonienne (Bass et al. 2010). Les connaissances sur la diversité entomologique dans les autres régions du pays restent malgré tout parcellaires, bien qu'on puisse la supposer également très élevée dans différents biotopes. La biologie et l'écologie des espèces décrites restent par ailleurs inconnues dans la plupart des cas (Wood, 2007 ; Dangles et al., 2009). La surface forestière totale en Equateur est d'environ 13 000 000 hectares (45% de la surface du pays), dont 98,5% sont des forêts naturelles primaires ou secondaires, alors que seulement 1,5% sont des plantations commerciales forestières. Les changements continuels d'usages des sols avec des plantations forestières en monoculture, l'agriculture ou l'élevage du bétail se traduisent par une forte dynamique de déforestation (Asner et al. 2010), on estime que la végétation originelle du littoral équatorien a été défrichée ou gravement fragmentée sur 70% de sa surface (Cuesta et al. 2017).

Une conséquence majeure de ces processus de fragmentation des forêts est la disparition d'habitats clés qui affecte particulièrement les communautés d'insectes, qui peuvent montrer des espèces en déclin (Velázquez 2014), sans compter toutes les espèces encore inconnues pour la science. Les conséquences changements climatiques et aux invasions biologiques sont également déjà observables en Equateur (United Nations Framework on Climate Change, First National Communication, Quito, 2000). Elles tendent à fragiliser les plantations de piliers économiques du pays tels que le cacao, le tek et le balsa, en favorisant l'émergence de certaines espèces de scolytes comme nouveaux ravageurs des forêts et des plantations (Stilwell et al., 2014 ; Tanner, 2014). L'enrichissement des connaissances sur la diversité et sur l'abondance des scolytes des écosystèmes forestiers d'Equateur répond donc à des enjeux importants en termes de conservation de biodiversité, mais également en termes de prévision et de gestion du risque 'scolytes' dans les forêts naturelles et dans les plantations commerciales du pays, voire dans d'autres pays hébergeant les mêmes plantes hôtes.

Les insectes

Mes recherches s'intéressent principalement à deux guildes d'insectes forestiers phytophages dont le mode d'herbivorie conduit à la mort d'individus dans les populations de leurs plantes-hôtes. D'une part, **les insectes séminiphages**, dont les larves se développent exclusivement à l'intérieur des graines de leurs hôtes, représentés dans mon travail par le genre *Megastigmus* (Hymenoptera : Torymidae). Au cours de leur développement, les larves consomment la totalité du contenu de chaque graine infestée, c'est-à-dire l'embryon et les tissus de réserves destinés à l'embryogénèse (**Fig. 5**). D'autre part, **les insectes sous-corticaux**, qui se développent sous l'écorce de leur hôte dans les tissus du xylème ou du phloème, représentés dans mon travail par les scolytes (Coleoptera : Curculionidae). Les galeries qu'ils creusent dans le bois pour accomplir leur cycle biologique rompent les tissus conducteurs végétaux et favorisent le développement d'organismes pathogènes pour les arbres, positionnant les scolytes comme facteurs aggravants des dépérissements forestiers (**Fig. 6**). La mortalité que ces deux guildes induisent chez leur hôte différencie leurs impacts démographiques et évolutifs de ceux d'autres types de phytophagie qui n'entraînent qu'un prélèvement partiel des tissus d'un individu hôte (les insectes défoliateurs par exemple).



Figure 5. *Megastigmus schimitscheki* Novitzky, un hyménoptère spécialiste des graines de cèdres (*Cedrus* spp.), originaire du Moyen-Orient et introduit dans le sud-est de la France au début des années 90. Ici une femelle en train de pondre dans un jeune cône de Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Endl.) dans le Petit Luberon (Vaucluse, France), et une radiographie à rayons X montrant des larves ayant consommé la totalité du contenu de deux graines. Photos : T. Boivin et A. Chalon.



Figure 6. Dépérissement (arbres rouges) et mortalité (arbres gris) du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) au Mont Ventoux (Vaucluse, France), suite à une combinaison de stress hydrique et d'attaques de scolytes. Photo : H. Davi.

La **Figure 7** présente le cadre de travail que j'ai formalisé pour l'étude des interactions entre des espèces de ces deux guildes et des populations d'arbres, sous l'influence possible de composantes du changement global. Il est question en particulier de l'influence de diverses caractéristiques de l'hôte végétal sur un certain nombre de stratégies développées par les insectes pour les exploiter, et de l'influence de ces stratégies sur des composantes de la fitness de l'hôte.

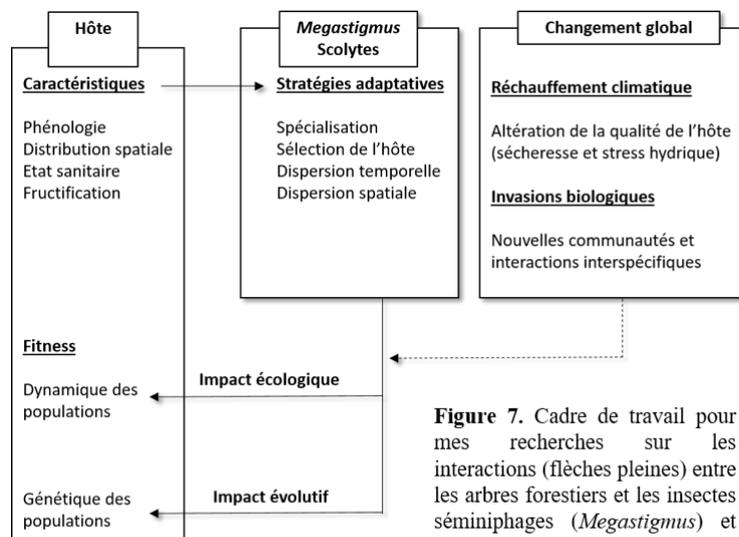


Figure 7. Cadre de travail pour mes recherches sur les interactions (flèches pleines) entre les arbres forestiers et les insectes séminiphages (*Megastigmus*) et cambiohages (scolytes) dans un contexte de changement global (flèche pointillée).

Je montrerai dans ce mémoire que le genre *Megastigmus* et les scolytes sont deux groupes à fort pouvoir d'interférence avec la dynamique des peuplements forestiers, et qu'ils représentent de bons candidats à l'étude des implications des invasions biologiques et des changements climatiques dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers.

SYNTHESE DES TRAVAUX DE RECHERCHE

J'ai organisé la synthèse de mes travaux en trois sections principales – 1. *Ecologie des interactions arbres-insectes forestiers* ; 2. *Biologie de l'invasion des insectes forestiers* ; 3. *Ecologie prédictive des interactions biotiques dans les écosystèmes forestiers* – qui reflètent les trois grands axes thématiques que j'emprunte dans mes recherches à travers divers systèmes modèles. Dans mon travail, je considère que ces trois axes sont totalement perméables, si bien que les connaissances acquises à des échelles individuelles et populationnelles sur les interactions arbres-insectes peuvent tout à fait éclairer des processus impliqués dans les invasions biologiques et contribuer à la formalisation d'approches théoriques en écologie prédictive des interactions biotiques. En retour, des développements théoriques peuvent tout à fait stimuler de nouvelles réflexions sur des processus écologiques à explorer empiriquement dans des populations d'insectes indigènes ou envahissants.

Ces trois sections principales sont elles-mêmes déclinées en sous-sections adressant des questions plus spécifiques dans ces trois grands thèmes. Elles font référence à des articles publiés et soumis, pour lesquels je propose d'abord un aperçu très synthétique de l'encadrement, des projets et collaborations, du contexte et des résultats principaux.

1. ECOLOGIE DES INTERACTIONS ARBRES-INSECTES FORESTIERS

Cette section décrit mes activités de recherche sur la spécialisation écologique des insectes forestiers phytophages, à leurs stratégies d'exploitation des arbres et à l'implication de certaines de ces espèces dans les processus de dépérissement et de mortalité des arbres. Elles ont été réalisées notamment dans le cadre des thèses de C. Gidoïn (2011-2014), M. Durand-Gillmann (2010-2014), M. Martinez (2016-2019) et V. Doublet (2017-2020) que j'ai co-encadrées.

1.1. Evolution des stratégies de reproduction en lien avec la spécialisation pour la plante-hôte

En bref...

[P18] **Boivin, T.**, Henri, H., Vavre, F., **Gidoïn, C.**, et al. (2014). Epidemiology of asexuality induced by the endosymbiotic *Wolbachia* across phytophagous wasp species: host plant specialization matters. *Molecular Ecology*, 23(9), 2362-2375.

Doctorante associée à ce travail pendant sa thèse.

Projet ANR Blanc France-Canada MACBI (2011-2014)

Collaboration : F. Vavre et H. Henri (Univ. Lyon1)

La parthénogénèse thélytoque est une forme de perte spontanée de sexualité entraînant une forte distorsion du sex-ratio en faveur des femelles. Elle peut être d'origine bactérienne avec l'implication d'endosymbiontes du genre *Wolbachia*. En utilisant ici le genre *Megastigmus* (Hymenoptera: Torymidae), nous avons cherché à savoir si la spécialisation écologique est un mécanisme probable de propagation de cette stratégie de reproduction au sein des communautés d'insectes. A l'aide d'une analyse bibliographique, des tests antibiotiques et de reconstructions phylogénétiques en multilocus (MLST), nous avons montré chez *Megastigmus* que la thélytoque s'est propagée à partir d'une arrhétozoïque ancestrale par des transferts horizontaux et la fixation de *Wolbachia*, favorisés par la spécialisation de ces insectes sur leurs plantes-hôtes. Ces résultats renforcent l'hypothèse selon laquelle la structure de la communauté d'insectes est un facteur important de l'épidémiologie des endosymbiontes et que les partages de niches écologiques étroites peuvent faciliter leur transmission horizontale.

CONTEXTE

Les stratégies de reproduction jouent un rôle prépondérant dans la dynamique des populations animales. Leur connaissance est donc un enjeu majeur dans le contexte des populations d'insectes forestiers mises sous contraintes anthropiques. La reproduction sexuée est de loin le mode de reproduction le plus prédominant chez les eucaryotes, de sorte que seule une espèce animale sur mille présente une forme de reproduction asexuée (Suomalainen et al. 1987). Parmi les divers mécanismes

impliqués dans la reproduction asexuée, la parthénogenèse est définie *sensus stricto* comme le développement d'un œuf sans fécondation. L'origine de la parthénogenèse est polyphylétique chez les invertébrés comme chez les vertébrés, suggérant que les systèmes qui maintiennent la sexualité sont labiles et stimulant l'exploration des voies évolutives menant à la parthénogenèse (Simon et al., 2003).

La perte spontanée de la sexualité peut se produire par des mutations ou une hybridation intra et interspécifique (Simon et al. 2003), mais elle peut aussi résulter d'une infection par des endosymbiontes bactériens, qui sont principalement transmis verticalement par le cytoplasme des mères et qui détournent à leur avantage le sexe-ratio en faveur des femelles (Engelstädter & Hurst 2009). Bien que la transmission verticale par le cytoplasme de l'ovule soit le mode de transmission prédominant des endosymbiontes inducteurs de parthénogénèse, de nombreux cas d'incongruïtés phylogénétiques entre un hôte et ses endosymbiontes indiquent certainement des cas de transmission horizontale (Baldo et al. 2006). La transmission horizontale efficace des endosymbiontes dépend : (i) de proximités écologiques entre espèces donneuses et receveuses (Vavre et al. 1999) et (ii) de la similarité phylogénétique entre celles-ci, les mécanismes de défense interne contre les infections étant probablement plus similaires entre hôtes génétiquement proches (Stahlhut et al. 2010). Etudier comment la phylogénie et l'écologie des insectes influent sur les profils de similarité entre souches d'endosymbiontes inducteurs de parthénogénèse est une opportunité pertinente de comprendre comment ces deux forces influent sur l'évolution des stratégies de reproduction des insectes.

C'est ce que F. Vavre et H. Henri (Université Lyon 1) et avons entrepris avec le modèle *Megastigmus*, qui présente selon les espèces deux modes de reproduction parthénogénétique : 1) l'arrhénotoquie, forme dominante et ancestrale présentant une phase sexuée, et 2) la thélytoquie chez une minorité d'espèces à reproduction totalement asexuée (Grissell, 1999). Étant hautement spécialisées dans l'exploitation endophyte des graines, plusieurs espèces de *Megastigmus* exploitant le même hôte occupent strictement la même niche écologique, ce qui est alors propice aux interactions interspécifiques directes et potentiellement à la transmission horizontale d'endosymbiontes. Il y avait donc dans ce modèle une belle opportunité d'explorer les implications d'une forte spécialisation dans l'expansion de la reproduction asexuée chez des insectes.

RESULTATS & CONCLUSIONS

Nous avons d'abord étudié à travers la littérature comment la thélytoquie⁶ se distribuait au sein du genre *Megastigmus*. Nous l'avons trouvée chez seulement 15% des espèces décrites, à raison de 4 chez les espèces associées aux Pinaceae (Gymnospermes), 5 chez les espèces sur Rosaceae et 1 espèce sur Anacardiaceae (Angiospermes). En comparant des espèces arrhénotoques et thélytoques, nous avons ensuite confirmé l'association entre la présence de la bactérie *Wolbachia* et la thélytoquie à des niveaux inter- et intraspécifique. D'abord, nous avons détecté la

⁶ Forme de parthénogénèse qui aboutit à une descendance uniquement composée de femelles dans un système de reproduction asexué, contrairement à l'arrhénotoquie qui produit des mâles.

présence du gène spécifique *wsp* (Wolbachia Surface Protein) uniquement chez les *Megastigmus* thélytoques, et exclut la présence d'autres bactéries manipulatrices de la reproduction (*Cardinium*, *Rickettsia*, *Arsenophonus*). Ensuite, une cure d'antibiotiques a permis l'élimination de *Wolbachia* et le rétablissement de l'arrhénotoquie chez des femelles thélytoques. Enfin, le séquençage de gènes *Wolbachia* et *Megastigmus* nous a permis de comparer la similarité phylogénétique des lignées de bactéries avec la phylogénie de leurs hôtes et d'observer ainsi un regroupement des bactéries par clades monophylétiques similaire à celui observé chez *Megastigmus* (**Fig. 10**). Les analyses prouvent aussi une stricte association des bactéries au niveau de la famille d'arbres hôtes de *Megastigmus*, mais pas au niveau l'hôte *Megastigmus* pour la bactérie (**Fig. 11**). Cela exclut donc une coévolution entre *Wolbachia* et *Megastigmus* et suggère plutôt une transmission horizontale des bactéries entre espèces s'attaquant à la même famille d'hôtes végétaux. L'apparition sporadique de la thélytoquie chez les *Megastigmus*, associée à la présence d'espèces non infectées au sein d'un même clade exclut l'hypothèse d'une acquisition ancestrale de *Wolbachia*.

En conclusion, nous avons donc pu démontrer que la thélytoquie a évolué sporadiquement de l'arrhénotoquie ancestrale et s'est propagée dans le genre *Megastigmus* à travers la transmission horizontale et la fixation de *Wolbachia*. Cela illustre de façon claire comment la spécialisation écologique d'un genre d'insectes a été une force d'expansion de la reproduction asexuée, mais également une contrainte. En effet, la spécialisation écologique et le partage de niche des hôtes insectes ouvre un premier filtre, le filtre de la rencontre entre des espèces qui vont développer des interactions de proximité et faciliter la transmission horizontale de *Wolbachia*. Et quand la spécialisation écologique fait que ces espèces d'hôtes sont proches phylogénétiquement, cela ouvre un deuxième filtre, le filtre de compatibilité (peut-être entre systèmes immunologiques) qui favorise la fixation de la bactérie. En revanche, la spécialisation écologique de *Megastigmus* vers des gammes d'arbres hôtes limitées a probablement été un frein à l'invasion des lignées de *Wolbachia* à travers l'ensemble du genre *Megastigmus*. Les divergences de stratégies d'exploitation des angiospermes et des gymnospermes par *Megastigmus* sont probablement des éléments clés de leur radiation stricte par hôtes que nous avons décrit ici dans leur histoire évolutive, et qui a pu constituer un frein à l'expansion de *Wolbachia*. Ces travaux renforcent davantage l'hypothèse selon laquelle la structure des communautés d'insectes est l'un des principaux déterminants de l'épidémiologie des endosymbiontes (Ferri & Vavre, 2011) et que des interactions entre des espèces d'hôtes phylogénétiquement proches peuvent faciliter leur transmission horizontale (Merville et al., 2013).

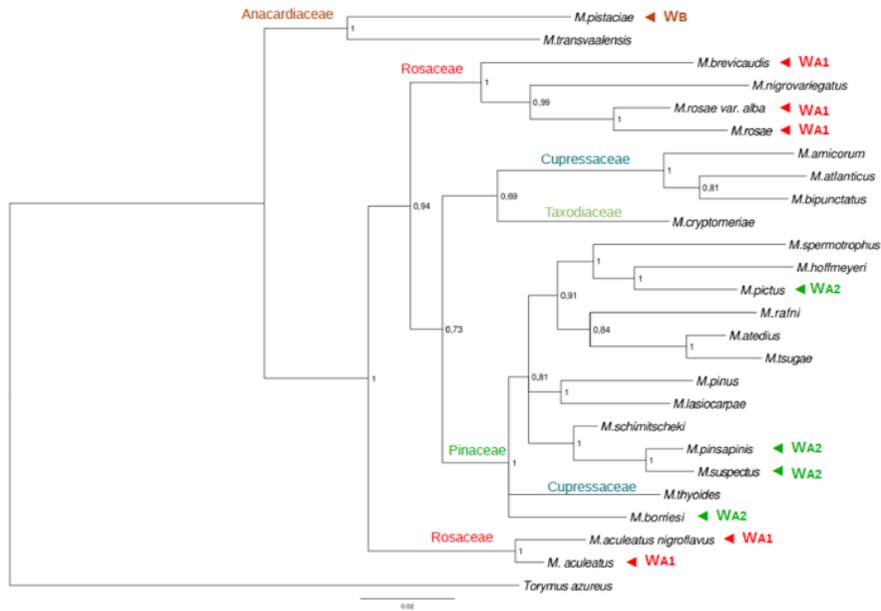


Figure 10. Emplacement phylogénétique des lignées de *Wolbachia* infectant les *Megastigmus* parmi d'autres *Wolbachia* des supergroupes A et B. En rouge, espèces inféodées aux Rosaceae ; en vert, aux Pinaceae ; en orange, aux Anacardiaceae. Les bactéries présentes dans les espèces d'insectes inféodées à des conifères forment un clade monophylétique à l'instar de celles des insectes sur rosacées. Les deux clades sont eux-mêmes assez proches l'un de l'autre, tandis qu'ils diffèrent fortement du clade regroupant les bactéries présentes chez *M. pistaciae*, l'espèce inféodée à un anacardiaceae et phylogénétiquement plus éloignée des 2 autres groupes d'espèces de *Megastigmus*.

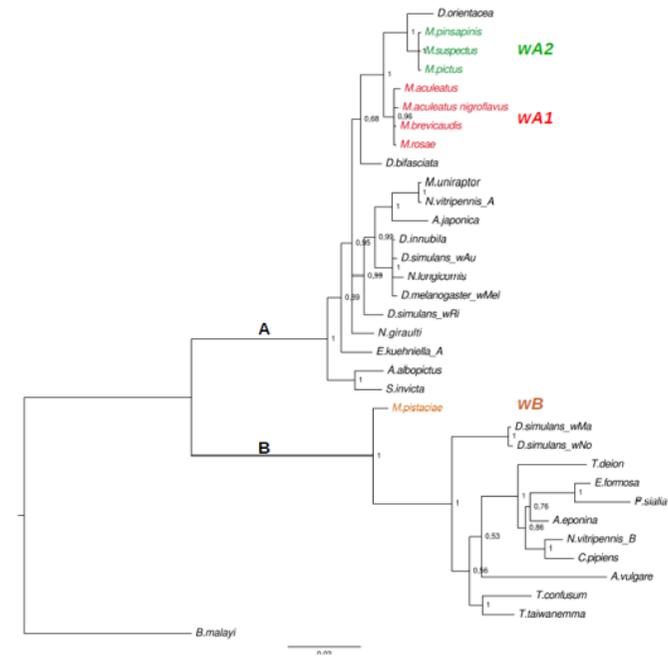


Figure 11. Arbre phylogénétique reconstruit à partir des séquences mitochondriales de 25 espèces de *Megastigmus* séminiphages. Les familles d'hôtes sont indiquées en couleur le long des branches. Les espèces infectées par *Wolbachia* sont indiquées par les têtes de flèche suivies par le nom de la lignée de *Wolbachia*. La lignée wA1, caractéristique des espèces de *Megastigmus* sur rosacées, se sépare en deux clades, prouvant qu'on a une stricte association des bactéries avec l'arbre hôte mais pas avec le *Megastigmus* hôte, ce qui suggère plutôt une transmission horizontale des bactéries sur les espèces s'attaquant à la même famille d'hôtes végétaux.

1.2. Stratégies d'exploitation des ressources

Je me suis intéressé en particulier au mode d'exploitation des graines par des Hyménoptères spécialistes à l'échelle individuelle (à l'intérieur de la graine) et à l'échelle populationnelle (au sein d'une population de plantes-hôtes).

1.2.1. ONTOGENIE REPRODUCTIVE DE L'HOTE ET STRATEGIE DE PARASITISME CHEZ MEGASTIGMUS

En bref...

[P23] **Boivin, T., Gidoïn, C.**, von Aderkas, P., Safrana, J., et al. (2015) Host-Parasite Interactions from the Inside: Plant Reproductive Ontogeny Drives Specialization in Parasitic Insects. PLoS ONE 10(10): e0139634.

Étudiante associée à ce travail pendant sa thèse.

Projet ANR Blanc France-Canada MACBI (2011-2014)

Collaboration : P. von Aderkas (Univ. Victoria, CA), M. El-Maâtaoui (Uni. Avignon)

Chez les arbres de la famille des Pinaceae, les synthèses de réserves alimentant de le développement des graines sont initiés avant la fécondation des ovules par le pollen, tandis que celles-ci sont initiées plus tardivement dans l'ontogénèse de la graine, au cours de l'embryogénèse, chez les Cupressaceae. Ces réserves sont prioritairement ciblées par des insectes spécialistes pour le développement de leurs larves. Dans une approche cytohistologique comparative Pinaceae/Cupressaceae, nous avons testé si différentes espèces d'insectes synchronisent leur stratégie de ponte avec des stades spécifiques du développement des graines, et si les stades qu'ils ciblent dépendent de différences majeures dans les programmes ontogéniques de leur hôte. Pour la première fois, nous montrons des périodes et cibles de ponte divergentes entre insectes spécialisés sur les Pinaceae et les Cupressaceae, mais qu'ils partagent une stratégie commune qui consiste à entrer d'abord en concurrence avec les structures végétales en développement pour les nutriments mis à disposition par la plante, puis à consommer ces structures pour terminer leur développement larvaire. Ces résultats confirment que l'ontogénie du développement des graines est un axe de spécialisation dans ce groupe d'insectes, et un déterminant fort de leur divergence écologique et taxonomique.

CONTEXTE

Les interactions plantes-insectes sont des moteurs reconnus des processus évolutifs conduisant à la diversification des insectes phytophages. De nombreuses composantes de la granivorie ont été étudiées chez les vertébrés et les invertébrés en raison de l'influence de ce mode d'alimentation sur la démographie, la distribution et l'évolution des plantes (Hulme & Benkman, 2002). Mais les mécanismes fins expliquant le rôle de la biologie de la reproduction de plante, et plus spécialement l'ontogénèse des graines, sur la spécialisation des granivores restent généralement inconnus, y compris chez les insectes. Pendant le développement des

graines, la plupart des plantes investissent des ressources considérables pour fournir à leurs embryons des composés dans lesquels elles peuvent puiser pendant l'embryogenèse et la germination (Linkies et al., 2010). Les insectes séminiphages du genre *Megastigmus* se sont spécialisés sur ce type de ressources. Ils sont des modèles très intéressants dans ce cadre car des espèces relativement proches phylogénétiquement se sont spécialisées sur des arbres⁷ dont les processus ontogéniques d'allocation des ressources destinées à la genèse des graines, et qui sont donc ciblées par les insectes, peuvent diverger fortement selon les familles (Rouault et al. 2004).

Chez les Pinaceae (sapins, épicéas, cèdres...), les produits de stockage des graines sont initiés avant la fécondation de l'ovule par le pollen, pendant la mégagamétogenèse⁸, ce qui constituerait une ressource directement exploitable par certains *Megastigmus* (von Aderkas et al., 2005). Chez les Cupressaceae (cyprès, genévriers), la mise en place des produits de stockage n'intervient qu'après la fécondation de l'ovule, ce qui devrait en théorie contraindre les *Megastigmus* des Cupressaceae à pondre après la fécondation. Quelque que soit leur hôte, toutes les espèces de *Megastigmus* ont un cycle de vie similaire, univoltin. A leur émergence au printemps de graines tombées au sol, les femelles disposent d'une fenêtre temporelle étroite pour pondre dans les structures reproductrices de leur hôte, dont les changements de structure et de taille au cours de la croissance deviennent rapidement une contrainte d'accès physique aux ovules en développement. La contrainte de coïncidence phénologique entre la période d'oviposition de l'insecte et le stade ontogénique de l'hôte est donc très forte pour le succès reproducteur de l'insecte.

Dans une approche comparative de la stratégie d'oviposition de deux espèces de *Megastigmus* (*M. schimitscheki* et *M. pinsapinis*) spécialisées sur le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*, Pinaceae) et d'une espèce (*M. wachli*) spécialisée sur le cyprès vert (*Cupressus sempervirens*, Cupressaceae), nous avons testé les hypothèses selon lesquelles ces espèces de *Megastigmus* synchronisent leur phénologie de ponte avec des stades spécifiques du développement des graines, et que le stade qu'elles ciblent dépend de différences majeures dans les programmes de développement des graines de leurs hôtes respectifs. Dans cet objectif, nous avons combiné une analyse de la phénologie de ponte des *Megastigmus* à une approche d'histologie végétale sur l'ontogénèse des graines de cèdre et de cyprès. Ce travail a été réalisé en collaboration avec Pr. M. El-Maâtaoui de l'Université d'Avignon et Pr. P. von Aderkas de l'Université de Victoria (Canada), tous deux spécialistes des stratégies de reproduction des plantes.

⁷ Les cas où une même espèce de *Megastigmus* se développe sur plus d'un genre d'hôte sont très rares.

⁸ Stade de mise en place des tissus destinés à nourrir le futur embryon en cas de fécondation de l'ovule par le pollen.

RESULTATS & CONCLUSIONS

Nous avons pu montrer chez le cèdre (Pinaceae) que le stockage des réserves pour la graine est toujours initié avant la fécondation de l'ovule par le pollen et que la stratégie des deux espèces de *Megastigmus* associées est de cibler des structures de développement très précoces (avant même la mégagamétogénèse) pour en bénéficier (**Fig. 8**). Chez le cyprès (Cupressaceae), nous avons montré que le stockage de réserves est toujours déclenché après la fécondation, et que *M. wachtli* cible des structures cellulaires plus tardives dans l'ontogénie de la graine, c'est-à-dire au cours de l'embryogénèse (**Fig. 9**).

Une première conclusion importante de cette étude est que la phénologie d'oviposition chez ces insectes séminiphages semble être étroitement liée avec le début de la formation des nutriments exploitables dans les tissus végétaux ciblés. Cela traduit certainement une adaptation pour synchroniser un cycle de vie où la ponte et le développement larvaire se produisent dans des graines immatures, à la disponibilité éphémère et sur une gamme d'hôtes restreinte, à l'image de niveaux de spécialisation élevés (Hulme & Benkman, 2002). Ces travaux fournissent une appréciation inédite, cyto-histologique, de la façon dont des interactions séminiphages-hôtes peuvent être mises en place. Ils soutiennent en particulier l'hypothèse que le programme cellulaire de développement des graines peut être un axe majeur de spécialisation des insectes granivores, dont la prise en compte dans les modèles de différenciation écologique et taxonomique des invertébrés phytophages serait tout à fait stimulante.

Une seconde conclusion importante que l'on peut tirer de ces travaux est que les stratégies d'oviposition pré-fécondation (sur Pinaceae) et post-fécondation (sur cyprès) n'ont probablement pas les mêmes implications en termes de fitness pour les insectes. Dans le premier cas, le succès reproducteur des insectes n'est pas dépendant du succès de pollinisation et de fécondation de l'ovule de l'hôte, alors que dans le second cas il dépend de la fécondité de l'hôte et de la capacité des femelles à différencier les ovules fécondés de ceux qui ne le sont pas. Des travaux précurseurs réalisés sur *M. spermotrophus*, spécialisé sur le Douglas (*Pseudotsuga menziesii*, Pinaceae), ont montré une stratégie de ponte au cours de la mégagamétogénèse et une manipulation du développement de l'ovule pour empêcher son avortement en cas de non-fécondation par le pollen, et donc la suppression de la mise en place des réserves qui seraient destinées à l'embryon et que l'insecte cible également au cours de l'ontogénèse (Von Aderkas et al., 2005). Cela suggère un lien possible entre l'acquisition de ce type de mécanisme et le succès de la radiation des espèces à oviposition pré-fécondation d'un clade ancestral à oviposition post-fécondation au cours de l'histoire évolutive de ce groupe ([P18]Boivin et al., 2014). Les espèces spécialisées sur les Pinaceae représentent en effet un tiers de la diversité totale du genre *Megastigmus* (Grissel et al., 1999).

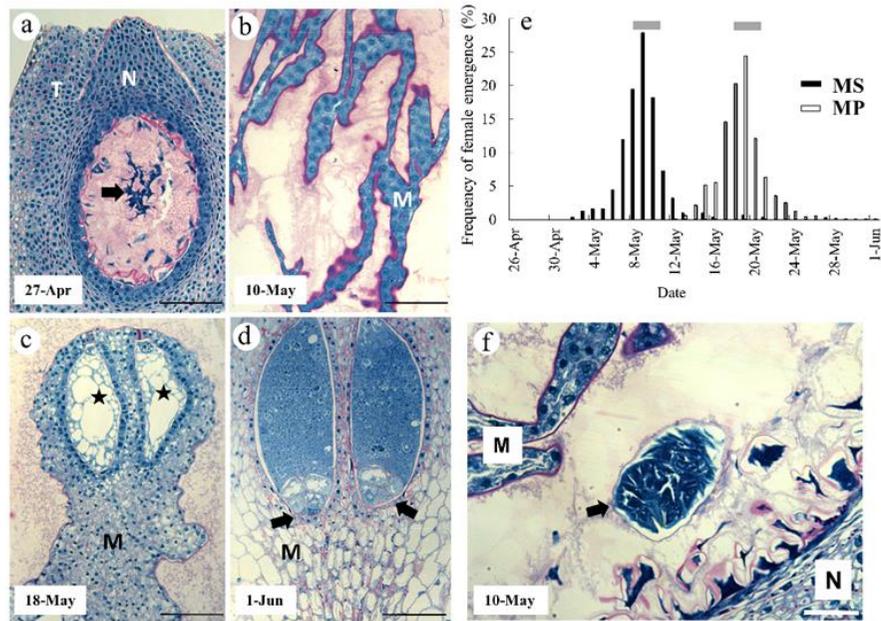


Figure 8. Superposition de l'ontogénie des structures reproductives femelles du cèdre de l'Atlas avec la phénologie d'oviposition des insectes séminiphages *M. schimitscheki* (MS) and *M. pinsapinis* (MP). a) Section longitudinale d'un ovule collecté en le 27 avril 2011 (T : tégument ; N : nucelle ; flèche : mégagamétophyte). b) Mégagamétophyte (M) au stade précoce de cellularisation collecté le 10 mai 2011. c) Section d'un ovule collecté le 18 mai 2011 montrant le mégagamétophyte cellularisé avec des archégonies initiales (étoiles). d) Section d'un ovule collecté le 1^{er} juin 2011 montrant les archégonies fécondées au stade précoce d'embryogénèse (flèches). e) Fréquences d'oviposition de MS et MP; l'oviposition débute dès l'émergence (barres grises : périodes d'oviposition maximale). f) Section d'un ovule de cèdre parasité collecté le 10 mai 2011 (flèche : larve).

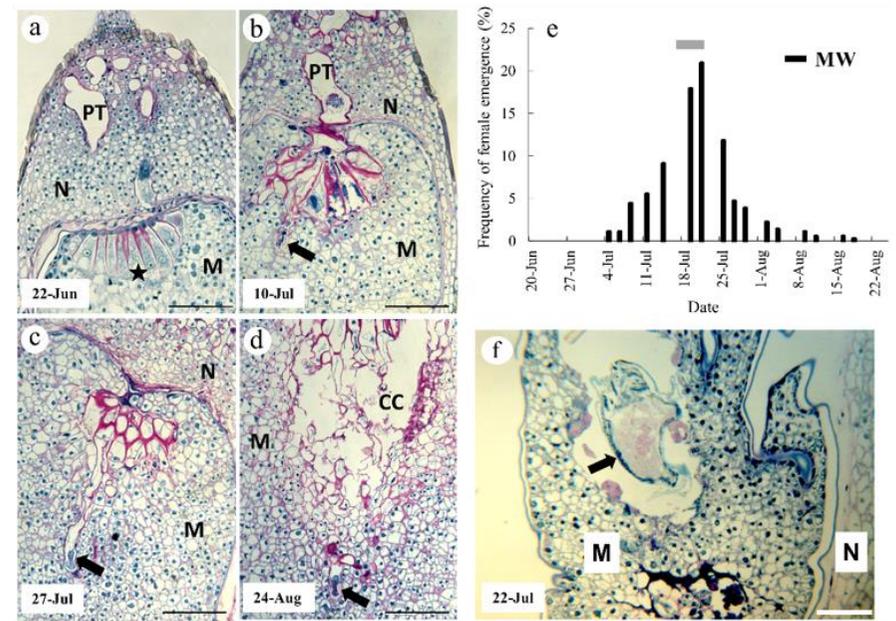


Figure 9. Superposition de l'ontogénie des structures reproductives femelles du cyprès vert avec la phénologie d'oviposition de l'insecte séminiphage *Megastigmus wachtli* (MW). (a) Section longitudinale d'un ovule collecté le 22 juin 2011 montrant le mégagamétophyte à un stade proche de la fécondation du complexe archégonial (étoile) et le tube pollinique (PT). (b) Mégagamétophyte au stade post-fécondation dans un ovule collecté le 10 juin 2011, avec le proembryon (flèche) émergeant des archégonies fécondées. (c) et (d) Sections d'ovules collectés les 27 juillet et 24 août 2011 montrant les proembryons (flèches). e) Fréquences d'oviposition de MW MW; l'oviposition débute dès l'émergence. (barre grise : périodes d'oviposition maximale). f) Section d'un ovule de cyprès parasité collecté le 22 juillet 2011 (flèche : larve).

1.2.2. REPONSE A LA DISTRIBUTION SPATIO-TEMPORELLE DES RESSOURCES

En bref...

[P31] **Doublet, V., Gidoïn, C., Lefèvre, F., Boivin, T.** (2019). Spatial and temporal patterns of a pulsed resource dynamically drive the distribution of specialist herbivores. *Scientific Reports*, 9(1), 1-12.

Thèses de V. Doublet et C. Gidoïn.

Projet EU BiodivERSA (2017-2020)

Collaboration : F. Lefèvre (INRAE URFM)

Les variations spatiales de densités en ressources végétales ont un rôle prépondérant dans la distribution des herbivores, mais les composantes temporelles de ces interactions restent mal documentées dans ces systèmes. Nous avons étudié l'effet d'une ressource pulsée (graines) et hétérogène dans l'espace sur la dynamique spatio-temporelle d'insectes forestiers phytophages spécialistes pendant 10 années consécutives en milieu naturel. Nous avons constaté que les taux d'infestation des graines par les insectes augmentait avec la diminution des densités d'arbres les années de faible production des graines, ce qui indique que la distribution spatiale des insectes suit un patron de dilution de la ressource (RDH). Lors des années de forte production des graines, ce patron RDH n'était pas persistant car les taux d'infestation ne dépendaient plus de la densité en arbres. Ces résultats fournissent l'une des rares illustrations du caractère possiblement transitoire de la distribution spatiale des insectes phytophages dès lors qu'une composante temporelle est prise en compte dans le système d'interactions.

CONTEXTE

La répartition des organismes dans leur environnement est déterminée par la disponibilité spatiale de ressources souvent limitées, leur capacité de recherche de nourriture et diverses formes d'interactions avec d'autres espèces. L'étude des interactions plantes-insectes offre un cadre pertinent pour l'analyse des patrons de distribution organismes/ressources car la distribution spatiale des insectes est globalement plus intimement liée à celle de leurs hôtes que d'autres groupes d'animaux (Andersson et al., 2013). L'article pionnier de Root (1973) a montré que les insectes phytophages spécialistes avaient tendance à exploiter des plantes hôtes poussant en peuplements denses, voire monospécifiques, proposant ainsi l'hypothèse de distribution des herbivores sur des ressources concentrées (*Resource Concentration Hypothesis*, RCH). Cette hypothèse fût vérifiée dans un certain nombre d'études empiriques (Andow, 1991), mais on a observé également des insectes phytophages exploitant préférentiellement des plantes isolées ou en faible densité, et l'hypothèse alternative de distribution sur ressources diluées (*Resource Dilution Hypothesis*, RDH) a été proposée (Otway et al., 2006). Néanmoins, une limite importante à la prédiction de la distribution des insectes réside dans l'absence fréquente de prise en compte des composantes temporelles qui sous-tendent les patrons de distributions RCH et RDH (Myers & Safraz, 2017). En effet, les interactions plantes-insectes phytophages peuvent probablement varier dans le temps

si, par exemple, la densité des ressources montre d'importantes variations temporelles (Strauss & Zangerl, 2002). Prendre en compte la dynamique spatiale et temporelle de la disponibilité des ressources est pourtant d'une importance cruciale pour évaluer si les distributions spatiales de phytophages observées sont transitoires ou persistantes dans le temps.

Nous nous sommes intéressés à cette problématique avec le système modèle *Megastigmus* spp.-Cèdre de l'Atlas dans une forêt naturelle du Petit Luberon dans le sud-est de la France. C'est un système d'interaction simple et approprié dans cet objectif précis pour les raisons suivantes. Premièrement, les deux espèces de *Megastigmus* concernées, *M. schimitscheki* et *M. pinsapinis*, sont spécialisées sur le cèdre, elles n'ont pas d'hôtes alternatifs et la dynamique spatio-temporelle de leurs populations est donc strictement dépendante de la distribution spatiale des cèdres et de la quantité de graines qu'ils produisent chaque année. Ces deux espèces sont proches phylogénétiquement et attaquent de façon similaire les jeunes cônes de cèdres dans une fenêtre temporelle relativement étroite (de fin avril à mi-juin). Aucun autre insecte n'exploite la niche écologique de *M. schimitscheki* et *M. pinsapinis*. Le cèdre est distribué dans ce massif forestier selon des densités d'arbres très variables, incluant des individus isolés ou en faible densité et d'autres en forte densité. Le cèdre est par ailleurs un arbre qui fait du « masting », c'est-à-dire qu'il existe en alternance des années de production massive de graines (années de 'mast') et d'autres années où cette production est très faible voire nulle (années de 'non mast' ; Silvertown, 1980 ; Kelly, 1994 ; Krouchi et al., 2004). Ces variations interannuelles sont synchronisées entre individus à l'échelle de la population. Ce système présente donc un cadre idéal pour tester si des variations dans l'espace (densité d'arbres) et dans le temps (masting) de la densité de ressources (les graines de cèdre) sont susceptibles d'affecter les patrons de distribution spatiale d'insectes phytophages spécialistes (*Megastigmus*). Pour cela, nous avons suivi la fructification et le taux d'attaque des graines individuels de 27 arbres, isolés ou en densités de congénères faible à forte, pendant 10 années consécutives. Trois ensembles d'hypothèses et de prédictions ont été formalisés pour expliquer les variations spatio-temporelles des taux d'attaque des graines au cours des 10 années (**Tableau 1**).

Tableau 1. Hypothèses et prédictions pour la distribution spatiale de *Megastigmus* spp. en réponse aux variations spatiotemporelles de la densité des ressources en graines au sein d'une population de Cèdre de l'Atlas. *Les taux d'infestation des graines reflètent la distribution de Megastigmus spp. par rapport à la ressource en graines. La densité des cèdres correspond à un degré d'isolement des arbres attaqués qui inclut à la fois la densité des cèdres du voisinage proche dans le rayon de vol actif des insectes.*

Hypothèses	Prédictions
<p>Hypothèse 1 La distribution de <i>Megastigmus</i> dépend globalement des variations spatiales de la densité des cèdres</p>	<p>Les variations du taux d'infestation s'expliquent par la densité des cèdres :</p> <ul style="list-style-type: none"> - augmentation du taux de prédation avec la densité des cèdres (distribution RCH) - augmentation du taux de prédation avec la réduction de la densité des cèdres (distribution RDH)
<p>Hypothèse 2 La distribution de <i>Megastigmus</i> dépend globalement des variations temporelles de la ressource en graines</p>	<p>Les variations du taux d'infestation s'expliquent par la production de graines</p>
<p>Hypothèse 3 La distribution de <i>Megastigmus</i> dépend des variations spatiales et temporelles de la ressource en graines</p>	<p>L'effet de la densité des cèdres sur les variations du taux d'infestation dépend de la production de graines</p>

RESULTATS & CONCLUSIONS

La production de graines estimée dans notre population de cèdres du Luberon a montré des coefficients élevés de variation et de synchronie, qui étaient compatibles avec ceux mesurés dans d'autres populations de cèdres (Krouchi et al., 2004) et d'autres espèces d'arbres présentant de fortes caractéristiques de masting (e.g. Kelly et al., 2001). Elle représentait pour les insectes une production de ressources dont la densité variait considérablement à l'échelle spatiale (entre les arbres) et temporelle (sur chaque arbre). Les taux d'infestation des graines par *Megastigmus* spp. ont atteint des niveaux plus élevés pendant les années de non-mast que pendant les années de mast. Ces variations de production et de taux d'attaque des graines sont montrées dans la **Figure 12**. Nous avons développé une modélisation statistique de ces données qui place les variations spatio-temporelles de la densité des graines comme facteur déterminant des variations du taux d'infestation des graines. Ceci repose sur la dépendance de la démographie de *Megastigmus* spp. à la disponibilité des graines produites par son hôte obligatoire.

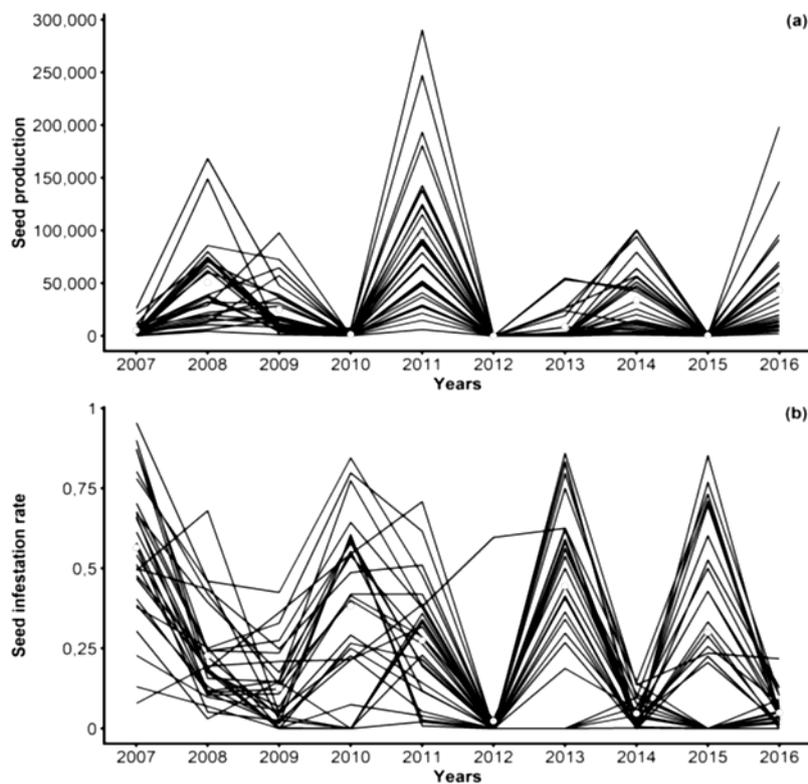


Figure 12. Variation interannuelle de la production individuelle de graines (a) et de leur taux d'infestation par les hyménoptères spécialistes du genre *Megastigmus* (b) chez 27 cèdres du Luberon, France, entre 2007 et 2016. Les lignes représentent les valeurs individuelles des arbres, les cercles représentent les valeurs moyennes.

Premièrement, le modèle linéaire mixte généralisé (GLMM) que nous avons sélectionné a montré le pouvoir explicatif du masting sur le taux d'infestation des graines par *Megastigmus* spp. ($P = 0.009$). Durant les années de mast, le taux d'infestation est négativement corrélé à la quantité de graines produites par l'arbre (**Hypothèse 2, Tableau 1** ; $P = 0.032$). Du fait de leur cycle biologique qui requiert au minimum 2 années, les insectes produits en masse pendant les années de ressources non limitantes (mast) ont tendance à émerger au cours d'années où les ressources deviennent brutalement peu abondantes du fait du cycle de masting. Bien que le taux d'attaque des graines augmente ces années-là car il y a plus d'insectes pour moins de graines, cela se traduit démographiquement par une chute drastique des effectifs d'insectes produits pendant les années de non-mast. Leur cycle biologique conduit majoritairement à des émergences au cours d'une année de mast à suivre, ce qui résulte en une surabondance de graines par rapport au plus faible nombre d'insectes produits, soit une réduction des taux d'attaques des graines. On se place ici clairement dans le cadre de l'hypothèse de satiété des prédateurs de graines par leur hôte (Janzen, 1971 ; Silvertown, 1980), qui prédit pour les prédateurs de graines une alternance de périodes de satiété pendant les années de mast et de périodes de famine pendant les années de non-mast.

Deuxièmement, l'utilisation dans le GLMM d'un indice d'isolement des arbres attaqués par rapport à leurs congénères nous a permis de tester des effets d'interaction entre la densité d'hôtes et des patrons de distribution potentiellement RCH ou RDH des insectes. Considéré seul, l'effet du voisinage proche sur le taux d'infestation des graines n'est pas significatif (**Hypothèse 1, Tableau 1** ; $P = 0.811$). Cela montre que la densité locale en hôtes n'explique pas à elle seule la distribution des insectes. En revanche, il existe bien une interaction significative entre la production individuelle de graines et l'indice de voisinage quand on prend en compte les variations de production de graines entre années de mast et de non-mast (**Hypothèse 3, Tableau 1** ; $P = 0.005$). En période de non-mast, les cèdres situés en zones de densité plus importante étaient plus attaqués quel que soit le niveau de production de graines, tandis que les cèdres plus isolés présentaient des taux d'infestation plus élevés et qui augmentaient avec l'augmentation de la production de graines. Cette augmentation des infestations quand la densité des cèdres diminue traduit un comportement d'agrégation des insectes sur les arbres isolés. Cela montre que la distribution spatiale des insectes suit un patron RDH pendant les années de faible production de graines. En revanche, pendant les années de mast, on ne détecte pas d'augmentation ni de diminution du taux d'infestation des graines selon l'indice d'isolement des arbres, suggérant l'absence de patron RCH et RDH au cours de ces périodes. La significativité de la relation entre le taux de prédation et la production de graines pour différents densités d'hôtes est détaillée dans le **Tableau 2**.

Nous concluons que les distributions spatiales transitoires des taux d'infestation des graines dans cette population de cèdres résultent de différentes stratégies de dispersion locale des insectes selon le niveau de disponibilité en ressources. Nous n'avons pas constaté d'effet de la densité globale de la population mais un effet de voisinage proche pour les arbres étudiés. Lorsque les ressources sont globalement peu abondantes, nous avons montré une augmentation de la densité des insectes principalement vers des hôtes présents en faible densité, voire isolés,

corroborant ainsi les patrons de distribution connus de la RDH chez les herbivores (Schneider et al., 2015). Les insectes spécialistes sont connus pour répondre à une variété d'indices visuels et olfactifs qui orientent leurs déplacements vers des hôtes particuliers parmi d'autres (Prokopy et al. 1968 ; Aluja et al., 1993). Les conifères isolés sont généralement plus exposés à la lumière et produisent davantage de cônes que des arbres en forte densité (Owens, 1995). Dans les années de non mast, l'isolement des congénères peut alors augmenter leur attractivité pour ces insectes mobiles par vol actif à courte distance ([P18]Boivin et al., 2019). Mais ces vols peuvent avoir des coûts de dispersion, notamment des dépenses énergétiques et des risques de prédation (Charalabidis & Petit, 2017), et des hôtes isolés peuvent également concentrer des prédateurs d'insectes spécialisés qui bénéficieraient d'une densité accrue de leurs proies (Williams et al., 2001). A ce jour, aucun prédateur spécifique de *Megastigmus* spp. n'est connu dans les cédraies françaises ([P22]Gidoin et al., 2015), ce qui pourrait contribuer à expliquer le patron de RDH observé dans la forêt du Petit Luberon.

Pendant les années de mast, aucun patron de RCH ou de RDH n'a été détecté car les taux d'infestation des graines n'étaient pas corrélés avec les indices d'isolement, sauf pour les arbres isolés. En d'autres termes la densité des ressources n'a pas été le moteur de la variation inter-individuelle des taux d'infestation des graines. On peut supposer que *Megastigmus* spp. répondent aux mêmes signaux visuels et olfactifs pendant les années de mast que de non mast. Il est possible que de larges productions de cônes par une majorité des arbres de la population modifie la stratégie de dispersion locale des insectes. Ils orienteraient leurs trajectoires vers des arbres produisant des cônes dans leur voisinage proche, quelle que soit la densité des arbres, et limiteraient ainsi les coûts associés à la dispersion.

Ces travaux soulignent l'intérêt d'intégrer la dynamique spatiale et temporelle de la densité des ressources pour comprendre les patrons de distribution des herbivores dans leur environnement. Il semble effectivement pertinent d'évaluer si des patrons observés sont persistants ou peuvent être transitoires. Les patrons de RCH et de RDH d'insectes étant principalement documentés dans des écosystèmes agricoles (Kunin, 1999 ; Rhainds & English-Loeb, 2003 ; Tooker & Frank, 2012), notre étude jette une lumière nouvelle sur les rares travaux conduits en ce sens dans des écosystèmes naturels tels que les prairies (Nerkelar, 2018 ; Rand & Louda, 2006) ou les forêts (Sholes, 2008 ; Knight et al., 2013).

Tableau 2. Relation entre le taux d'infestation des semences et la production de graines en fonction de la densité cèdres dans l'environnement proche de 27 cèdres attaqués par *Megastigmus* spp. (indice d'isolement) dans le Petit Luberon (Vaucluse) entre 2007 et 2016. Les tests de corrélation de Pearson ont été calculés dans 18 fenêtres successives de 10 individus dans la gamme de valeurs de l'indice, pendant les années de mast et de non-mast du cèdre.

Indice d'isolement	Densité d'hôtes correspondant	Corrélation de Pearson (P value)	
		Années mast	Années de non-mast
1.94	Arbre isolé	0.001	0.004
1.99	Arbre isolé	0.026	0.001
2.12	Arbre isolé	0.047	0.001
2.56	Arbre isolé	0.043	0.022
2.87	Arbre isolé	ns	0.014
2.97	Arbre isolé	0.022	0.014
4.92	Faible	ns	0.045
4.99	Faible	ns	ns
5.38	Faible	ns	0.030
5.48	Faible	ns	0.038
5.59	Faible	ns	0.040
5.63	Faible	0.014	0.017
5.77	Faible	ns	0.035
6.89	Faible	ns	ns
7.59	Faible	ns	0.042
10.53	Forte	ns	ns
11.82	Forte	ns	ns
12.34	Forte	ns	ns

1.3. Insectes phytophages et dépérissements forestiers

Les changements globaux auront probablement un impact significatif sur la répartition de espèces d'arbres forestiers et de leurs communautés animales et végétales associées. On s'attend par exemple à une augmentation en fréquence et intensité des processus de dépérissement forestier et de la mortalité dans les populations d'arbres (Allen et al., 2010). En dehors des perturbations stochastiques telles que les tempêtes ou les feux de forêts, les dépérissements forestiers sont généralement provoqués par des sécheresses et des vagues de chaleur répétées. Cependant, les arbres peuvent montrer individuellement des capacités de résilience, ce qui leur permet dans certains cas d'éviter la mortalité et de bénéficier du retour de conditions favorables. Depuis la théorie conceptuelle de Manion (1981), on considère globalement trois grands types de facteurs séquentiels de contrainte pour la résilience des arbres :

- (1) *les facteurs prédisposants* (de long terme, affaiblissent les arbres)
- (2) *les facteurs déclencheurs* (de court terme, déclenchent le dépérissement)
- (3) *les facteurs aggravants* (de court terme, réduisent considérablement la vitalité des arbres affaiblis et qui finissent par provoquer la mortalité).

Ces différents facteurs peuvent être abiotiques ou biotiques. Les facteurs biotiques incluent de nombreuses espèces d'insectes phytophages tels que les scolytes, qui se

nourrissent généralement des tissus cambiaux d'arbres morts, récemment blessés ou affaiblis et même en bonne santé (Paine et al., 1997). Les scolytes sont considérés comme des facteurs de perturbation importants dans les zones forestières du monde entier (Raffa et al., 2008) et au niveau sociétal (Morris et al., 2018). Lorsqu'elles sont abondantes, leurs populations interfèrent avec des processus clés de la dynamique forestière et des services écosystémiques (Kurz et al., 2008; Weed et al., 2013).

Il existe une relation forte entre l'abondance des scolytes et la capacité des arbres à mobiliser leurs mécanismes de défense contre leurs attaques (Paine et al., 1997). Chez les conifères par exemple, ces mécanismes incluent un système de canaux de résine toxique et la synthèse de composés chimiques de défense (Ferrenberg et al., 2013). Le déclenchement de pullulations de scolytes est généralement associé à l'existence de facteurs exogènes (pollution, climat, stress hydrique) qui réduisent la mobilisation de ces mécanismes par les arbres (Marini et al., 2012). Les changements physiologiques induits par le stress hydrique lors d'épisodes de sécheresse sont connus augmenter la vulnérabilité des arbres aux attaques de scolytes (Gaylord et al., 2013; Netherer et al., 2015). Les populations de scolytes ont la caractéristique d'être intrinsèquement labiles, présentant des alternances de phases endémiques et épidémiques. En endémie, les scolytes forment des populations de faible densité et ne tuent que quelques arbres affaiblis. En épidémie, leurs populations atteignent des densités très élevées sur de grandes surfaces et causent une mortalité importante des arbres aux échelles locale et du paysage (Kausrud et al. 2012). Pour des raisons économiques, écologiques, mais aussi pratiques (facilité d'expérimentation et de suivis de populations) qui leur sont associés, on connaît beaucoup mieux les interactions arbres-scolytes pendant les phases épidémiques (Raffa et al. 2008; Grégoire et al., 2015) que pendant les phases endémiques (Bleiker et al. 2011; Boone et al. 2011). Mais les situations d'endémie sont intéressantes car elles permettent d'étudier des déterminants de la distribution spatiale des insectes difficilement accessibles durant les pullulations, alors que la quasi-totalité des arbres peuvent être attaqués. Globalement, ces interactions restent assez peu documentées dans les forêts méditerranéennes et tropicales en comparaison des forêts tempérées et boréales, qui concentrent pourtant moins de 20% des espèces de scolytes connues dans le monde (Grégoire et al., 2015).

Dans mes activités de recherche sur ce sujet, je me suis intéressé : (1) aux facteurs biotiques et abiotiques expliquant les dynamiques d'attaques de populations de scolytes aux stades épidémiques et endémiques, et (2) à la structure des communautés de scolytes. Ces travaux ont été menés dans des forêts naturelles et plantées du bassin méditerranéen français et en Equateur.

1.3.1. INTERACTIONS ARBRES-SCOLYTES DANS DES CONTEXTES EPIDEMIQUES

a) *Interactions biotiques et dépérissement d'une sapinière naturelle méridionale*

En bref...

[P17] **Durand-Gillmann, M.**, Cailleret, M., **Boivin, T.**, Nageleisen, L. M., Davi, H. (2014). Individual vulnerability factors of Silver fir (*Abies alba* Mill.) to parasitism by two contrasting biotic agents: mistletoe (*Viscum album* L. ssp. *abietis*) and bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) during a decline process. *Annals of Forest Science*, 71(6), 659-673.

Thèse de M. Durand-Gillmann

Projet Scolytes et dépérissements, DSF (2010-2013)

Collaboration : H. Davi (INRAE URFM)

Le déclin de la vitalité des massifs forestiers résulte généralement d'interactions complexes entre des facteurs environnementaux abiotiques et biotiques, dont l'intensité détermine les capacités de résilience ou de mortalité des arbres. Nous avons étudié la vulnérabilité individuelle d'une forêt dépérissante de sapins pectinés (*Abies alba*) exposées à des stress hydriques répétés et colonisés par le gui (*Viscum album abietis*) et des scolytes (*Pityophthorus* et *Pityokteines*). L'analyse de caractéristiques dendrométriques des sapins et des guis et des attaques de scolytes sur les arbres a mis en évidence que l'indice de croissance des sapins était négativement corrélés à la biomasse du gui et à la présence de scolytes. En revanche, le gui infectait de préférence les sapins isolés et dominants qui présentaient des taux de croissance antérieurs plus élevés que les arbres non infectés, tandis que les scolytes attaquaient principalement des arbres en phase de dépérissement et dont la croissance passée était plus lente. Nous concluons que les périodes successives récentes de forte sécheresse ont considérablement affaibli cette population de sapins et que le gui et les scolytes ont contribué activement à leur dépérissement respectivement comme facteurs prédisposants et aggravants.

CONTEXTE

Nous avons étudié les facteurs biotiques de prédisposition et de contribution au dépérissement d'une population méridionale du Sapin pectiné, *Abies alba*, une espèce qui présente une longue histoire de dépérissement dans les régions méditerranéennes (Cailleret, 2011). Nous nous sommes intéressés à une population naturelle dépérissante localisée dans la limite sud de sa répartition en Europe, sur le versant nord du Mont Ventoux (Vaucluse). Dans cet objectif, nous avons analysé les facteurs de vulnérabilité des arbres au gui (*Viscum album* ssp. *abietis*) et de scolytes, dont nous avons également quantifié les impacts sur la croissance des arbres. Le gui est une plante à fleurs héli-parasitaire, c'est-à-dire qu'il fait de la photosynthèse tout en puisant de l'eau et des nutriments dans le xylème de son hôte. Cela diminue la conductance hydraulique, réduit les tissus photosynthétiques et accroît le stress hydrique de l'arbre hôte (Rigling et al., 2010). Les scolytes prédominants que nous

avons identifiés (*Pityophthorus pityographus*, *Pityokteines vorontzovi* et *Pityokteines spinidens*) attaquent préférentiellement les troncs et les branches, selon les espèces. Ils ont déjà été associés à des dépérissements massifs de *A. alba* dans le sud de l'Europe (Pernek et al., 2009), ce qui laisse présager que leurs populations sont dans une dynamique épidémique sur le site d'étude (Lieutier et al., 2007). L'hypothèse que l'on pouvait formuler est un positionnement du gui comme facteur prédisposant et des scolytes comme un facteur aggravant de la dynamique de dépérissement de cette population de sapins du Mont Ventoux. L'objet de ce travail était donc la vulnérabilité individuelle au gui et aux scolytes dans une forêt dépérissante de sapins pectinés.

À cette fin, nous avons d'abord évalué si les arbres parasités par le gui et les scolytes présentaient une croissance passée et un état sanitaire similaires ou différents. Ensuite, nous avons comparé les patrons de croissance, des caractéristiques dendrométriques (âge, statut social, diamètre et hauteur) des arbres non parasités et des arbres parasités. Les pressions biotiques sur cette population de sapins ont été caractérisées par la fréquence d'infestation, la biomasse et l'âge du gui, et par la diversité et l'abondance (nombre de scolytes par mètre carré de surface d'écorce) des scolytes. La croissance de *A. alba* a été évaluée par une approche dendrochronologique (augmentation de la surface terrière mesure de la largeur des cernes des arbres, ou BAI pour *Basal Area Increment*). La croissance des cernes est couramment utilisée comme une expression de la productivité des arbres, de leur santé (Manion, 1981) et de leurs réactions aux perturbations environnementales passées (Cherubini et al., 2002).

RESULTATS & CONCLUSIONS

En retraçant la dendrochronologie de cette population méridionale de sapins pectinés de 1950 à 2008, nous avons pu montrer que la croissance radiale des arbres (BAI) était corrélée négativement aux niveaux d'infestation par le gui (via la biomasse du gui) et par les scolytes (via le nombre d'insectes par mètre carré) dans son histoire récente (2003-2008). Cependant, ces deux groupes de parasites semblent avoir ciblé des hôtes aux caractéristiques différentes.

Les arbres infestés par le gui présentaient un taux de croissance moyen plus élevé ($t=-11.78$, $p<0.001$) de 1950 à 2008 que la moyenne de l'ensemble de la population (**Fig. 13**). Les valeurs de BAI suggèrent que, depuis 1950, les arbres infectés par le gui ont eu des taux de croissance plus élevés ($t=14.34$, $p<0.001$) que ceux des arbres non infectés ($t=15.20$, $p<0.001$) (**Fig. 13**). Par ailleurs, ce parasite a infesté de préférence des arbres sains, isolés et dominants. Ceci peut s'expliquer d'abord par la dépendance du gui à un bon état de santé de son hôte car il collecte l'eau et les nutriments par le biais du xylème de l'arbre (Rigling et al., 2010). Par ailleurs, les arbres isolés et dominants sont particulièrement attractifs pour des oiseaux tels que les grives, qui sont les vecteurs naturels du gui (Frochot & Sallé, 1980). Nous avons constaté que la perte de croissance des sapins se produisait en particulier de 2003 à 2007, qu'elle a été plus forte pour les arbres infectés que pour les arbres non infectés par le gui, mais qu'aucun des arbres infectés n'était mort en 2010. Sachant l'infestation des guis étudiés a débuté en 2002, il est plus probable qu'elle soit la cause de ces baisses de croissance, plutôt que ce soit un affaiblissement des arbres qui ait favorisé l'installation et la croissance du gui. Cela supporte notre

hypothèse selon laquelle le parasitisme du gui est un facteur prédisposant au dépérissement de cette sapinière méridionale.

Les arbres infestés par les scolytes présentaient un taux de croissance plus faible durant la période 1950-2008 que la moyenne de l'ensemble de la population ($t=5.58$, $p<0.001$) et que la moyenne des arbres non infestés ($t=-4.27$, $p<0.001$) (**Fig. 14**). Les arbres infestés présentaient une perte de croissance (pente du BAI négative : -0.00780 ± 0.0427) de 2003 à 2008, alors que les arbres non infestés présentaient un gain de croissance (pente BAI positive : 0.0184 ± 0.0603) au cours de la même période. Contrairement au gui, les scolytes ont attaqué principalement des arbres défoliés et de préférence en dépérissement. La vitalité des arbres a été décrite ici par le niveau de défoliation du houppier qui affecte la surface photosynthétique disponible, les réserves de glucides et la production de bois (Kulman, 1971). Aucune relation n'a été trouvée entre les indices de compétition entre les arbres et l'abondance des scolytes, ce qui indique que les scolytes attaquent les arbres affaiblis indépendamment de leur statut social dans la population. Cependant, les arbres attaqués par les scolytes n'étaient pas infestés par le gui. Cela contredit l'hypothèse générale selon laquelle les scolytes peuvent coloniser préférentiellement les arbres lorsque la croissance et les mécanismes de défense sont fortement réduits par le gui (Lieutier et al., 2007). Contrairement au parasitisme du gui qu'il nous était possible de dater par carottage des individus, nous ne disposions pas de données suffisantes pour estimer clairement l'impact des scolytes sur la croissance des arbres. Leur suivi n'a été réalisé qu'en 2010 et aucune information historique n'était disponible les concernant, mais ces attaques de scolytes ont pu être associées à des pertes de croissance d'arbres déjà affaiblis. Nous avons cependant constaté avec intérêt que les arbres morts suite aux attaques de scolytes présentaient des taux de croissance historiques plus élevés que les arbres vivants. Abgrall (2000) a suggéré que des épicéas (*Picea abies*) à croissance plus rapide étaient plus vulnérables au scolyte *Ips typographus* parce-qu'ils mobilisaient plus de réserves pour le développement des cernes que pour les mécanismes de résistance aux insectes. On peut envisager des tendances similaires pour les sapins du Mont-Ventoux, en particulier depuis 2003 et 2004, lorsque les forêts du sud-est de la France connurent des sécheresses récurrentes (Cailleret & Davi, 2011). L'exposition à des périodes successives de stress hydrique réduit la production de résine ou en modifie ses composants et provoque l'émission de composés volatiles qui rendent les arbres plus vulnérables aux attaques scolytes, y compris les arbres sains si les scolytes passent en phase épidémique (Rouault et al., 2006 ; Wermelinger et al., 2008). Cela supporte notre hypothèse selon laquelle le parasitisme des scolytes est un facteur aggravant du dépérissement de cette sapinière méridionale. Au Mont Ventoux, la dynamique des populations de scolytes a pu également être favorisée par des taux de mortalité d'arbres atteignant 70% (Cailleret & Davi, 2011), ainsi que par le maintien des arbres morts sur place par les gestionnaires forestiers en raison des contraintes d'exploitation et de bénéfices attendus pour la biodiversité locale.

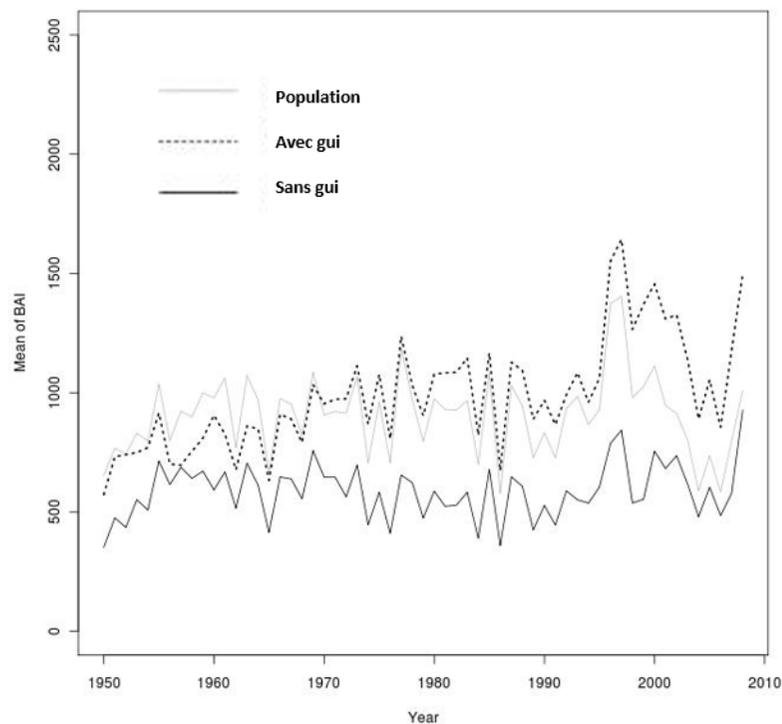


Figure 13. Chronologie moyenne des croissances annuelles (BAI) d'une population de sapins pectinés (gris ; N = 227), de sous-échantillons atteints par le gui (ligne pointillée ; N = 14), et de sous-échantillons sans gui (noir ; N = 6) de 1950 à 2010, sur un transect en courbes de niveau au Mont-Ventoux, France. *Valeurs des moyennes (mm²/an) ± écart-types : population = 904 ± 21,8 ; avec gui = 989 ± 30,5 ; sans gui = 588 ± 15,2.*

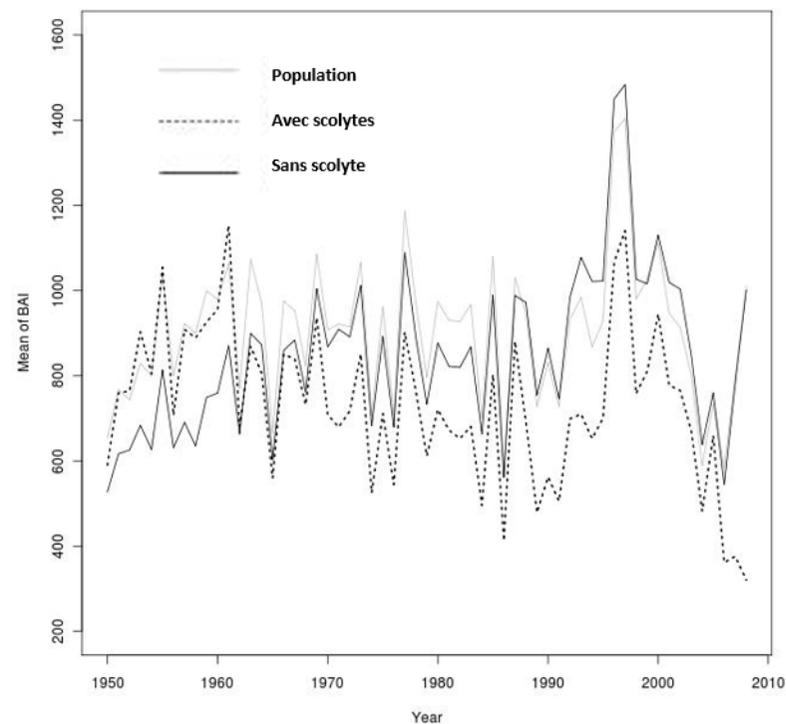


Figure 14. Chronologie moyenne des croissances annuelles (BAI) d'une population de sapins pectinés (gris ; N = 227), de sous-échantillons atteints par des scolytes (ligne pointillée ; N = 12), et de sous-échantillons sans scolyte (noir ; N = 36) de 1950 à 2010, sur un transect en courbes de niveau au Mont-Ventoux, France. *Valeurs des moyennes (mm²/an) ± écart-types : population = 904±21,8 ; avec scolytes = 731±23,8 ; sans scolyte = 850±25,2.*

b) Interactions climat-scolytes dans les plantations de balsa en Equateur

En bref...

[P30] **Martínez, M.**, Cognato, A. I., Guachambala, M., Urdanigo, J. P., **Boivin, T.** (2020). Effects of Climate and Host Age on Flight Activity, Infestation Percentage, and Intensity by *Coptoborus ochromactonus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Commercial Balsa Plantations of Ecuador. *Journal of Economic Entomology*, 113(2), 824-831.

Thèse de M. Martínez.

Projet Plantabal S.A. & Quevedo University (Equateur)/CRENGS (USA)/Quevedo University (2016-2019)

Collaboration : A. Cognato (Univ. Michigan, USA)

Le scolyte à ambrosia *Coptoborus ochromactonus* est l'un des ravageurs les plus importants du balsa, *Ochroma pyramidale*, un pilier économique de l'industrie du bois en Équateur. Les plantations commerciales de balsa ont été étendues récemment de zones à climat humide à des zones à climat plus sec sous l'hypothèse que ces conditions sont moins favorables à des champignons symbiotiques du scolyte et pathogènes pour les arbres. Pour la première fois, nous avons étudié les effets du climat et de l'âge du balsa sur la dynamique spatiotemporelle et les dégâts de *C. ochromactonus* en comparant des plantations d'âges différents et sous des conditions climatiques différentes. La fréquence des attaques des arbres par *C. ochromactonus* augmentait significativement avec l'âge de la plantation, en particulier dans le site humide. Le nombre d'attaques réussies par arbre était plus important sous climat plus sec et sur les arbres âgés, et le pourcentage de défoliation des arbres augmentait significativement avec le nombre d'attaques individuel. Nous concluons que l'extension des plantations dans des zones climatiques plus sèches intensifient les dégâts de *C. ochromactonus*, possiblement via des effets indirects du climat sur le stress hydrique des arbres.

CONTEXTE

Le balsa (*Ochroma pyramidale*) est un arbre à croissance rapide dont le bois est peu dense mais très résistant, il est utilisé dans le monde entier à des fins commerciales très diverses. L'industrie du balsa est un pilier économique pour l'Équateur. Dans les plantations, la récolte des arbres se fait généralement à l'âge de 5-6 ans, quand la densité du bois devient intéressante pour l'industrie. Cependant, ces dernières années, la récolte en Equateur a lieu à l'âge de 3 ou 4 ans en raison d'une pression croissante de parasites et de pathogènes dévaluant la qualité du bois (Midgley et al., 2010).

Les plantations de balsa équatoriennes ont été initialement établies dans des zones tropicales humides à des altitudes élevées pour bénéficier de précipitations annuelles plus importantes, d'une couverture nuageuse constante et de températures plus basses (Midgley et al. 2010, Stilwell et al. 2014). Leur expansion ultérieure vers d'autres zones humides telles que la plaine côtière et les collines a intensifié les pressions parasitaires, notamment à travers l'émergence d'un scolyte à ambrosia

indigène, *Coptoborus ochromactonus* (**Fig. 15a**). Ce scolyte est devenu rapidement un ravageur majeur des plantations (Stilwell et al., 2014). La grande majorité des espèces de coléoptères à ambrosia sont considérées comme des opportunistes qui vivent et se reproduisent dans des plantes mortes ou mourantes (Wood, 2007 ; Huler et al., 2015 ; Kirkendall et al., 2015). En revanche, *C. ochromactonus* s'attaque à des arbres de balsa apparemment sains, près de 60 % des arbres d'une plantation peuvent être touchés et la mortalité peut atteindre 25%. Ce scolyte est un vecteur naturel de champignons *Fusarium* spp. qui provoquent une coloration noire du bois (appelée "flétrissement du balsa"), et qui contribuent à la mortalité des arbres associée à une dépréciation irréversible de la valeur commerciale du bois (Stilwell et al., 2014 ; Castro, 2016). Pour réduire la pression parasitaire (insectes et champignons pathogènes) sur la production de balsa a priori favorisée par des conditions environnementales humides, les plantations ont été étendues vers des zones plus sèches, bien qu'elles ralentissent la croissance des arbres (Malena Martinez, communication personnelle). Il s'est cependant avéré à terme que les plantations de balsa restaient fortement exposées aux attaques du scolyte dans les zones humides et plus sèches (Stilwell et al. 2014).

L'étude de populations de *C. ochromactonus* se développant sur une même espèce d'hôte distribuée dans des zones climatiques différentes offrait l'opportunité d'appréhender les effets du climat sur les interactions arbres-scolytes. Ces effets restaient d'ailleurs très peu documentés dans les plantations de balsa et dans les forêts sud-américaines en général (Wood, 2007 ; Smith et al., 2017). Dans ce cadre, nous avons mené une étude d'un an sur des populations de *C. ochromactonus* occupant une zone à climat humide et une autre zone à climat plus sec (respectivement ~2300 et 1000 mm de précipitations annuelles), chacune composée de plantations d'arbres âgés de 1, 2 et 3 ans. Dans chaque plantation, nous avons estimé les taux d'infestation et de mortalité des arbres associés aux scolytes à l'échelle populationnelle (proportion d'arbres vivants et morts infestés par rapport au nombre total d'arbres). Nous y avons également estimé les intensités d'infestation (comptage du nombre d'attaques réussies par les scolytes) et de défoliation à l'échelle individuelle sur un sous-échantillon d'arbres de chaque plantation. Une association entre ces deux variables pourrait signifier un dépérissement en cours favorisant les attaques de *C. ochromactonus* ([P17]Durand-Gillmann et al., 2014), ou bien une nécrose des feuilles provoquée par la création de galeries par les insectes dans les tissus vasculaires (Greco & Wright, 2015). Une meilleure compréhension des facteurs de distribution spatiale de ce scolyte ravageur du balsa devrait permettre d'améliorer la gestion de ses populations dans les régions humides et plus sèches d'Equateur.

RESULTATS & CONCLUSIONS

Ce travail a permis de montrer que le climat sous lequel sont établies les plantations de balsa peuvent influencer la dynamique de *C. ochromactonus* en Equateur. Nous avons d'abord montré que les taux d'infestation par les scolytes et de mortalité des arbres étaient similaires entre la zone humide et la zone plus sèche, suggérant qu'à une échelle populationnelle les plantations de balsa sont exposées à des risques d'attaque similaires quelles que soient les conditions climatiques annuelles (**Fig. 15b**

et **15c**). Une différence significative entre les zones climatiques est cependant apparue à l'échelle individuelle : les arbres poussant dans la zone plus sèche ont subi plus d'attaques de scolytes que ceux poussant dans la zone humide, avec des nombres de perforation des troncs particulièrement élevés chez les arbres les plus âgés (**Fig. 15d**). Nous avons également mis en évidence une association significative entre l'intensité de l'infestation individuelle des arbres et leur niveau de défoliation aussi bien dans la zone humide ($P=0.0187$) que dans la zone plus sèche ($P<0.0001$), suggérant un possible lien fonctionnel entre ces deux variables.

Bien que nous ne disposions d'aucune donnée démographique préalable pour *C. ochromactonus* dans ces plantations commerciales, la plus grande agressivité de ce scolyte dans la zone plus sèche - jusqu'à 6000 attaques réussies sur un seul individu - pourrait traduire une plus forte vulnérabilité du balsa aux facteurs de stress hydriques et biotiques après la saison sèche et en cas de précipitations nettement plus faibles pendant la saison humide. Les déficits en eau du sol sont effet connus pour altérer la physiologie des arbres et pour stimuler l'émission de composés secondaires comme l'éthanol et l'acétaldéhyde (indicateurs de stress d'infection microbienne ou de décomposition) particulièrement attractifs pour les scolytes (Raffa et al. 2015). Le balsa présente ce type de réponse au stress hydrique à travers des perturbations physiologiques et métaboliques qui affectent la transpiration, la concentration en amidon et les hydrates de carbone solubles totaux (Dos Santos et al., 2015). Une hypothèse est que ces changements sont associés à l'émission d'autres déclencheurs chimiques des attaques de *C. ochromactonus* et à une moindre résistance des arbres dans les plantations.

Les infestations individuelles que nous avons observées, souvent massives, étaient toutes associées à des lésions fongiques dans le bois. Cela converge vers les travaux de Stilwell et al. (2014) et de Castro (2019), qui suggéraient que la défoliation et la mortalité des arbres sont plus probablement le résultat de la croissance du champignon introduit par le scolyte que par les galeries creusées par l'insecte dans le bois. Il est supposé que les attaques de *C. ochromactonus* commencent dans les branches supérieures, et à mesure que le dépérissement du houppier progresse avec le développement des champignons et l'affaiblissement de l'arbre, les attaques de scolytes peuvent s'intensifier sur le tronc pour exploiter de nouveaux tissus ayant un taux d'humidité approprié pour la croissance de leurs champignons symbiotiques (Hulcr et al. 2008).

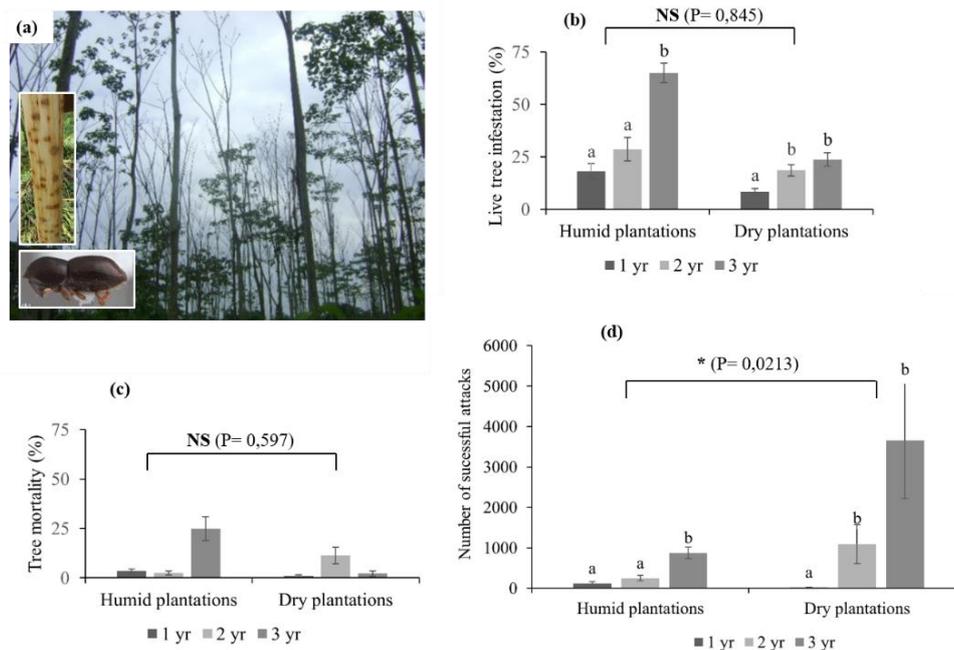


Figure 15. Interaction du balsa *Ochroma pyramidale* et du scolyte à ambrosia *Coptoborus ochromactonus* dans des plantations commerciales (âgées de 1 à 3 ans) dans une zone humide et une zone plus sèche d'Equateur. (a) Niveau de défoliation élevé dans une plantation de balsa, un tronc attaqué montrant les perforations de scolytes associées à des lésions fongiques (tâches), et *C. ochromactonus* ; (b) Pourcentage d'arbres vivants infestés par le scolyte dans les plantations ; (c) Pourcentage de mortalité des arbres dans les plantations ; (d) Intensité individuelle des attaques de scolytes (nombre d'attaques réussies par arbre). Les barres représentent les valeurs moyennes ($\pm SE$) d'arbres attaqués dans les plantations. La présence de lettres différentes indique des différences significatives par des tests de comparaison post hoc de Tukey sur le facteur d'âge dans un GLMM ($P < 0.05$).

Ces travaux ont permis de montrer que l'extension des plantations commerciales de balsa dans une zone climatique plus sèche ne permet pas de réduire les dégâts occasionnés par *C. ochromactonus*. Cela signifie qu'il sera important de déployer des efforts similaires de suivis des populations d'insectes dans les différentes zones climatiques d'exploitation du balsa, ce qui n'est pas le cas car le risque scolyte n'est toujours pas intégré au mode de conduite des exploitations. Nous avons observé que les plantations âgées de 3 ans (proches de la récolte) étaient significativement plus impactées par *C. ochromactonus* que les plus jeunes. Cela pourrait s'expliquer par :

- (1) Un cumul d'attaques répétées au cours de la vie de l'arbre,
- (2) Le balsa atteignant une hauteur de 20 m en 2 à 3 ans, les arbres plus grands peuvent fournir un microclimat plus stable et plus favorable au développement des insectes et de leur champignon,
- (3) L'absence de mesures prophylactiques dans les plantations, qui accumulent du matériel végétal jusqu'à et après la récolte (restes d'élagage naturel ou manuel, mortalité de jeunes arbres) et qui constitue une ressource directement exploitable par les insectes.

Ces hypothèses, non testées dans ce travail, sont des voies de recherches importantes pour définir des outils d'aide à la décision appropriés face risque *C. ochromactonus*,

sans cesse croissant dans les plantations commerciales d'Equateur. Il apparaît également nécessaire de mettre en place des programmes de détection précoce et de surveillance dans tous les bassins de production du balsa, incluant les pays voisins ou ceux qui reçoivent des produits en balsa équatorien afin d'empêcher l'introduction et l'établissement de ce ravageur émergent.

1.3.2. INTERACTIONS ARBRES-SCOLYTES DANS UN CONTEXTE ENDEMIQUE

En bref...

[P32] Davi, H., **Durand-Gillmann, M.**, Damesin, C., Delzon, S., Petit, C., Rozenberg, P., ... **Boivin, T.** (2020). Distribution of endemic bark beetle attacks and their physiological consequences on *Pinus halepensis*. *Forest Ecology and Management*, 469, 118187.

ANNEXE 5

Thèse de M. Durand-Gillmann

Projet Scolytes et dépérissements, DSF (2010-2013)

Collaboration : H. Davi (INRAE URFM)

L'influence des scolytes sur la capacité de résilience d'un arbre à la sécheresse varie selon que leurs populations sont à un stade endémique (faible abondance) ou épidémique (pullulation). Les stades endémiques ont été moins largement étudiés dans la plupart des écosystèmes forestiers, notamment dans les forêts méditerranéennes. Dans ce cadre, nous avons étudié les caractéristiques écophysologiques du Pin d'Alep (*Pinus halepensis*) qui (i) le prédisposent aux attaques par une population endémique de *Tomicus destruens* dans le tronc et les pousses, et (ii) qui surviennent à la suite de ces attaques. Nous avons montré que les arbres ciblés dans les troncs étaient spatialement agrégés, contrairement à ceux qui étaient attaqués dans les pousses. Les arbres attaqués dans les pousses étaient significativement plus vigoureux que les non-attaqués, alors que ceux qui étaient attaqués dans les troncs ne différaient pas des arbres non-attaqués. Les variables physiologiques des arbres attaqués dans les pousses n'ont pas été altérés, tandis qu'on a constaté une plus forte défoliation, une croissance primaire plus faible et une altération du carbone non structurel du tronc dans le phloème suite aux attaques du tronc, sans que cela affecte pour autant la vulnérabilité au stress hydrique des arbres. Ces résultats renforcent l'hypothèse d'un fort potentiel de résilience des arbres face aux populations endémiques de scolytes et questionne le mode de gestion actuel qui consiste à retirer tout arbre attaqué pour prévenir les pullulations de scolytes.

CONTEXTE

En situation d'endémie, nous nous sommes intéressés aux interactions du pin d'Alep (*Pinus halepensis*) avec l'Hylésine du pin (*Tomicus destruens*), une espèce de scolyte strictement méditerranéenne pouvant également se développer sur le Pin pignon *P. pinea*, le Pin maritime *P. pinaster*, le Pin de Calabre *P. brutia* (Faccoli et al., 2008). *Tomicus destruens* est une espèce éruptive, c'est-à-dire que ses populations présentent de longues périodes à faible densité qui sont ponctuées par

des pullulations de plus courte durée mais associées à des mortalités massives d'arbres (Lieutier et al., 2016). Ce scolyte a son cycle biologique divisé en deux phases distinctes dans le temps et dans l'espace, soient l'accouplement et le développement (de l'œuf à la nymphe) qui ont lieu dans le tronc, et la maturation sexuelle des adultes qui a lieu dans les pousses vertes (Lieutier et al., 2016). A l'automne (octobre-décembre), les adultes matures sexuellement quittent les pousses pour attaquer les troncs, dont ils perforent l'écorce pour atteindre le phloème. Une galerie maternelle de ponte est creusée et les jeunes larves vont créer leurs propres galeries en se nourrissant de ces mêmes tissus. Les adultes peuvent produire deux à trois générations sœurs, dont le développement se déroule en continu au cours de l'hiver, jusqu'à la nymphose et l'envol des adultes immatures vers les pousses d'autres arbres au printemps (avril-juin), dans lesquelles ils creuseront une galerie pour s'alimenter et entamer un processus de maturation sexuelle. Chez le pin, les seules conséquences connues des attaques de *T. destruens* sont les symptômes externes et observables suivants : défoliation, roussissement du houppier, voire mortalité (en cas d'attaque massive) lors de la phase de développement (avant l'été), et assèchement puis chute des pousses lors de la phase de maturation sexuelle (fin de l'été). Ceci contraste avec la grande majorité des espèces scolytes dont la totalité du cycle biologique se déroule dans une seule partie de l'arbre hôte, e.g., le tronc ou les branches (Lieutier et al., 2015).

Avec H. Davi, écophysiologiste à l'URFM, j'ai été très intéressé par ce système modèle car l'existence de différentes cibles pour l'alimentation, spatialement et structurellement (troncs et pousses), peuvent révéler différentes stratégies de choix d'hôtes et conséquences écophysiologiques pour leurs hôtes. Nous avons travaillé sur une population de 178 pins d'Alep dans les Bouches-du-Rhône, que nous avons suivi individuellement pendant deux ans (**Fig. 16**). Cette étude avait dans ce cadre les trois objectifs suivants :

- (1) Caractériser la distribution spatiale des attaques du tronc par rapport à celles des pousses d'une population endémique de scolytes,
- (2) Identifier les caractéristiques écophysiologiques et dendrométriques (hauteur de l'arbre, caractéristiques des aiguilles, croissance radiale secondaire antérieure, densité du bois, vulnérabilité à la cavitation, et les réserves du tronc) qui pourraient prédisposer les arbres à des attaques de scolytes au niveau du tronc et des pousses,
- (3) Déterminer les conséquences fonctionnelles de ces attaques sur la défoliation, la croissance primaire et secondaire, le phloème et le xylème, et le carbone non structural (CNS) du pin d'Alep.

Nous avons fait l'hypothèse que les attaques de *T. destruens* présentent des patrons spatiaux différents selon les phases du cycle biologique, en réponse à des facteurs de prédisposition des arbres qui varient selon la cible des insectes au cours de ce cycle. Nous avons postulé également que les attaques de *T. destruens* peuvent affaiblir les arbres défoliés et à croissance lente, et que ces attaques peuvent augmenter la défoliation et altérer la croissance, les réserves du tronc et le fonctionnement hydraulique des arbres.

RESULTATS & CONCLUSIONS

Dans cette population de pins d'Alep, notre suivi individuel des arbres a permis de montrer que les attaques de troncs pour la reproduction des scolytes étaient spatialement agrégées tandis que les attaques de pousses pour la maturation sexuelle

présentaient un patron spatial aléatoire (**Fig. 16**). Sur la base des caractéristiques fonctionnelles mesurées, nous avons aussi observé que les attaques de troncs ont touché des arbres similaires aux arbres non attaqués, tandis que les attaques de pousses ont principalement touché des arbres de diamètres ($P = 0.0019$) et de croissance de printemps ($P = 0.014$) plus importants que les arbres non-attaqués. Ces résultats suggèrent que la distribution spatiale des attaques de *T. destruens* à l'état endémique n'était pas liée à l'état sanitaire des arbres mais à différentes stratégies de dispersion des scolytes au cours des différentes phases de leur cycle biologique. Contrairement à la plupart des groupes de scolytes qui emploient un comportement coopératif médié par des phéromones (Raffa et al., 2015), la colonisation du tronc par *T. destruens* est le résultat d'interceptions répétées d'arbres par des individus pionniers au cours de vols aléatoires, puis d'une augmentation de l'attractivité des arbres pour l'émission de composés volatiles de l'hôte (par exemple α -pinène, terpinolène, éthanol) stimulés par les attaques de ces insectes pionniers (Lieutier et al., 2015). C'est effectivement susceptible de générer une aggrégation des attaques de tronc si les congénères attirés ne parviennent pas à localiser l'arbre cible et à se poser sur des arbres proches. Ceci a été également observé chez une espèce proche, *T. piniperda*, sur d'autres espèces de pins (Lieutier et al., 2015 ; Sauvard et al., 1987). Pendant leur phase de maturation sexuelle, les arbres de plus grand diamètre et en croissance de printemps proposent généralement une plus grande surface de houppier (Forrester et al., 2017), fournissant ainsi aux insectes des sites de maturation plus abondants et de meilleure qualité. Cela corrobore la plus forte attractivité des aiguilles en bonne santé que les aiguilles en stress hydrique en conditions contrôlées de laboratoire chez *T. destruens* (Branco et al., 2010). Paradoxalement, cette stratégie du scolyte, avec moins d'attaques sur les arbres défoliés et affaiblis, pourrait homogénéiser l'état de santé observable de toute la population d'arbres.

En ce qui concerne les conséquences physiologiques des attaques de *T. destruens* pour les pins, la vulnérabilité du xylème à la cavitation et le potentiel hydrique étaient similaires entre arbres attaqués et non-attaqués, ce qui indique que les attaques n'ont pas eu d'effet sur le système vasculaire des hôtes. Néanmoins, nous avons constaté que les arbres attaqués sur le tronc présentaient un rétrécissement plus important du tronc pendant les épisodes de sécheresse. Cela suggère que les attaques peuvent affecter la perte d'eau par transpiration (capacitance) et donc leur résistance à des sécheresses très prononcées (Salomón et al., 2017). Bien que les attaques de tronc n'aient pas affecté la croissance secondaire, elles ont entraîné une diminution de la croissance primaire, ainsi qu'une défoliation et une décoloration du feuillage plus importantes dans l'année suivant l'attaque ; cela a généralement réduit la photosynthèse (Galiano et al., 2011). En revanche, en juin, les arbres attaqués dans le tronc avaient des concentrations d'amidon plus élevées dans le phloème et semblaient avoir des concentrations de fructose et de glucose dans le phloème plus faibles que les arbres non attaqués (**Fig. 17**). Alors que les arbres non attaqués montraient une décroissance typique entre juin et octobre des différents types de sucres dans le phloème, le glucose et le fructose montraient une tendance opposée dans les arbres attaqués.

En revanche, la concentration de ces deux sucres a davantage diminué dans le xylème chez des arbres attaqués, bien que celles-ci étaient très faibles (**Fig. 17**). Le différentiel induit pour ces sucres pourrait stimuler leur production par hydrolyse locale de l'amidon. Cela pourrait bénéficier aux insectes en tant que substrat d'alimentation (Raffa et al., 2015), favoriser la synthèse de résine induite par les attaques d'insectes (Krokene, 2015), et participer au maintien de la croissance des cernes même si le transport du phloème est localement perturbé. Sachant qu'un mouvement latéral des sucres entre le xylème et le phloème est possible (Aubry et al., 2019), les changements des niveaux de fructose et de glucose dans le phloème peuvent également induire des changements dans le xylème. En outre, chez les Pinacées, les canaux traumatiques se forment dans le xylème (Franceschi et al., 2005), ce qui peut également expliquer les modifications du sucrose dans le xylème. Enfin, comme les gymnospermes ont une teneur élevée en lipides (Kozłowski & Pallardy, 1996), il serait très intéressant de quantifier davantage la dynamique des réserves lipidiques afin d'examiner leur rôle potentiel en tant que ressource alimentaire pour les insectes et en termes de maintien de la croissance.

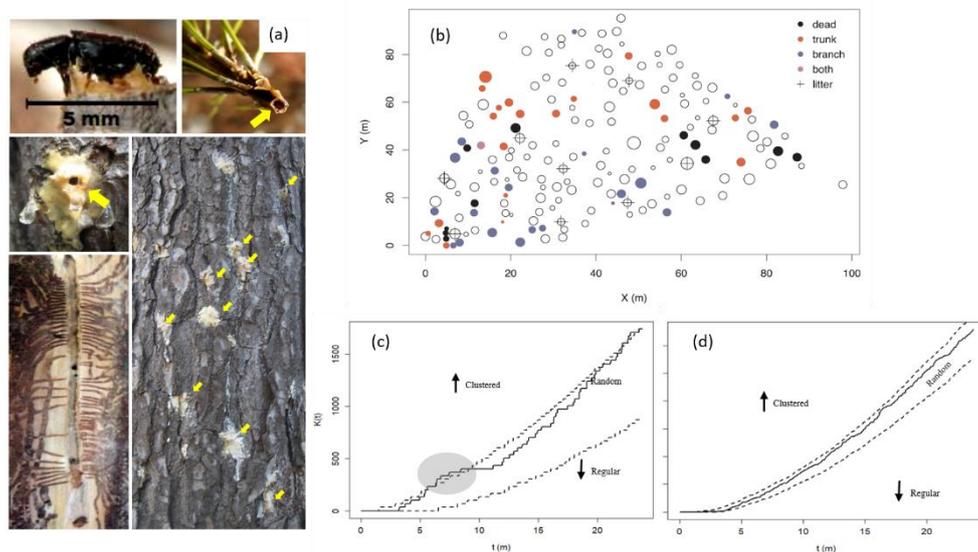


Figure 16. Distribution spatiale des attaques de *Tomicus destruens* dans une population naturelle de *Pinus halepensis* (Gémenos, Bouches-du-Rhône) en 2010 et 2011. (a) Adulte de *Tomicus destruens*, galerie dans la moelle d'une jeune pousse, accumulations d'exsudats de résine au point d'entrée du scolyte, galeries maternelles (verticales) et larvaires (horizontales) dans le phloème ; (b) Carte des individus de *P. halepensis* comprenant les arbres morts (noir), les arbres attaqués au niveau du tronc et des pousses (rouge, bleu, magenta) et non attaqués (vide), la taille des cercles est proportionnelle au diamètre de l'arbre ; (c) et (d) Analyses univariées des patrons spatiaux d'attaques de *T. destruens* dans les troncs et les pousses (respectivement) : la figure montre la statistique $K(t)$ de la fonction Ripley (ligne noire) observée en fonction de la distance t entre les arbres et ses intervalles de confiance à 95 % (lignes pointillées). Les attaques d'insectes sont considérées agrégées lorsque $K(t)$ se trouve dans la zone au-dessus de la limite de confiance supérieure (c : zone grisée), régulières lorsque $K(t)$ se trouve en dessous de la limite de confiance inférieure, et aléatoires lorsque $K(t)$ se trouve à l'intérieur de l'enveloppe de confiance.

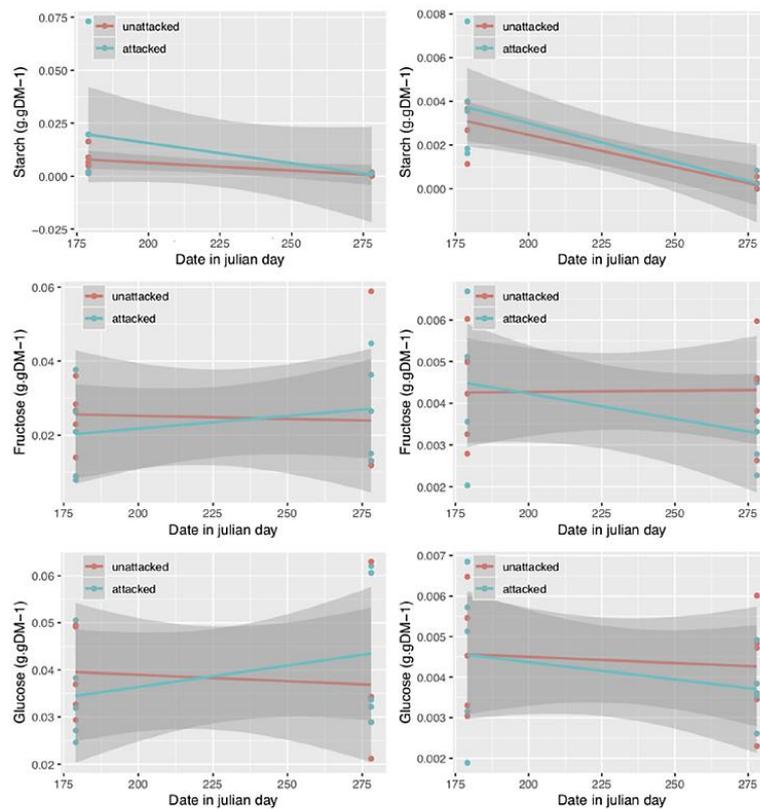


Figure 17. Concentrations en glucides non structurés (amidon, fructose et glucose) dans le phloème (à gauche) et le xylème (à droite) de *Pinus halepensis* attaqués (bleu) et non attaqués (rouge), en juin et octobre 2011.

Dans un contexte endémique, les effets relativement faibles des attaques de *T. destruens* renforcent l'hypothèse d'un fort potentiel de résilience des arbres, et une étude comparative en situation d'épidémie serait informative. Ce travail questionne des conflits possibles entre les capacités de résilience des arbres face aux attaques endémiques de scolytes et la gestion préconisée actuellement qui consiste à retirer tout arbre attaqué de la population pour prévenir les pullulations (Fettig & Hilszczański, 2015).

1.3.3. DIVERSITE DES COMMUNAUTES DE SCOLYTES FORESTIERS EN EQUATEUR

En bref...

[P29] **Martínez, M.**, Cognato, A. I., Guachambala, M., **Boivin, T.** (2019). Bark and ambrosia beetle (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) diversity in natural and plantation forests in Ecuador. *Environmental Entomology*, 48(3), 603-613.

Thèse de M. Martínez

Projet Plantabal S.A. & Quevedo University (Equateur)/CRENGS (USA)/Quevedo University (2016-2019)

Collaboration : A. Cognato (Univ. Michigan, USA)

Les communautés de scolytes sont encore relativement mal connues dans les forêts naturelles et plantées d'Amérique du sud, en dépit de l'intérêt de ces connaissances en termes de biodiversité et de risque entomologique. Dans cette étude, nous avons caractérisé des patrons de variation de l'abondance, de la richesse spécifique et de la composition en espèces dans des communautés de scolytes de deux forêts naturelles (une primaire et une secondaire) et d'une plantation commerciale de balsa en Équateur. Un total de 18 169 spécimens collectés nous a permis de caractériser 85 espèces (dont 3 exotiques), 16 genres et six tribus différentes. Nous avons identifié des espèces indicatrices de chaque type d'habitat, et il est apparu que les communautés de scolytes des forêts naturelles et des plantations sont plus susceptibles de différer par la composition en espèces que par leur richesse spécifique. Les plantations commerciales de balsa fournissent notamment d'abondantes ressources favorables aux scolytes indigènes et exotiques en Équateur. Ces résultats jettent une nouvelle lumière sur les communautés de scolytes des forêts d'Équateur et fournissent une base de données pour la surveillance d'espèces constituant un risque émergent possible dans ces écosystèmes.

CONTEXTE

La connaissance et la surveillance des communautés d'insectes forestiers sont des outils de gestion du risque entomologique dans les forêts naturelles et exploitées qui ont fait leurs preuves. Ils sont d'autant plus importants à l'époque de l'Anthropocène en raison de l'évolution de la distribution géographique et de la composition des espèces d'insectes et d'arbres. On peut s'attendre à une augmentation des cas d'expansion rapide de l'aire de répartition des insectes se nourrissant sur les arbres en raison de la présence d'hôtes préexistants ou de nouveaux hôtes introduits, d'un climat changeant, et à la faveur de temps de génération courts, d'un potentiel de reproduction élevé et d'une grande capacité de dispersion des insectes (Ayres & Lombardero, 2018).

En Équateur, les réserves naturelles nationales et privées et les plantations représentent actuellement environ 20 et 50% (respectivement) de la surface terrestre (Dangles et al. 2009). Dans la région côtière, la diversité en espèces du couvert végétal en zone primaire et les forêts tropicales secondaires génèrent de forts contrastes microclimatiques et un large éventail de niches écologiques pour les communautés d'insectes (Dangles et al., 2009 ; Seibold et al., 2016). Les plantations commerciales sont également susceptibles d'abriter un nombre important d'espèces d'insectes, la culture du balsa étant affectée par exemple par 70 d'entre elles

(Dangles et al. 2009). En revanche, seules 50 espèces de Scolytinae étaient décrites jusqu'à présent en Equateur tous habitats confondus (Wood, 2007), et d'une manière générale leur diversité et leur abondance restaient méconnues dans la plupart des plantations et forêts naturelles du pays. Ce manque de connaissances est une source de préoccupation importante pour la conservation et la protection des différents types d'habitats forestiers de ce pays et d'autres qui abritent les mêmes espèces d'arbres en Amérique du sud. A l'aide de pièges appâtés à l'éthanol relevés sur une année entière, nous avons entrepris un travail de description des communautés de scolytes néotropicaux à travers des mesures d'abondance et de richesse spécifique dans trois types d'habitats forestiers : une forêt naturelle primaire, une forêt naturelle secondaire et une plantation de balsa en Équateur. Nous avons comparé la composition en espèces des communautés échantillonnées dans chaque habitat. Nous avons également estimé les relations entre l'abondance des scolytes et les habitats par la méthode de la valeur *IndVal* de Dufrêne & Legendre (1997). Cette méthode permet d'identifier des espèces indicatrices, c'est-à-dire des espèces principalement présentes dans un habitat tout en étant généralement absentes des autres.

RESULTATS & CONCLUSIONS

Cette étude a permis de recenser un total de 85 espèces de Scolytidae, tous habitats confondus, suggérant que les 50 espèces décrites jusqu'à ce jour par Wood (2007) représentait une sous-estimation importante de la diversité des Scolytidae en Equateur. Nous avons enregistré un niveau de diversité similaire à des forêts et milieux agricoles tropicaux d'Asie (Hulcr et al. 2008, Sittichaya et al. 2012) et supérieur à d'autres forêts néotropicales d'Amérique du sud (Abreu et al. 2012 ; Macedo-Reis et al. 2016 ; Sandoval Rodriguez et al. 2017). Nous n'avons pas détecté de différence significative entre les richesses spécifiques cumulées de la forêt primaire (57 ± 2.6 espèces), de la forêt secondaire (48 ± 3.9) et de la plantation de balsa (56 ± 2.9). La richesse spécifique en Scolytidae dans le balsa dépasse également les 42 espèces déjà décrites dans des plantations commerciales par Wood (2007) et Chevès et al. (2017). En fait, ces travaux ont montré que les trois types d'habitats forestiers influencent davantage la composition en espèces des communautés que la richesse spécifique. Des analyses en coordonnées principales (PCoA) et de groupes par l'indice de similitude de Bray-Curtis ont montré de plus fortes ressemblances entre les communautés des deux forêts naturelles et qu'elles diffèrent toutes deux de celle de la plantation (**Fig. 18**). Contrairement à la monoculture de balsa, celles-ci avaient une trentaine d'espèces d'arbres en commun et de classes d'âges variées, possédant donc des niveaux d'hétérogénéité d'habitat associés à des niches structurelles plus similaires pour les insectes qu'avec la plantation de balsa. On pourrait s'attendre à ce que la diversité des communautés d'insectes soit dépendante de la diversité des plantes présentes sur le site, cependant les communautés de scolytes à ambrosia y sont peut-être moins sensibles que d'autres groupes d'insectes tels que les phyllophages (Sittichaya et al., 2012). Les scolytes sont fortement attirés par l'éthanol (Hulcr et al., 2008), dont la concentration peut augmenter fortement chez le balsa en réponse à divers facteurs de stress biotiques, abiotiques et physiologiques (Ranger et al. 2018). Par ailleurs, l'exploitation du balsa à partir de 3-4 ans et l'auto-élagage fréquent en plantations entraînent l'accumulation de débris ligneux, des piles de grumes, des arbres morts, et des branches mortes sur le sol qui constituent des ressources attractives pour un grand nombre d'espèces de scolytes (Pérez-De la Cruz et al., 2016). C'est le cas du genre *Hypothenemus* abondamment capturé ici et qui comprend de nombreuses

espèces exploitant majoritairement les débris ligneux (Kirkendall et al., 2015). Une forte richesse spécifique en scolytes a également été rapportée par Sandoval Rodriguez et al. (2017) sur une plantation native d'hévéa.

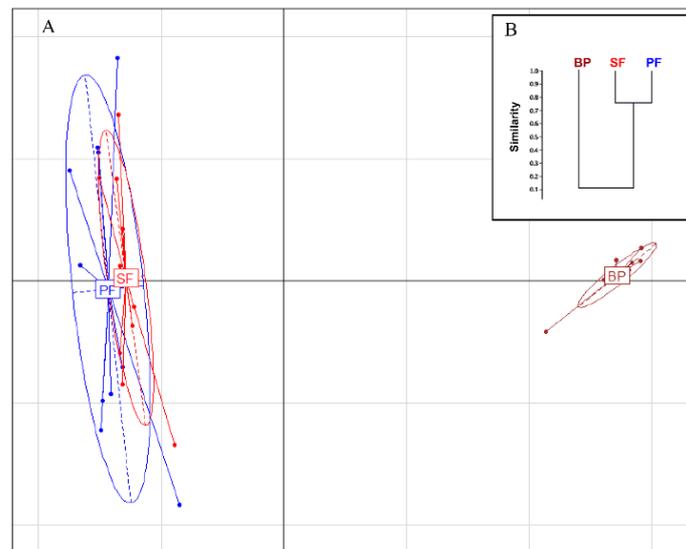


Figure 18. Analyse de la structure des communautés de Scolytinae collectées dans trois habitats forestiers d'Equateur (PF : forêt primaire, SF : forêt secondaire, BP : plantation de balsa). A : Analyse en coordonnées principales (PCoA) des trois communautés avec projection des scores d'habitat dans le plan défini par l'axe 1 horizontale (69,7%) et l'axe 2 vertical (12,4%). Les étiquettes d'habitat sont au centre de gravité de chaque habitat et sont liées à chaque échantillon de l'habitat correspondant. B: Dendrogramme de similitude par l'indice de Bray-Curtis montrant les affinités des trois communautés en terme de composition d'espèces (coefficient de corrélation cophénétique : 0,9973).

En termes de composition des communautés, nous avons mis en évidence des espèces de scolytes indicatrices des différents types d'habitats forestiers que nous avons échantillonnés. La tribu Cryphalini comporte des espèces indicatrices de la plantation de balsa, avec une contribution importante d'espèces du genre *Hypothenemus* évoqué précédemment, qui représentaient près de 63 % de toutes les espèces capturées dans cet habitat. Ce genre comprend de nombreuses espèces qui se développent fréquemment dans des zones écologiquement perturbées (Hulcr et al., 2008), telles que les monocultures d'*Eucalytus grandis* (Müller & Andreiv, 2004) ou des systèmes mixtes hévéa-caféier (Sandoval Rodriguez, 2017), et moins fréquemment dans des forêts naturelles au Brésil (Meurer et al. 2013). La tribu Xyleborini, la plus abondante, comprend de nombreuses espèces indicatrices des forêts naturelles, en accord avec d'autres études (Hulcr et al. 2008, Sittichaya et al. 2012, Sandoval Rodriguez et al. 2017). Le Xylebore *C. ochromactonus* (voir section 1.3.1.b) a pu être effectivement identifié comme espèce indicatrice des plantations de balsa. Cette tribu regroupe des scolytes à ambrosia au mode de reproduction endogame extrême, ce qui leur confère un fort potentiel invasif et leur permet de maintenir des niveaux de population élevés dans les forêts naturelles (Andersen et al. 2012). Le genre *Xylosandrus* a pu être associé préférentiellement aux forêts naturelles, comme c'est probablement le cas dans les forêts tropicales primaires et secondaires du Costa Rica (Andersen et al. 2012). C'est intéressant car nous en avons échantillonné deux espèces connues pour être envahissantes en dehors de zones à climat tropical (*X. morigerus* et *X. compactus*), dans les peuplements forestiers du

sud de l'Europe par exemple, du fait de leur grande polyphagie partout où le climat permet le développement de leurs champignons symbiotiques (Kirkendall & Faccoli 2010). Enfin, dans la tribu Corthylini, la plus diversifiée, *Premnobium cavipennis* semble être une espèce indicatrice de la forêt secondaire, avec une abondance substantielle dans la plantation de balsa. Elle est considérée comme un ravageur important dans les plantations d'Eucalyptus au Brésil (Flechtmann et al. 2001), et elle semble abondante dans des plantations de teck et de balsa d'Equateur (Chevès et al. 2017).

Un intérêt de cette étude a été de montrer que les plantations forestières en monocultures ne présentent pas nécessairement un appauvrissement en espèces par rapport aux forêts naturelles, elles peuvent abriter des communautés riches mais dont la composition leur est propre. Notamment, des espèces trouvées indicatrices des plantations équatoriennes sont déjà reconnues comme problématiques dans d'autres agro-écosystèmes néotropicaux, et des espèces reconnues envahissantes dans d'autres pays ne sont pas nécessairement typiques de milieux déjà fortement anthropisés mais indicatrices de forêts naturelles dans leur aire native. Cela supporte la nécessité d'acquérir une bonne connaissance des communautés exploitant des habitats forestiers de diverses natures. En ce qui concerne l'Equateur, cette étude va stimuler l'établissement de programmes de détection précoce par l'Agence équatorienne de protection des plantes (AGROCALIDAD, Département d'Agriculture d'Equateur), dont l'objectif est une surveillance des plantations et forêts naturelles à hauts risques et une réponse rapide aux nouvelles introductions d'insectes.

2. BIOLOGIE DE L'INVASION DES INSECTES FORESTIERS

Cette section décrit mes activités de recherche sur des populations envahissantes d'insectes forestiers. Les invasions biologiques sont généralement décrites comme une succession de stades impliquant des processus et des mécanismes qui varient selon les espèces et le contexte (Catford et al., 2009 ; Blackburn et al., 2010) : (1) l'introduction, (2) l'établissement, (3) l'expansion secondaire, et (4) l'impact dans l'écosystème receveur. Je me suis intéressé à ces différents stades à travers deux systèmes modèles : la cochenille du pin maritime *Matsucoccus feytaudi* (Hemiptera : Coccoidea) et les hyménoptères séminiphages du genre *Megastigmus* inféodés au cèdre de l'Atlas. Dans cette section, je présente des travaux empiriques portant sur les routes d'invasions, les mécanismes d'expansion secondaires des populations introduites, et les traits d'histoire de vie favorisant le succès des invasions. Ils ont été réalisés en partie dans le cadre de la thèse de C. Gidoïn (2011-2014), du post-doctorat de T. Lander (2011-2014), et des stages de Master 2 Recherche de S. Jacquelin (2009) et M. Suez (2012), que j'ai encadrés. Les impacts des invasions seront quant à eux traités délibérément dans la section 3 '*Ecologie prédictive des interactions biotiques dans les écosystèmes forestiers*' car j'ai abordé cette thématique de façon plus théorique.

2. 1. Routes d'invasion et expansions secondaires

CONTEXTE

Les espèces exotiques envahissantes sont propagées au-delà de leur aire de répartition naturelle à la faveur d'une globalisation des activités humaines, qui permet de couvrir des distances dépassant leurs capacités de dispersion naturelles (Meyerson & Mooney, 2007). L'élucidation des routes d'invasions répond à des enjeux scientifiques et sociétaux forts. On cherche en ce sens à comprendre l'historique de ces phénomènes en caractérisant les régions sources des populations introduites et les voies de transport possibles, et en estimant les nombres d'individus introduits et d'évènements d'introductions indépendants. Ces connaissances sont cruciales pour la gestion des populations introduites car elles permettent par exemple de renforcer la vigilance dans l'aire native et dans les points d'entrée (ports, aéroports etc) et de rechercher des ennemis naturels natifs pour la lutte biologique dans la zone envahie. Ces connaissances permettent également de répondre à des questions fondamentales liées aux processus d'invasion et d'adaptation des organismes à de nouveaux environnements (Estoup & Guillemaud, 2010). L'expansion secondaire des populations d'insectes introduites peut ensuite résulter d'évènements de dispersion à longue distance, de la colonisation d'environnement adjacents par diffusion d'individus à courte distance, ou par la combinaison des deux par dispersion dite stratifiée (Liebhold & Tobin, 2008 ; Ciosi et al., 2011). La dispersion à longue distance emploie principalement des mécanismes passifs de dispersion, alors que les dispersions à courte distance et stratifiées peuvent employer des mécanismes de dispersion actifs et passifs. Les mécanismes actifs font intervenir les capacités motrices (généralement le vol) des insectes, tandis que les mécanismes passifs impliquent d'autres organismes vecteurs (Liebhold & Robin, 2008), des vents

dominants (Reynolds & Reynolds, 2009), et des facteurs anthropiques (Robinet & al., 2009; Kaňuch et al., 2013).

Les introductions et les expansions secondaires d'espèces exotiques envahissantes traduisent des événements démographiques qui étaient traditionnellement déduits de méthodes directes reposant sur des observations actuelles et historiques et de méthodes indirectes s'appuyant sur des modèles de génétique des populations (Guillemaud et al. 2010). Cependant, les méthodes directes peuvent être incomplètes, rares ou trompeuses, et la stochasticité de l'histoire démographique et génétique survenant lors de l'introduction (e.g., dérives génétiques et mélanges de populations) peut produire des signaux génétiques complexes que la plupart des méthodes indirectes ne parvenaient pas à déchiffrer. Surtout, aucune de ces méthodes traditionnelles ne permettait le soutien statistique d'un scénario d'invasion particulier lorsque plusieurs étaient plausibles (Guillemaud et al. 2010). Le développement de nouvelles approches en calcul bayésien approché (ABC)⁹ a permis de contourner le calcul de la vraisemblance exacte dans l'ajustement du modèle aux données génétiques en utilisant des simulations basées sur de la coalescence et des statistiques résumées (Beaumont et al. 2002 ; Csilléry et al. 2010). Dans le cadre des invasions biologiques, l'utilisation d'ensembles de données simulées contrôlées permet d'opérer un choix statistique par l'estimation de probabilités et de leurs intervalles de confiance pour chacun des scénarios démographiques qui sont testés, ainsi que des paramètres démographiques structurant les scénarios (Cornuet et al. 2008 ; Estoup & Guillemaud 2010). L'application des approches ABC à la biologie de l'invasion a fourni un éclairage pertinent sur des histoires d'introduction complexes et parfois contre-intuitives (Estoup & Guillemaud 2010; Lombaert et al., 2010), y compris chez les insectes forestiers (Boissin et al., 2012 ; Lesieur et al., 2019 ; Javal et al., 2019).

Je me suis intéressé à l'utilisation de l'ABC pour la résolution des histoires démographiques des populations envahissantes de *M. feytaudi* dans les peuplements de pins maritimes français et italiens en collaboration avec Carole Kerdelhué et Christian Burban (INRAE BIOGECO), et de *M. schimitscheki* dans les cédraines françaises en collaboration avec Marie-Anne Auger Rozenberg (INARE URZF) et Carole Kerdelhué (INRAE CBGP). Pour ces deux espèces, notre approche a consisté à combiner des données historiques de présence des populations envahissantes, des données génétiques (marqueurs mitochondriaux et microsatellites) obtenues dans des populations natives et envahissantes, et des données environnementales pour inférer les scénarios les plus probables d'introduction et d'expansion secondaire, ainsi que leur empreinte sur la structure génétique spatiale de ces espèces. Sur de courtes distances, les flux de gènes procèdent de déplacements passifs ou actifs au sein et entre peuplements d'hôtes continus, contigus ou suffisamment proches. On attend ainsi un maintien relatif de la diversité génétique des insectes dans un tel axe de colonisation de proche en proche¹⁰, sauf si un effet fondateur se produit lors d'une nouvelle colonisation. Pour les longues distances, la dispersion liée à l'activité humaine ou à des éléments climatiques (vents dominants par exemple) permet la colonisation fortuite d'hôtes éloignés, et les signatures génétiques de ces événements dépendront principalement du nombre de fondateurs. Ces caractéristiques font de *M. feytaudi* et *M. schimitscheki* de bons systèmes d'étude pour analyser les scénarios de colonisation contrastés et leur empreinte sur la structure génétique des populations d'insectes envahissantes.

⁹ Approximate Bayesian Computation en anglais

¹⁰ Stepping-stone dispersal en anglais

En effet, l'écologie et l'historique d'expansion secondaire de ces deux espèces est susceptible d'inclure des mécanismes de dispersion à la fois naturels et anthropiques, impliquant des déplacements à court et à long distance des fondateurs.

RESULTATS & CONCLUSIONS

Un historique d'invasion contrasté chez la cochenille du Pin maritime

En bref...

[P19] Kerdelhué, C., Boivin, T., & Burban, C. (2014). Contrasted invasion processes imprint the genetic structure of an invasive scale insect across southern Europe. *Heredity*, 113(5), 390-400.

Collaboration : C. Kerdelhué (INRAE CBGP), C. Burban (INRAE BIOGECO)

Les processus par lesquels des organismes sont introduits puis envahissent de nouvelles zones sont généralement d'origines multifactorielles. Nous avons ici étudié l'histoire de l'invasion de la cochenille du pin maritime *Matsucoccus feytaudi*, un insecte forestier qui ne provoque pas de dégâts à son hôte spécifique dans son aire native (sud-ouest de la France, Espagne et Maroc), mais qui a dévasté les forêts de pins maritimes du sud-est de la France où il a été détecté dans les années 1960, et celles d'Italie et de Corse qu'il a colonisé par la suite. Par des approches de génétique des populations basées sur des marqueurs microsatellites et du calcul bayésien approché (ABC), nous avons montré que l'histoire de l'invasion peut être décrite en trois étapes successives impliquant différents processus de colonisation et de dispersion. D'abord, des introductions massives se sont produites à partir de la forêt plantée des Landes vers le sud-est de la France, probablement en raison du transport de bois infesté après la Seconde Guerre mondiale. Une expansion par étapes, conforme à une dispersion naturelle stratifiée, a ensuite permis à *M. feytaudi* d'atteindre les forêts de pins maritimes de la Ligurie et de la Toscane en Italie. L'île de Corse a été accidentellement colonisée dans les années 1990 par dispersion passive aérienne et à longue distance d'un nombre limité de fondateurs provenant des forêts du sud-est de la France et de la Ligurie.

Matsucoccus feytaudi est une cochenille strictement associée au pin maritime, dont elle dépend pour sa reproduction et son développement. Son aire de répartition naturelle est fragmentée entre le Maroc, la péninsule ibérique et le sud-ouest de la France. Elle a colonisé les peuplements de pin maritime du sud-est de la France après au cours des années 50, puis a été découverte en Italie, en Ligurie, à la fin des années 1970, et en Corse en 1994, et en Toscane en 1999 (Jactel et al., 1998 ; Binazzi, 2005). Dans son aire de répartition d'origine, *M. feytaudi* est associée aux lignées occidentales et marocaines de son hôte (Burban & Petit, 2003), qui lui sont naturellement résistantes et qui ne développent aucun symptôme suite aux attaques de l'insecte (Harfouche et al., 1995). Elle a été détectée dans le sud-est de la France en raison des lourds dégâts qu'elle causait dans les pinèdes locales, qui appartenaient à la lignée orientale du pin maritime qui n'a aucune histoire évolutive avec *M. feytaudi* (Harfouche et al., 1995 ; Burban & Petit, 2003). La dispersion naturelle de *M. feytaudi* repose principalement sur le vol actif des mâles et sur le transport passif

des mâles et des larves de premier stade par le vent comme les autres petits arthropodes sans ailes qui constituent le "plancton aérien" (Reynolds & Reynolds, 2009), alors que les femelles adultes sont sessiles et ne se dispersent pas. Des mouvements assistés par les activités anthropiques sur de courtes ou de longues distances résultent également du transport de bois colonisé par les insectes. Dans sa distribution orientale, le pin maritime présente des peuplements plus ou moins continus le long de la côte d'azur jusqu'en Ligurie, et plus morcelés jusqu'à la Toscane.

Nous avons travaillé à partir d'insectes échantillonnés dans trois sites du sud-est de la France, trois sites espagnols (Galice, Valence, Sierra Nevada), un site portugais (sud) et un site marocain (nord) pour l'aire native de *M. feytaudi*, et dans deux sites du sud-est de la France, trois sites italiens (un en Ligurie et deux en Toscane) et cinq sites corses pour les aires envahies. Nous avons combiné des données génétiques issues de quatre marqueurs mitochondriaux et de sept marqueurs microsatellites pour notre analyse. Ces informations ont été utilisées pour conduire une approche ABC (logiciel DIYABC de Cornuet et al., 2010) en cinq étapes séquentielles emboîtées impliquant la structure génétique spatiale des populations dans l'aire native, et les colonisations successives du sud-est de la France, de la Ligurie, de la Corse et de la Toscane. Nos résultats ont montré que la colonisation continentale du sud de l'Europe par *M. feytaudi* résulte d'introductions d'origine anthropique non-intentionnelles suivies d'une dispersion naturelle vers l'Italie. A contrario, la colonisation de la Corse résulte plus vraisemblablement d'un événement rare de dispersion à longue distance aidée par le vent.

La **Figure 19** résume l'histoire de cette invasion que nous avons pu retracer. Les populations du sud-est de la France ont été fondées par des individus originaires de la région Aquitaine. Les informations génétiques nucléaires suggèrent un goulot d'étranglement à l'introduction de très faible intensité, suggérant un grand nombre de fondateurs introduits en même temps ou d'introductions multiples (Lombaert et al., 2011 ; Lye et al., 2011). Etant donné la distance séparant les populations sources des premières populations introduites, c'est l'hypothèse d'une dispersion à longue distance assistée par l'homme à travers le transport de bois infesté que nous avons retenue. Une forte demande de bois de reconstruction pendant et après la seconde guerre mondiale et l'absence de symptômes d'attaques liées à la résistance de la lignée ouest du pin maritime ont probablement empêché toute détection du risque d'infestation et donc favorisé les transports répétés de *M. feytaudi* vers la Méditerranée. Les pullulations de *M. feytaudi* y ont probablement été accélérées par la forte sensibilité des pins maritimes de la lignée orientale présente en abondance en peuplements naturels (Harfouche et al., 1995). La cochenille s'est ensuite étendue vers l'est en Ligurie dans les décennies suivantes, sans différenciation génétique significative, ni perte de diversité génétique, par rapport à la première zone envahie. Cela a été soutenu par un effet fondateur d'intensité modérée estimé dans les populations liguriennes. Après l'introduction accidentelle depuis l'Aquitaine, *M. feytaudi* a donc très probablement étendu sa distribution par dispersion naturelle, progressive et à courte distance le long des pinèdes plus ou moins continues de la côte méditerranéenne. Le vol des mâles et la dispersion aérienne des larves en seraient les mécanismes. Les populations de Toscane les plus éloignées, et les plus fragmentées aussi, résultent génétiquement d'un mélange des populations françaises du sud-est et ligurienne. Notre hypothèse est qu'elles ont été fondées par une dispersion stratifiée depuis le sud-est de la France, ou et a finalement atteint la fragmentation de la distribution de l'hôte soit par un tremplin du Sud-Est de la

France, ou par une expansion locale des populations liguriennes les plus proches. Ce type d'expansion est connue pour des espèces progressant dans un habitat fragmenté (Ciosi et al., 2011 ; Gilioli et al., 2013).

Le patron d'expansion vers la Corse était radicalement différent, avec des signes d'un nombre relativement faible de fondateurs. Les cochenilles ont été observées pour la première fois dans une forêt éloignée des principales voies de communication (ports et routes) (Jactel et al., 1998), ce qui pourrait favoriser l'hypothèse d'une colonisation indépendante des activités humaines. Elles semblent avoir été transportées principalement du sud-est de la France et la Ligurie, mais avec une plus forte contribution française (82%). Ce scénario est tout à fait cohérent avec une dispersion à longue distance aidée par le Mistral, un vent régional dominant qui est classiquement observé au printemps (c'est-à-dire lorsque les larves sont dispersables) et qui est connu pour s'étendre jusqu'à quelques centaines de kilomètres de pour finalement atteindre la Corse (Jansà, 1987). Toutes les populations échantillonnées en Corse avaient les mêmes pools alléliques et n'étaient pas génétiquement différenciées, ce qui suggère un événement unique de colonisation suivi d'une expansion locale progressive entre des peuplements d'hôtes voisins.

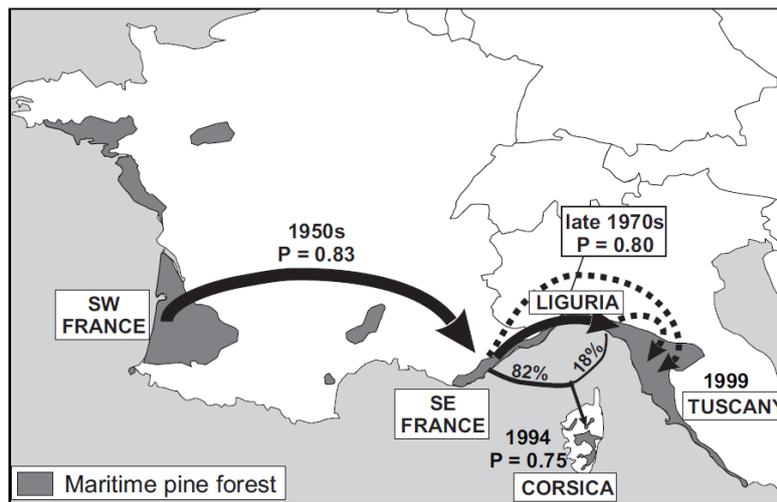


Figure 19. Représentation graphique du scénario d'invasion de *M. feytaudi* en Europe du sud-est, incluant les quatre foyers envahissants du sud-est de la France, de la Ligurie, de la Toscane et de la Corse, déduit d'une approche ABC séquentielle. Pour chaque foyer, les flèches indiquent les voies d'invasion les plus probables et la valeur de probabilité associée (P). Les dates d'introduction, basées sur des données historiques, sont indiquées pour chaque région. L'épaisseur des flèches est en lien avec les nombres de fondateurs estimés pour chaque foyer.

Une conclusion intéressante supplémentaire de ce travail est que la première région envahie constituait une "tête de pont" (*sensu* Lombaert et al., 2010) à partir de laquelle des larves transportées par le vent pouvaient accidentellement atteindre une île, la Corse. Les peuplements reliques de pins maritimes d'Algérie et de Tunisie, qui sont génétiquement proches des populations du sud-est de la France, de la Corse et de l'Italie de cette espèce d'arbre (Burban & Petit, 2003), sont jusqu'à présent exempts de ce ravageur majeur. Comme ils se sont révélés très sensibles lors des essais de provenance (Harfouche et al., 1995), il convient maintenant de mettre en place des politiques de surveillance et de gestion rigoureusement ciblées pour

empêcher de nouvelles introductions de *M. feytaudi* dans le monde à partir de ces nouvelles populations potentiellement sources.

Un succès d'invasion malgré un fort effet fondateur chez un insecte spécialiste des graines dans les cédraies françaises

Megastigmus schimitscheki est une espèce inféodée aux cèdres de la Turquie, du Liban, de Syrie (*Cedrus libani*) et de Chypre (*C. brevifolia*). En une vingtaine d'années, cette espèce a colonisé la quasi-totalité des cédraies (*C. atlantica*) de la région PACA et a débuté son expansion en Occitanie récemment. Dans les peuplements de cèdres où elle est bien implantée, elle est associée à la destruction de près de 80% des graines produites par les arbres ([P12]Boivin et al., 2008). Les données historiques ont suggéré une probable introduction au début des années 90 en un site unique (le Mont Ventoux dans le Vaucluse) à partir de lots de graines de *C. libani* en provenance de Turquie (Fabre et al., 1999). *Cedrus libani* a effectivement été beaucoup utilisé pour le reboisement de régions montagneuses dans de nombreux pays méditerranéens, mais c'est *C. atlantica* qui avait été choisi en France et *C. libani* et *C. brevifolia* n'ont été introduits que ponctuellement pour l'ornementation. A ce jour, des populations de *M. schimitscheki* en dehors de son aire native n'ont été observées que dans le sud de la France.

Le scénario d'invasion

En bref...

[P14] Auger-Rozenberg, M. A., **Boivin, T.**, Magnoux, E., Courtin, C., Roques, A., & Kerdelhué, C. (2012). Inferences on population history of a seed chalcid wasp: invasion success despite a severe founder effect from an unexpected source population. *Molecular Ecology*, 21(24), 6086-6103.

ANNEXE 1

Projet ANR Blanc France-Canada MACBI (2011-2014)

Collaboration : C. Kerdelhué (INRAE CBGP), M.-A. Auger-Rozenberg (INRAE URZF)

Les forêts méditerranéennes sont des écosystèmes fragiles qui peuvent être menacés par des insectes exotiques envahissants provenant de différentes régions du bassin méditerranéen, mais pour lesquels les données historiques sont difficiles à rassembler et les patrons phylogéographiques sont encore mal connus pour la plupart des insectes de ces régions. Dans cette étude, nous nous sommes intéressés au scénario démographique de l'introduction en France de *Megastigmus schimitscheki*, un insecte spécialiste des graines de cèdre (*Cedrus* sp.) originaire du Moyen-Orient. A l'aide de marqueurs génétiques (mitochondriaux et microsattellites) et d'approches de génétiques des populations (dont ABC), nous avons caractérisé la structuration génétique géographique de ses populations au Moyen-Orient. Nous avons également déterminé sans ambiguïté que les populations envahissantes en France provenaient de Chypre, bien que les données historiques indiquaient la Turquie comme source la plus plausible. Ces résultats ont montré également que les invasions réussies en forêts peuvent procéder d'un événement d'introduction unique d'un nombre extrêmement limité de fondateurs.

Pour déterminer le scénario d'introduction de cette espèce en France, nous avons confronté les informations communément admises (Fabre et al., 1994) à l'analyse génétique de populations échantillonnées dans les aires d'origine (Turquie, Liban et Chypre) et d'introduction (sud-est de la France). Nous avons également testé l'hypothèse d'un important effet fondateur à l'introduction dans les populations françaises de *M. schimitscheki*. Dix-neuf peuplements de cèdres ont été échantillonnés, dont 10 sur *C. libani* (8 en Turquie et 2 au Liban), un à Chypre sur *C. brevifolia*, et huit en France sur *C. atlantica*. Nous avons recherché de l'information génétique à l'aide de deux types de marqueurs moléculaires : des séquences d'ADN mitochondrial (COI) et cinq loci microsatellites. Des approches classiques de structuration de diversité génétique et une approche démographique en ABC (logiciel DIYABC de Cornuet et al., 2010) ont été conduites conjointement.

Une conclusion forte de cette étude est que les informations apportées par les données génétiques n'étaient pas concordantes avec les données et présupposés historiques. Un total de 11 haplotypes mitochondriaux assez peu divergents forment trois groupes correspondant respectivement aux populations de Chypre, du Liban et de Turquie (Samova, **Fig. 20a**), et un haplotype principal (HT1) a été trouvé dans tous les insectes français, chypriotes et quatre turques. En toute concordance, l'analyse des microsatellites sépare clairement les populations françaises des populations natives, au sein desquelles quatre sous-clades correspondent aux grandes régions (Turquie Ouest; Turquie Est; Chypre et Liban) et Chypre est le sous-clade le plus proche des populations françaises (**Fig. 20b**).

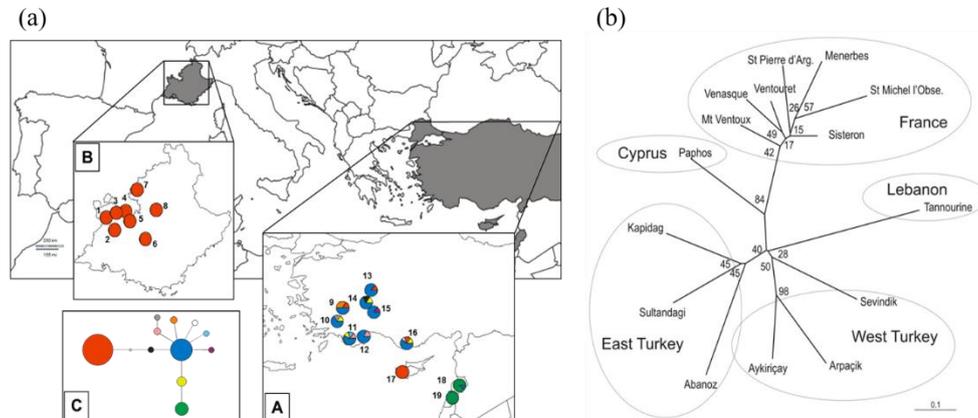


Figure 20. Analyse de structuration génétique de populations natives et envahissantes de *M. schimitscheki* à l'aide marqueurs mitochondriaux et microsatellites. (a) Distribution géographique et réseau d'haplotypes de *M. schimitscheki* : zone native dans le Proche-Orient (A), zone d'introduction en France (B), réseau d'haplotypes (C) ; (b) Arbre des populations de *M. schimitscheki* réalisé à partir des données de marqueurs microsatellites.

La comparaison de scénarios d'introduction en France à partir de chacune des quatre grandes régions natives par ABC a permis de soutenir sans ambiguïté un seul scénario démographique : les populations françaises de *M. schimitscheki* ont été fondées par un évènement unique d'introduction au Mont Ventoux depuis Chypre ($P=0.849$) à partir d'un très faible nombre d'individus ($N = 9.3 [4.4-101]$). Cette intense réduction de taille efficace lors de l'introduction en France corrobore la réduction globale du polymorphisme observée dans les populations françaises par

rapport aux populations de l'aire naturelle. Cela pourrait correspondre à une importation ponctuelle de graines de *C. brevifolia*, par exemple par un botaniste amateur, plutôt qu'une importation de semences de *C. libani* depuis les seules sources autorisées à l'époque, en Turquie (Ministère de l'Alimentation de l'Agriculture et de la Pêche, 2010). Selon le Département des Forêts chypriotes, aucun approvisionnement officiel en graines du cèdre endémique *C. brevifolia* n'était possible dans les années 90 (A. Christou, communication personnelle). Ainsi, alors que nous disposions d'informations assez précises sur la date et le lieu d'introduction de *M. schimitscheki* en France et que les routes d'importations de graines de *C. libani* pour la reforestation en France étaient relativement bien identifiées, nos travaux ont désigné un scénario d'introduction inattendu et montré une incompatibilité entre les informations historiques et génétiques. Ceci confirme que les scénarios d'invasion peuvent être bien plus complexes qu'ils n'y paraissent, comme cela avait été montré chez la Chrysomèle du maïs *Diabrotica virgifera* (Ciosi et al., 2008) et la Coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* (Lombaert et al., 2010).

Il était communément admis que le succès d'une invasion est positivement corrélé au nombre d'individus fondateurs (*propagule pressure*, Colautti et al. 2006). Les invasions réussies par des introductions multiples expliquent effectivement en partie comment une grande diversité génétique peut être restaurée dans les populations envahissantes, en particulier lorsque les populations sources sont génétiquement divergentes (Pascual et al. 2007 ; Lawson Handley et al. 2011). Notre étude de l'invasion de *M. schimitscheki* a cependant compté parmi les cas d'invasions particulièrement réussies à partir d'un nombre étonnamment faible d'individus (Pascual et al. 2007 ; Zayed et al. 2007). Il a été montré que certaines espèces envahissantes compensent la perte de variation génétique associée aux effets fondateurs à l'introduction. Chez la fourmi argentine (*Linepithema humile*), ces effets fondateurs ont entraîné une diminution de l'agressivité intraspécifique qui a permis la formation de supercolonies en Amérique du Nord (Tsutsui et al. 2000). Chez *H. axyridis*, des effets fondateurs purgent les mutations délétères associées à la dépression de consanguinité (Facon et al. 2011). Plus spécifiquement pour les organismes haplodiploïdes tels que les Hyménoptères, un fardeau génétique caché dans les femelles diploïdes hétérozygotes devrait être purgé par la sélection chez les mâles haploïdes (Werren 1993). Ce dernier mécanisme pourrait avoir été à l'œuvre pour limiter la dépression de consanguinité dans les premiers stades de l'invasion de *M. schimitscheki* en France.

En bref...

[P20] Lander, T. A., Klein, E. K., Oddou-Muratorio, S., Candau, J. N., **Gidoïn, C.,** Chalon, A., ... & **Boivin, T.** (2014). Reconstruction of a windborne insect invasion using a particle dispersal model, historical wind data, and Bayesian analysis of genetic data. *Ecology and evolution*, 4(24), 4609-4625.

Post-doc de T. Lander, C. Gidoïn associée à ce travail pendant sa thèse et M2 de S. Jacquelin

Projet ANR Blanc France-Canada MACBI (2011-2014)

Collaboration : S. Muratorio et E. Klein (INRAE URFM/BioSP)

L'analyse des modes d'expansion des espèces envahissantes éclaire les succès d'invasions et renseigne sur de nouvelles zones où le risque d'invasion est le plus élevé. Nous avons étudié des historiques de dispersion de *M. schimitscheki* après son introduction dans le sud-est de la France que nous avons reconstitués à partir de données climatiques et d'un modèle de trajectoire des particules dispersées par le vent à l'échelle régionale. Le pouvoir explicatif de ces historiques a été testé par (1) l'analyse de survie des données empiriques de présence-absence, et (2) l'analyse en ABC des données microsatellites de *M. schimitscheki* à l'aide d'un modèle de coalescence. Nous avons trouvé que l'expansion de l'insecte à l'échelle régionale résulte d'une dispersion à longue distance à partir de sites proches du lieu d'introduction. Une corrélation significative entre les données de présence-absence et des scénarios reposant sur des données climatiques a supporté le vent comme vecteur le plus probable d'une dispersion passive à longue distance de *M. schimitscheki*. Ce résultat confirme que la combinaison d'une forte propension à la dispersion passive d'un insecte avec l'existence de vents régionaux dominants est un moteur probable de l'expansion secondaire rapide d'une espèce envahissante.

L'expansion de *M. schimitscheki* dans le sud-est de la France a été particulièrement rapide, en dépit d'une distribution très hétérogène de son hôte obligatoire dans le paysage à l'échelle régionale. Cette expansion n'a pas été égale dans toutes les directions à partir du Mont Ventoux car la majorité des peuplements infestés étaient situés à l'est ou au sud-est du Mont Ventoux (**Fig. 21**). La distance séparant chaque population de cèdre (10-30 km) dépasse en effet très largement les capacités de vol actif de l'insecte. La vallée du Rhône est soumise au Mistral, qui désigne des vents forts et intermittents qui se déplacent vers le sud-est et qui jouent un rôle important dans le mouvement de particules d'aérosols dans la région (Salameh et al., 2007). On sait que les vents dominants contribuent à la dispersion d'un grand nombre d'insectes (e.g., Anderson et al. 2010) et le genre *Megastigmus* est enclin à la dispersion par le vent (Jarry et al. 1997). L'invasion de *M. schimitscheki* était donc un cas d'étude très intéressant pour tester des scénarios de dispersion passive aidée par des facteurs physiques de l'environnement car nous disposions (1) d'information relativement précises sur la zone et la période d'introduction, (2) de données de présence/absence de l'insecte dans 52 sites répartis dans le sud-est de la France pour les 16 années écoulées depuis sa détection (1995-2010), (3) de données génétiques

(microsatellites) recueillies dans un grand nombre de populations de l'aire d'expansion de l'insecte, et (4) de données météorologiques.

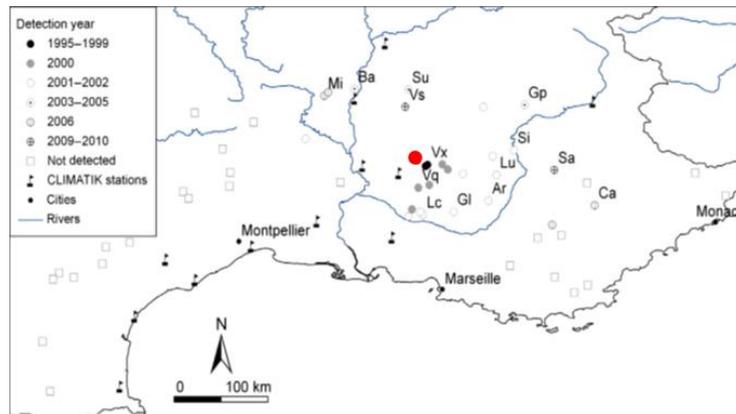


Figure 21. Historique d'expansion de *M. schimitscheki* dans le sud-est de la France. Toutes les cédraies qui figurent sur la carte ont été suivies pour la présence ou l'absence de l'insecte, celles qui portent un code à deux lettres ont été génotypées. Le site d'introduction au Mont Ventoux (Vx) figure en rouge.

Au cours du post-doctorat de Tonya Lander (Université d'Oxford) que j'ai co-encadré avec Sylvie Muratorio et Etienne Klein (URFM), nous avons cherché à assimiler les trajectoires passives de *M. schimitscheki* dans l'air à celles de particules dispersées par le vent, puis à confronter ces trajectoires aux données historiques et génétiques disponibles. Nous avons utilisé pour cela le modèle NOAA-HYSPLIT, qui utilise des données historiques sur les vents pour estimer les trajectoires de vol de particules hypothétiquement libérées d'un endroit donné à une date historique donnée et autorisées à voyager pendant une période de temps déterminée partout dans le monde (Draxler & Rolph, 2003). Nous avons testé en particulier si l'expansion secondaire de *M. schimitscheki* était soutenue par des événements de dispersion passive à courte (proche en proche) ou longue distance depuis le Mont Ventoux, et si cela était mieux expliqué par des données climatiques d'échelle locale (vents de basse altitude) ou régionale (vents de haute-altitude) expliquaient plus précisément les données de présence-absence. Pour cela nous avons testé plusieurs scénarios démographiques d'expansion basés sur la dispersion à courte et longue distance en utilisant deux approches indépendantes et complémentaires : (1) la comparaison dans un cadre ABC de scénarios démographiques concurrents basés sur les données génétiques, et (2) une analyse de survie basée sur les données historiques de présence/absence de *M. schimitscheki* et les trajectoires simulées par NOAA-HYSPLIT.

La principale conclusion de cette étude est que l'invasion régionale de *M. schimitscheki* a répondu le plus vraisemblablement à un modèle d'événements de dispersion à longue distance répétés depuis le site d'introduction au Mont Ventoux. Dans l'approche ABC, c'était effectivement le scénario le plus soutenu statistiquement ($P = 0.9729$) et tous les autres scénarios de dispersion à courte distance ont reçu un soutien beaucoup plus faible avec des intervalles de confiance non chevauchants ($P = 0.0052$ à 0.0177). L'analyse des données sur la direction du vent provenant des 12 stations météorologiques locales a également montré que, la plupart des années, la plus grande proportion du vent soufflait vers le sud-est. En

outre, de 1994 à 2010, le nombre de jours pendant lesquels le vent a soufflé vers le sud-est était deux à trois fois plus élevé que dans d'autres directions. Ces résultats, associé à l'observation que la majorité des peuplements infestés sont situés à l'est ou au sud-est du Mont Ventoux (**Fig. 21**), suggère que le vent pourrait être un important vecteur de dispersion pour cette espèce. Dans l'analyse de survie, tous les scénarios établis avec les trajectoires de NOAA – HYSPLIT avaient des valeurs significatives et positives du coefficient d'effet (**Tableau 3**, valeur P <0,0001 pour tous les scénarios), ce qui signifie que la colonisation d'un site par *M. schimitscheki* se produit plus rapidement avec l'augmentation du nombre de trajectoires de particules passant au niveau de ce site. Mais c'est le scénario impliquant une dispersion à longue distance à partir du site d'introduction ("Ventoux" dans le **Tableau 3**) qui a donné de meilleurs résultats.

Tableau 3. Résultats de l'analyse de survie des trois scénarios de dispersion par le vent pour *M. schimitscheki*. Les valeurs positives des coefficients d'effet estimés signifient que la colonisation d'un site se produit plus rapidement lorsque la covariable (ici le nombre de points de particules dans la cellule de la grille de chaque site d'étude selon chaque scénario) augmente. Le test du rapport de vraisemblance fournit une P-valeur qui indique si la covariable a un effet significatif sur la vitesse de colonisation d'un site. La comparaison des valeurs du test du rapport de vraisemblance permet de comparer les scénarios de dispersion (car les trois scénarios comprenaient le même nombre de paramètres) : la valeur élevée du scénario "Longue distance du Mont Ventoux" indique qu'il fournit la meilleure adéquation aux données empiriques de colonisation.

Dispersal scenarios	Estimated effect (95% confidence interval)	Likelihood ratio test	P-value
Long-distance from Mont Ventoux	0.0053 (0.0034, 0.0078)	54.44	<0.0001
Short-distance from all sites	0.0005 (0.0003, 0.0007)	50.62	<0.0001
Short-distance from all sites plus 4-year delay	0.0016 (0.0010, 0.0022)	13.5	0.002

Chez les insectes, les mouvements à longue distance peuvent être fréquents et entraîner des vitesses de propagation plus rapides que ne le prévoient les modèles de diffusion simples (Suarez et al. 2001). En outre, la dispersion à longue distance est un facteur essentiel de la réussite de la colonisation lorsque la distance à de nouveaux sites appropriés dépassent les distances de dispersion normales de (Wilson et al. 2009). Cela peut notamment s'appliquer aux espèces spécialistes telles que *M. schimitscheki* pour lesquelles la fragmentation du paysage et l'incapacité à utiliser des habitats alternatifs représentent des obstacles à la simple diffusion. Une asymétrie de direction de dispersion résulte généralement d'une combinaison de facteurs environnementaux et au comportement de dispersion des espèces (Bullock et al., 2002). Les disperseurs passifs sont influencés par des vecteurs directionnels tels que les courants océaniques ou les vents dominants, qui génèrent des directions d'écoulement prédominantes et confèrent une orientation préférentielle des mouvements d'individus (Pringle et al. 2011). Les régions situées à l'est/sud-est du Mont Ventoux sont plus montagneuses et à une altitude plus élevée que les régions situées à l'ouest/sud-ouest. Comme la vitesse des vents est généralement plus élevée à haute d'altitude qu'à basse altitude (Westbrook & Isard 1999), Cette situation pourrait expliquer la tendance à la dispersion sur de longues distances dans cette direction à partir du Mont Ventoux.

Conclusion

Ces travaux menés sur le succès de l'invasion de *M. schimitscheki* dans la grande majorité des cédraies françaises mettent en lumière les enjeux d'une gestion rigoureuse du commerce de graines de *C. atlantica*. Cette essence est devenue particulièrement attractive pour les forestiers et les semenciers au sein et en dehors de l'Union européenne (Ministère de l'Alimentation de l'Agriculture et de la Pêche, 2010). Cependant, il n'existe presque aucune mesure de contrôle de la qualité sanitaire des graines récoltées dans les peuplements sélectionnés pour la fourniture de semences de cèdre dans le pays, et les technologies efficaces telles que la radiographie à rayons X restent difficilement accessibles en routine en raison de son coût. En conséquence, certains lots commerciaux de graines de *C. atlantica* peuvent contenir près de 20% de graines infestées par *M. schimitscheki* (observation personnelle). Le risque est donc élevé de voir les populations françaises envahissantes de servir elles-mêmes de tête de pont pour de nouvelles invasions dans le bassin méditerranéen. A l'instar de ce que nous avons décrit chez *M. feytaudi* et le pin maritime, la problématique *M. schimitscheki* - *C. atlantica* s'inscrit dans les caractéristiques des espèces envahissantes récentes liées au commerce ornemental ou forestier international, qui mêlent alors une forte capacité de dispersion à des introductions multiples et indépendantes (Lesieur et al., 2019 ; Javal et al., 2019).

2. 2. Traits favorisant le succès d'une invasion

CONTEXTE

Le succès d'une invasion se réfère à la capacité des populations introduites de s'accroître numériquement à partir d'une densité qui peut être faible à l'introduction. Ce succès est dépendant des traits d'histoire de vie de l'espèce et de sa réponse aux caractéristiques biotiques et abiotiques de l'environnement receveur, tels que le climat, la présence/absence d'ennemis naturels et de compétiteurs et la disponibilité en ressources (Williamson, 1996 ; Shea et Chesson 2002). L'identification des facteurs de succès des invasions est une étape clé dans la gestion de ces espèces et la prédiction d'invasions futures d'espèces proches (Sakai et al., 2001 ; Kolar et Lodge, 2001). Le caractère invasif des espèces réside dans la performance, l'originalité et la plasticité des traits fonctionnels, et ceux qui permettent à une espèce non indigène de devenir envahissante sont généralement ceux qui favorisent une reproduction et une dispersion rapides pour établir rapidement des populations viables dans un environnement receveur possiblement contraignant. Les milieux dans lesquels se déroulent les invasions peuvent être fortement saisonniers et stochastiques, si bien que des traits sélectionnés dans l'aire native pour répondre à l'hétérogénéité spatiale et temporelle de facteurs environnementaux abiotiques et/ou biotiques peuvent contribuer au succès de l'établissement d'une espèce exotique (Ricciardi et al., 2013). Aussi, pour une espèce exotique, la présence d'une espèce native exploitant la même niche écologique dans l'écosystème receveur peut conduire à divers scénarios : la coexistence, la survie par son déplacement dans un espace ouvert qui se présente occasionnellement ou périodiquement, le déplacement compétitif de l'espèce native, ou l'extinction (Williamson, 1996 ; Sakai et al., 2001). Une espèce exotique peut être donc devenir envahissante soit parce qu'elle présente des traits permettant l'accès et l'occupation de niches écologiques ou parce qu'elle présente des traits plus performants dans la

compétition interspécifique avec une espèce native (Levine et al., 2003). Parmi ceux-ci, on peut citer des traits plus avantageux pour la recherche et l'acquisition des ressources, une fécondité plus élevée, ou une supériorité compétitive dans des relations agonistiques au sein de la niche écologique (Reitz & Trumble, 2002). Dans ce contexte, l'analyse de traits associés à la fitness chez des espèces envahissantes et natives est une manière d'identifier des mécanismes impliqués dans le succès des premières et de potentiels nouveaux processus en jeu suite au remaniement des communautés suite aux invasions (Kolar et Lodge 2001 ; Sakai et al. 2001).

Je me suis intéressé à ces principes dans les forêts méditerranéennes à travers l'invasion des cédraies par *M. schimitscheki*. En France, les graines du Cèdre de l'Atlas sont également exploitées par un autre hyménoptère étroitement apparenté, *M. pinsapinis*, qui s'est établi par l'importation de graines d'Afrique du Nord (massifs de l'Atlas) probablement dans la première moitié du XX^{ème} siècle et qui a été détecté dans les années 50 (Fabre et al. 2004). Dans ce cadre, on qualifie *M. pinsapinis* d'espèce résidente (ou naturalisée) plutôt que native, omniprésente dans les cédraies françaises et ne montrant plus d'expansion de sa distribution (Fabre, 1999). *Megastigmus schimitscheki* étant strictement originaire du Proche-Orient, les cédraies du sud-est de la France constituent la seule zone de sympatrie entre les deux espèces au monde. Du fait d'un développement larvaire exclusif à l'intérieur des graines à raison d'une seule larve par graine, *M. schimitscheki* et *M. pinsapinis* partagent la même niche écologique, ce qui laisse supposer des relations de compétition interspécifique pour l'accès aux graines si la disponibilité de celles-ci devenait limitante. Des interférences agonistiques sont d'ailleurs possibles à l'intérieur des graines puisqu'une larve apparemment plus âgée peut consommer partiellement une plus jeune (observation personnelle). Ces deux espèces de *Megastigmus* exploitent par ailleurs une ressource fluctuante, donc potentiellement limitante. Le Cèdre de l'Atlas montre en effet une propension au masting (Krouchi et al., 2004), c'est-à-dire une alternance synchronisée entre individus d'une population d'années de forte production de graines et d'années durant laquelle elle est quasiment nulle (Kelly, 1994).

Il était donc tout à fait intéressant d'essayer de comprendre comment cette espèce a pu envahir une région en moins de 20 ans dans un contexte biotique local incluant une espèce résidente occupant la même niche écologique (*M. pinsapinis*) et une ressource de densité très hétérogène, voire imprévisible, dans le temps (masting). Les traits vers lequel je me suis orienté en particulier chez les deux espèces de *Megastigmus* concernaient : (1) la phénologie, qui peut conditionner un accès temporel prioritaire à la ressource pour l'une des deux espèces (Reitz & Trumble, 2002), (2) les capacités de reproduction (fécondité et fécondité réalisée), en lien direct avec le taux de croissance des populations (Sakai et al., 2001), et (3) la diapause, qui est une réponse adaptative des insectes à la stochasticité de leur environnement (Danks, 1987).

RESULTATS & CONCLUSIONS

Un différentiel d'utilisation de la ressource en graines

En bref...

[P12] Boivin, T., Rouault, G., Chalon, A., & Candau, J. N. (2008). Differences in life history strategies between an invasive and a competing resident seed predator. *Biological Invasions*, 10(7), 1013-1025.

Projet IRG Marie Curie POPFIME (2005-2007)
Collaboration : J.-N. Candau (National Resources Canada, CA)

L'analyse des traits d'histoire de vie des espèces exotiques envahissantes est indispensable à la compréhension de leur succès et des mécanismes qui se mettent en place dans les communautés receveuses. L'hyménoptère *Megastigmus schimitscheki* a envahi les cédraies françaises en présence de *M. pinsapinis*, une espèce proche qui occupe la même niche écologique. Nous avons étudié la phénologie et des traits de la reproduction pour comparer les capacités d'accès à la ressource (graines de cèdre) et de son exploitation entre ces deux espèces. Nous avons montré que *M. schimitscheki* est significativement plus précoce que *M. pinsapinis* à émerger après l'hiver, ce qui confère un accès privilégié à la ressource chez des espèces monovotines comme celles-ci. La fécondité des femelles était significativement supérieure chez *M. schimitscheki*, et les deux espèces pondent l'essentiel de leurs oeufs au cours de leur première semaine d'existence. Ces résultats suggèrent que des traits liés à la phénologie et la reproduction pourraient expliquer en partie l'avantage compétitif et le succès de l'invasion de *M. schimitscheki*, qui serait donc capable d'occuper plus efficacement une niche écologique encore vide à chaque saison de reproduction.

Les mécanismes de compétition qui s'expriment entre deux espèces exploitant une même ressource possiblement limitante relèvent soit d'une compétition d'utilisation, si l'une des deux espèces accède plus aisément à la ressource que l'autre, ou d'une compétition par interférence, si l'une limite ou empêche l'autre d'accéder à cette ressource (Reitz & Trumble, 2002). La phénologie joue un rôle majeur dans la mise en place de ces mécanismes car on a observé une meilleure fitness chez des individus plus précoces dans la saisonnalité parmi les plantes (Ishii & Higashi, 2001), les amphibiens (Ryan & Plague, 2004), les reptiles (Olsson & Shine, 1997) et les insectes (Hanks et al., 1995). C'est pourquoi nous avons comparé la dynamique saisonnière d'émergence d'adultes de *M. schimitscheki* et *M. pinsapinis*, collectés à l'automne dans 16 cédraies différentes et maintenus dans un environnement naturel commun jusqu'à leur émergence au printemps suivant. Dans des sous-échantillons, nous avons ensuite évalué la fécondité de femelles (ou charge initiale en oeufs) des deux espèces, définie par le nombre d'oeufs matures qu'une femelle peut pondre l'émergence. Dans d'autres sous-échantillons, nous avons estimé une cinétique de fécondité réalisée (ou fertilité) des deux espèces, définie par le nombre de larves produites par classe d'âge des mères, afin de déterminer si l'essentiel de la ponte dans les graines se produit dès le début ou tout au long de l'existence des femelles. La combinaison des suivis phénologiques et de ces traits liés à la reproduction est une

façon de comparer les succès d'utilisation des graines par *M. schimitscheki* et *M. pinsapinis*.

Les résultats ont montré que les jours juliens auxquels 10, 50 et 90% des individus avaient émergé différaient significativement (intervalles de confiance à 95% sur les estimations non-chevauchants), indiquant une précocité nette de *M. schimitscheki* par rapport à *M. pinsapinis* (Fig. 22a). Les 50% d'émergence des femelles étaient 9 et 18 jours plus précoces (respectivement en 2004 et 2005) chez *M. schimitscheki* que chez *M. pinsapinis*, et les 90% d'émergence de *M. schimitscheki* ne chevauchaient pas ou peu les 10 % d'émergence de *M. pinsapinis*. Ceci suggère une importante allochronie entre les deux espèces à l'émergence, ce qui permet d'envisager un accès prioritaire aux graines pour *M. schimitscheki*. Les femelles de *M. schimitscheki* semblent également disposer d'un nombre supérieur d'œufs à l'émergence (Fig. 22b, $P < 0.0001$) et d'une fécondité réalisée totale supérieure (Fig. 22c, $P < 0.05$), suggérant un potentiel reproducteur supérieur chez l'espèce envahissante. Il semble que les femelles des deux espèces pondent la plus grande majorité de leurs œufs au cours de la première semaine de vie, avec une longévité moyenne estimée à environ 11 jours pour les deux espèces (Fig. 22c).

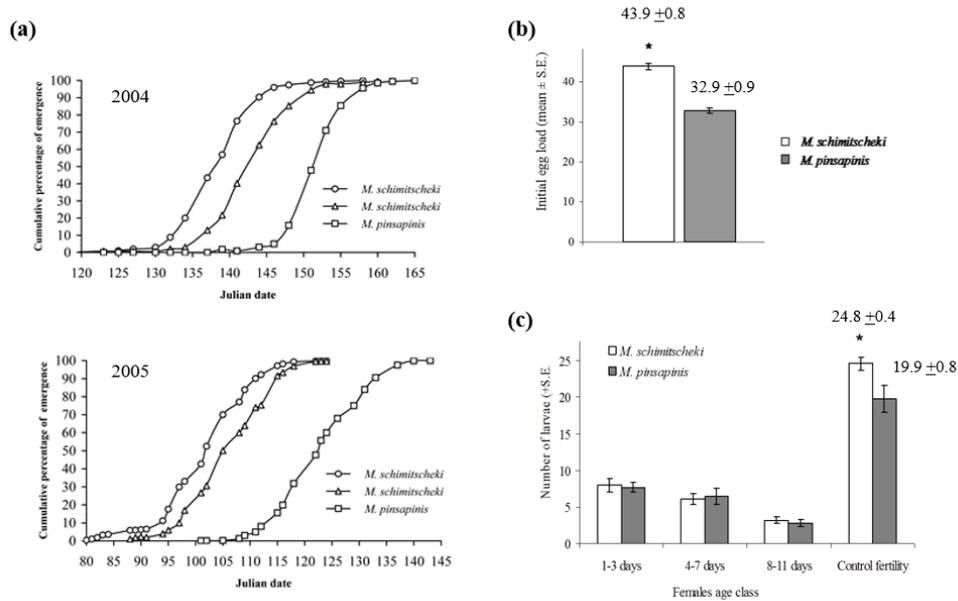


Figure 22. Phénologie d'émergence et traits de la reproduction de *M. schimitscheki* et *M. pinsapinis*. (a) Cinétiques d'émergence en 2004 et 2005 d'adultes mâles (cercle) et femelles (triangle et carré); (b) Fécondité moyenne des femelles en nombres d'œufs matures à l'émergence; (c) Fécondité réalisée moyenne (en nombre de larves produites) par classe d'âge et totale (contrôle) au cours de la vie des femelles.

L'ensemble de ces données montrent que les femelles de *M. schimitscheki* ont la possibilité d'utiliser un plus grand nombre d'œufs dès leur émergence et pendant une période durant laquelle leur niche écologique est vide du fait de l'émergence plus tardive de *M. pinsapinis*. Cette allochronie est donc susceptible de générer des mécanismes de compétition interspécifique d'utilisation de la ressource et d'interférence agonistique. En effet, la précocité phénologique de *M. schimitscheki* favorise une préemption de la ressource graine pour *M. pinsapinis* et un désavantage

dans la compétition larvaire pour celle-ci après la ponte car une larve plus âgée, donc plus grosse, de *M. schimitscheki* sera plus à même de remporter des combats à l'intérieur de la graine.

L'hypothèse selon laquelle la phénologie est un trait qui confère à *M. schimitscheki* un avantage compétitif sur *M. pinsapinis* qui permettrait d'expliquer le succès de son invasion dans le sud-est de la France sera traitée de façon théorique dans la section 3 « *Ecologie prédictive des interactions biotiques dans les écosystèmes forestiers* ».

Propension à la dispersion dans le temps

En bref...

[P15] **Suez, M., Gidoïn, C.,** Lefèvre, F., Candau, J. N., Chalon, A., & **Boivin, T.** (2013). Temporal population genetics of time travelling insects: a long term study in a seed-specialized wasp. *PloS one*, 8(8), e70818.

Thèse de C. Gidoïn et M2 de M. Suez

Projet ANR Blanc France-Canada MACBI (2011-2014)

Collaboration : F. Lefèvre (INRAE URFM)

Les environnements spatialement ou temporellement hétérogènes posent des contraintes aux organismes, qui peuvent en retour évoluer vers des stratégies d'évitement par dispersion spatiale ou temporelle. Chez les insectes, la diapause prolongée est une réponse aux environnements stochastiques qui consiste à répartir la sortie de diapause d'une cohorte sur plusieurs années consécutives. C'est un refuge démographique temporel qui peut favoriser l'expansion des espèces exotiques envahissantes. Cependant les conséquences de cette stratégie sur les structures génétiques temporelles des populations restent méconnues. Nous avons étudié comment un patron bimodal inédit de sortie de diapause prolongée pouvait affecter les flux de gènes dans une population naturelle de l'Hyménoptère envahissant *M. schimitscheki*, échantillonnée pendant 10 années consécutives. À l'aide de marqueurs microsatellites polymorphes, nous n'avons pas constaté de rupture temporelle de flux de gènes. Cette population était cependant constituée de deux sous-populations génétiques distinctes qui divergeaient fortement dans leurs stratégies de diapause, et les phénotypes de diapause prolongée peuvent contribuer de manière substantielle à la reproduction et avoir un impact temporel les structures génétiques. Cette étude montre pour la première fois que des individus en diapause prolongée peuvent contribuer activement au flux de gènes temporel dans une population naturelle d'insectes, ce que nous avons appelé le rôle de "refuge génétique" de la diapause prolongée.

Chez les espèces vivant dans des environnements saisonniers et stochastiques, les traits d'histoire de vie sont fortement sélectionnés pour répondre à l'hétérogénéité temporelle de l'environnement abiotique et/ou biotique (Danks, 1987). La diapause est l'un de ces traits jouant un rôle clé dans l'évolution de l'histoire de vie des espèces animales devant faire face périodiquement à des conditions environnementales inappropriées pour la croissance et la reproduction (l'été ou l'hiver par exemple). Cependant, lorsque ces conditions sont moins prévisibles et que les espèces subissent

de fortes fluctuations spatiales ou interannuelles de leur environnement, la diapause peut s'étendre au-delà d'une année ou plus au-delà de la durée de diapause minimale (diapause obligatoire), on parle alors de diapause prolongée. C'est-à-dire qu'au sein d'une même cohorte, une fraction des individus ne sortira pas de diapause la même année que d'autres individus. C'est bel et bien une stratégie de dispersion temporelle qui, en dépit de coûts métaboliques, de reproduction et de survie associés, est interprétée comme une stratégie de refuge démographique dans des environnements fluctuants (Hanski, 1988). Cette qualité de refuge démographique est démontrée empiriquement et théoriquement lorsque la variabilité de la durée de la diapause diminue les risques d'extinction d'une population face à l'imprévisible tels que la limitation soudaine des ressources alimentaires, la prédation accrue ou les risques pathogènes (Hopper, 1999 ; Menu et al., 2000). Dans la plupart des cas, cette stratégie se traduit par des sorties de diapause pendant plusieurs années consécutives, avec des proportions décroissantes d'individus restant en diapause chaque année supplémentaire (Danks, 1987 ; Hanski, 1988 ; Menu, 1993).

Du point de vue génétique, il est généralement admis que la diapause prolongée peut favoriser le maintien de la diversité génétique dans une population car les individus d'une cohorte à émergence différée peuvent très bien rencontrer des événements démographiques ou de sélection différents de ceux rencontrés par des individus émergeant plus précocement (Ellner & Hairston, 1994 ; Evans & Dennehy, 2005). Mais lorsque nous nous sommes intéressés à cette question, il y avait un vide d'évaluation empirique du rôle de la diapause prolongée dans les flux de gènes temporels dans des populations animales. C'est précisément ce qui nous a motivé à entreprendre l'étude de la diapause larvaire prolongée chez *M. schimitscheki* dans le contexte de son invasion en France, cette stratégie pouvant théoriquement faciliter la diffusion de populations envahissantes dans les environnements stochastiques (Mahdjoub & Menu, 2008). Notre travail a donc consisté à :

- (1) Caractériser la stratégie de diapause des populations introduites de *M. schimitscheki* en estimant les proportions de phénotypes à diapause courte (SD) et à diapause prolongée (PD) dans des cohortes larvaires échantillonnées dans toute sa distribution actuelle en France¹¹,
- (2) Évaluer la structure génétique temporelle de l'une de ces populations naturelles et tester si une diapause prolongée peut entraîner une rupture de flux de gènes et générer une sous-structuration génétique temporelle,
- (3) Évaluer la contribution des phénotypes DP au pool génétique de cette population.

Pour cela, nous avons étudié le patron de diapause prolongée de 97 cohortes de *M. schimitscheki*, collectées dans 16 populations entre 1999 et 2008, à travers des données d'émergence suivies pendant 6 années consécutives. L'approche de génétique des populations a été réalisée à l'aide de huit marqueurs microsatellites polymorphes sur la plus ancienne population naturelle envahissante de *M. schimitscheki* dans sa zone d'introduction (Mont Ventoux). Elle a été échantillonnée pendant 10 années consécutives et pour laquelle le phénotype de diapause (SD ou PD) des individus émergents a été systématiquement identifié. Les données génétiques ont été analysées l'aide de tests de différenciation génétique (statistique

¹¹ SD : short diapause et PD : prolonged diapause, dans la publication associée à ce travail (Suez et al., 2013)

F de Wright, ou Fst, Weir & Cockerham, 1984) et des tests d'assignation bayésiens (logiciel STRUCTURE, Pritchard et al., 2000).

Ce travail a montré que *M. schimitscheki* présente systématiquement une stratégie atypique de diapause prolongée qui peut substantiellement influencer la structure génétique temporelle de ses populations. En comparaison de sa proche parente *M. pinsapinis* dont la fréquence d'individus entrant dans une année de diapause supplémentaire décroît chaque année, cette espèce montre un patron bimodal avec près de 20% des individus qui diapausent 4 années. C'est une stratégie tout à fait atypique qui n'avait jamais été décrite dans la littérature, où l'on trouve dans l'ensemble le même type de patron exclusivement décroissant que *M. pinsapinis*. Par exemple, chez le charançon du châtaignier *Curculio elephas*, 61, 35 et 4% des individus émergent respectivement après une, deux et trois années de diapause larvaire hivernale (Menu et al., 1993 ; Pélisson et al., 2013). Nous ignorons encore les causes possibles de cette divergence entre *M. pinsapinis* et *M. schimitscheki*. Une première hypothèse, la plus intuitive, repose sur la dynamique de fructification de leur plantes-hôtes respectives dans leur aire native. En Afrique du Nord et en France, la fructification *C. atlantica* suit généralement un cycle de 3 ou 4 ans avec deux années consécutives de production de graines modérée à élevée et une ou deux années de production presque nulle (Krouchi et al., 2004). On sait peu de choses sur la fructification de *C. brevifolia* à Chypre, mais les niveaux élevés de fragmentation de la population endémique et des conditions climatiques relativement contraignantes semblent générer des intervalles de quatre à sept ans entre les années de forte production de graines (Cyprus forestry department, 2005). La plus forte propension à la diapause chez *M. schimitscheki* pourrait représenter une réponse adaptative à une dynamique de production de graines plus imprévisible chez *C. brevifolia* que chez *C. atlantica*. Une deuxième hypothèse repose sur des changements génétiques survenus dans les populations françaises de *M. schimitscheki* résultant directement du processus d'invasion. La durée de la diapause est vraisemblablement un trait héréditaire multigénique, et l'effet fondateur très fort à l'introduction en France (voir section 2.1) pourrait avoir contribué à façonner de nouveaux phénotypes par sélection ou dérive génétique au cours de la phase d'établissement en France, tels que cela a pu être montré pour d'autres traits chez des fourmis envahissantes (Tsutsui et al., 2000). Cela reste à prouver, et l'accès à une population native grâce à une collaboration récente avec le Département Forestier de la République de Chypre devrait permettre de tester ces hypothèses.

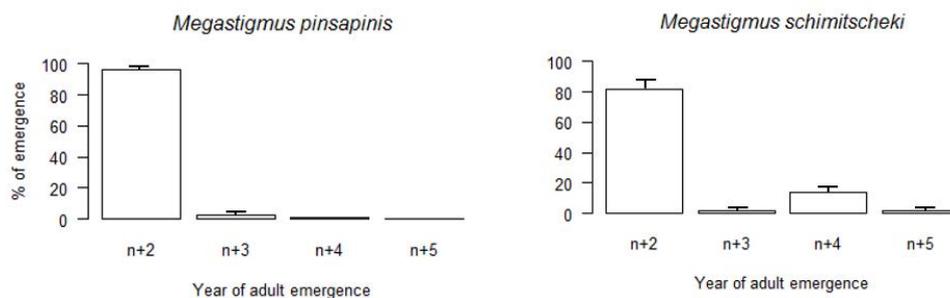


Figure 23. Proportions d'adultes émergents de graines de *C. atlantica* du sud-est de la France dans des cohortes de *M. pinsapinis* (N= 23) et *M. schimitscheki* (N=96) au cours des cinq années suivant leur production à l'année n.

Au niveau génétique, une valeur F_{st} non significative (0,2 %) entre les cohortes des années paires (2000, 2002, 2004, 2006 et 2008) et impaires (1999, 2001, 2003, 2005 et 2007) a suggéré que le patron bimodal de sortie de diapause n'a pas causé de rupture de flux de gènes dans la population du Mont Ventoux. Nous n'avons pas détecté non plus de différenciation génétique temporelle entre toutes les cohortes en utilisant des estimations de F_{st} par paires sur la période 1999-2008 ($F_{st} < 5\%$). Cette absence de différenciation peut résulter d'immigration régulière dans cette population, bien que le Mont Ventoux semble constituer davantage une source qu'un puits d'individus (voir section 2.1), ou bien du fait que cette population soit trop récente pour permettre la mise en place de mécanismes de différenciation génétique. Une autre hypothèse repose sur une contribution non négligeable des individus d'une cohorte paire émergeant à 3 et 5 ans au cours des années impaires, et inversement pour les individus des cohortes d'années impaires au cours des années paires, même si le patron de diapause bimodal suggère leurs fréquences relativement faibles (**Fig. 23**). Cette contribution pourrait effectivement être modulée par leur démographie car même de faibles fréquences peuvent limiter des effets de dérive génétique entre cohortes « paires » et « impaires » (Wade & McCauley, 1988), ou générer des contributeurs au pool génétique suffisamment abondants lorsque la taille efficace de la population est importante, suite à des années de fortes fructification par exemple.

L'analyse par tests d'assignation sur les cohortes 1999-2008 a montré un patron de structuration de la population en deux groupes génétiques distinctes avec une fréquence d'individus mélangés très faibles (**Fig. 24a et b**). C'était inattendu mais la constance de ce résultat dans les analyses (25 runs dans STRUCTURE) excluait l'existence d'un biais. Cette structuration semblait être stable dans le temps, plutôt que transitoire, car il n'y avait pas de tendance claire à la hausse ou à la baisse dans les fréquences respectives des groupes A ou B, et parce que les individus mélangés sont restés particulièrement rares pendant toute la période de l'étude (**Fig. 24c**). La rareté des individus mélangés suggère aussi que la conservation de ces deux groupes génétiques distincts ne résulte pas d'une immigration récurrente dans la population du Mont Ventoux. Dans la cohorte 2004, nous avons observé une différenciation génétique particulièrement forte entre les phénotypes SD et le PD ($P = 0.002$), avec des individus 2004-SD attribués globalement aux deux groupes A et B et les individus 2004-PD presque exclusivement assignés au groupe A (**Fig. 24a**). Il est intéressant de constater dans cette cohorte de 2004 que la sous-population A peut exprimer les phénotypes SD et PD dans des proportions équiprobables, tandis que la sous-population B exprime essentiellement le phénotype SD et parfois les phénotypes SD et PD. Dans ce contexte, une telle différenciation génétique entre les deux phénotypes SD et DP peut soutenir une implication substantielle des phénotypes DP dans la structure génétique temporelle de la plus ancienne population française de *M. schimitscheki*.

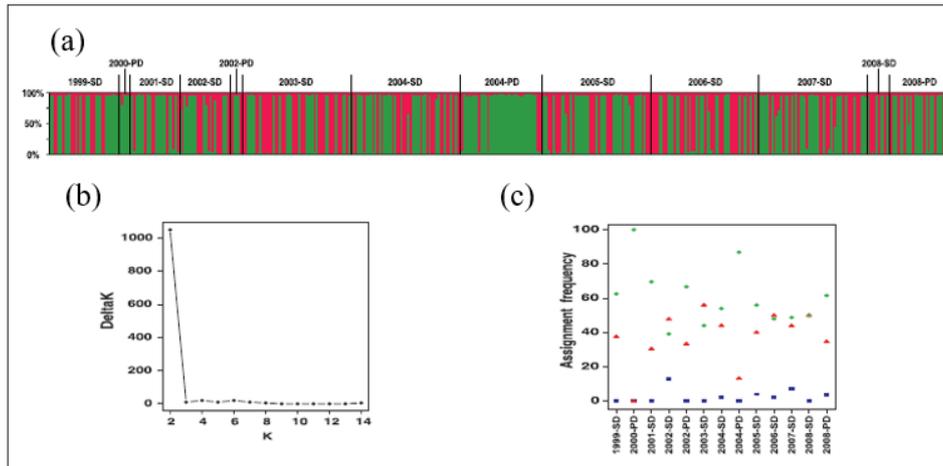


Figure 24. Regroupement génétique de dix cohortes successives de *M. schimitscheki* (1999-2008). Cette analyse bayésienne mise en œuvre dans STRUCTURE a utilisé un modèle permettant le mélange et a supposé deux groupes de population ($K = 2$). (a) Représentation graphique des deux groupes génétiques, où chaque ligne verticale représente un individu et chaque couleur représente un groupe. Les individus sont regroupés par année de production de la cohorte et par phénotype de diapause (SD = diapause de 2 ans, PD = diapause prolongée de 4 ans); (b) Courbe du DeltaK d'Evanno (2005) correspondant aux simulations de STRUCTURE; (c) Fréquences d'assignation des individus à chaque groupe dans chaque groupe (en vert et rouge selon les couleurs de la figure (a), les individus mélangés sont en bleu).

En conclusion, si la diapause prolongée avait été bien décrite comme un refuge démographique contre la stochasticité environnementale, ses conséquences sur la structure génétique des populations n'avaient été que très peu étudiées. Théoriquement, elle est supposée promouvoir la diversité génétique ou une augmentation de la taille effective de la population (Ellner & Hairston, 1994), mais les tests empiriques de ces prédictions restaient rares, uniquement en termes de structuration génétique spatiale avec une dormance prolongée favorisant la dispersion passive à courte distance (Bohonak et al., 2006). Notre travail sur la diapause prolongée atypique de *M. schimitscheki* a apporté les premières preuves empiriques de contribution de tels phénotypes au pool génétique dans une population naturelle d'insectes. Nous avons donc pu proposer le nouveau principe de *refuge génétique* de la diapause prolongée. Dans le contexte de l'invasion de *M. schimitscheki* en France, cette stratégie de dispersion temporelle est un possible facteur clé du succès observé, à travers une opportunité de contournement des périodes de famines imposées par le masting de *C. atlantica* dans chaque nouveau peuplement colonisé. Il a été démontré qu'une faible fréquence de diapause prolongée (0,1-0,2 ; 0.16 chez *M. schimitscheki*) maximise la vitesse d'invasion dans un environnement stochastique en augmentant le taux de croissance stochastique d'une population, contribuant à son établissement en compensant les coûts démographiques et de dispersion dans leur nouvel environnement (Mahdjoub & Menu, 2000).

3. ECOLOGIE PREDICTIVE DES INTERACTIONS BIOTIQUES DANS LES ECOSYSTEMES FORESTIERS

Cette section décrit mes travaux sur les dynamiques d'interactions interspécifiques dans les forêts, à travers l'étude de l'impact de l'invasion de *M. schimitscheki* sur les populations de son compétiteur *M. pinsapinis* dans les cédraies françaises et sur les implications de la prédation des graines par les insectes sur la démogénétique des arbres. J'ai abordé ces deux sujets de façon théorique par des approches de modélisation en collaboration avec L. Roques (INRAE, BioSP, PACA), dans le cadre des thèses de C. Gidoïn (2011-2014) et de V. Doublet (2017-2020) que j'ai co-encadrées.

3. 1. Impact écologique d'une invasion biologique

En bref...

[P22] **Gidoïn, C.**, Roques, L., & **Boivin, T.** (2015). Linking niche theory to ecological impacts of successful invaders: Insights from resource fluctuation-specialist herbivore interactions. *Journal of Animal Ecology*, 84(2), 396-406.

ANNEXE 2

Thèse de C. Gidoïn

Projet ANR Blanc France-Canada (2011-2014)

Collaboration : L. Roques (INRAE BioSP)

Les théories de la coexistence des espèces et de l'écologie des invasions sont fondamentalement connectées et fournissent un cadre théorique commun pour l'étude des mécanismes qui sous-tendent le succès des invasions et leurs impacts écologiques. Nous avons testé comment une ressource fluctuante (graines) et des différences de traits d'histoire de vie (phénologie, reproduction, diapause) peuvent influencer la coexistence d'une espèce exotique envahissante avec une espèce occupant la même niche écologique dans la communauté receveuse (respectivement *Megastigmus schimitscheki* et *M. pinsapinis*). En utilisant des suivis de populations d'insectes de long terme (1977-2010), nous avons mis au point une combinaison de modèles mécanistes et statistiques visant à (i) obtenir une description réaliste de la dynamique temporelle de ces espèces en interaction, et (ii) de clarifier les contributions respectives d'une ressource fluctuante et des différences de traits à l'impact à long terme de l'invasion de *M. schimitscheki* sur les populations de *M. pinsapinis*. Nous avons montré que la phénologie plus précoce de *M. schimitscheki* était le principal facteur du succès de son invasion et qu'elle contribue à long terme à l'exclusion compétitive de *M. pinsapinis* par un mécanisme de préemption de la ressource. Nos résultats soutiennent le rôle essentiel des différences entre espèces dans les nouveaux assemblages qui résultent des invasions biologiques.

CONTEXTE

Lorsqu'elles sont réussies, les invasions d'espèces exotiques produisent des assemblages d'espèces souvent inédits et sources de nouvelles interactions interspécifiques dans les communautés receveuses. Le succès d'une invasion peut refléter la capacité d'une espèce à croître numériquement à partir d'une population qui est généralement de petite taille. L'impact d'une invasion se réfère quant à lui à l'effet d'une espèce envahissante, une fois établie, sur une ou plusieurs composantes de la communauté envahie (Shea & Chesson, 2002). Les théories de l'invasion et de l'écologie des communautés sont fondamentalement connectées et fournissent un cadre conceptuel solide pour comprendre les succès et les impacts des invasions biologiques (Shea & Chesson, 2002; Melbourne et al., 2007; Ricciardi & MacIsaac, 2011).

Comme les invasions se déroulent souvent dans des environnements spatialement et/ou temporellement hétérogènes, déterminer leur influence sur les possibilités de coexistence entre des espèces envahissantes et indigènes est enjeu fort en biologie de l'invasion. Cette hétérogénéité serait susceptible à la fois d'accroître l'invasibilité (c'est-à-dire la sensibilité de l'environnement à l'invasion) et de réduire l'impact d'une invasion en permettant la mise en place de mécanismes de coexistence qui seraient absents dans des environnements homogènes (Davis et al., 2000; Melbourne et al., 2007). Dans un contexte de ressources pulsées, c'est-à-dire des ressources qui montrent d'importantes variations d'abondance relativement imprévisibles, on s'attend à deux grands types de mécanismes favorisant la coexistence des espèces qui reposent sur la différenciation des niches par des utilisations différentes des ressources (Chesson et al., 2004). Les mécanismes fluctuations-dépendants reflètent une utilisation optimale d'une ressource fluctuante lorsqu'elle atteint des niveaux différents, ce qui assure à chaque espèce son exploitation efficace lorsqu'un compétiteur est relativement peu actif. La différenciation de niches opère à différentes échelles temporelles : intra-annuelle, via des différences de phénologie entre les espèces, et/ou inter-annuelle, via des différences de dormance ou de diapause (Chesson et al., 2004; Venner et al., 2011). Les mécanismes fluctuations-indépendants permettent aux espèces d'exploiter différemment une ressource commune, fluctuante ou non. Ils impliquent des différences de traits d'histoire de vie entre espèces pour expliquer que l'une d'elles soit capable d'accéder à une partie de la ressource encore inexploitée par les autres espèces (hypothèse d'exploitation d'une niche vide), ou soit plus compétitive dans l'exploitation de ressources partagées et limitées (hypothèse de déplacement de niche) (Ricciardi et al., 2013). Dans ce dernier cas, on s'attend à ce qu'un chevauchement de niche avec une espèce envahissante plus compétitive devienne particulièrement défavorable à une espèce native (Elton, 1958; Ricciardi et al., 2013). Enfin, des interactions interspécifiques particulièrement fortes sont attendues entre des espèces étroitement apparentées au niveau phylogénétique et écologique, en particulier si elles n'ont pas coévolué (e.g., invasions successives) (Reitz & Trumble, 2002).

Le système d'invasion des cédraies françaises par les deux hyménoptères *M. schimitscheki* et *M. pinsapinis* (voir section 2.2.) s'intègre très bien dans ce cadre conceptuel car il semble propice à la mise en place de mécanismes de coexistence fluctuations-dépendants et/ou fluctuations indépendants. En effet, les échanges internationaux non contrôlés de graines de *Cedrus* depuis l'Afrique du Nord puis le Proche-Orient, ont généré un nouvel assemblage unique et récent entre deux espèces

n'ayant pas coévolué mais qui partagent un même cycle biologique cryptique hautement spécialisé sur la même ressource (Auger-Rozenberg et al., 2006; [P18]Boivin et al., 2014). Le masting du cèdre fait des graines ciblées par *M. schimitscheki* et *M. pinsapinis* une ressource pulsée (Krouchi et al., 2004). Enfin, malgré la proximité phylogénétique de ces deux espèces, des divergences d'histoire de vie ont été identifiées pour la phénologie ([P12]Boivin et al., 2008), la diapause ([P15]Suez et al., 2013) et le mode de reproduction parthénogénétique ([P18]Boivin et al., 2014).

Le premier objectif de ce travail était d'obtenir une description réaliste de la dynamique des populations de *M. pinsapinis* et *M. schimitscheki* en lien avec la dynamique de fructification du cèdre. Le second objectif était de clarifier les contributions relatives d'une ressource pulsée et des divergences de traits d'histoire de vie dans la dynamique de coexistence ou de déplacement compétitif de *M. schimitscheki* et *M. pinsapinis*.

Nous avons combiné des données historiques obtenues lors de suivis extensifs des taux d'infestation des graines par ces deux espèces (*M. pinsapinis* : 1977-2010), *M. schimitscheki* : 1994-2010, 32 populations) et de fructification du cèdre (2006-2012, 27 peuplements) avec une approche de modélisation mécaniste-statistique. Le modèle utilisé est un système dynamique à temps discret qui permet de décrire l'évolution des taux de prédation des graines par *M. pinsapinis* et *M. schimitscheki* au cours du temps. Nous faisons l'hypothèse que les individus émergeant les premiers peuvent exploiter la totalité des graines, et qu'en conséquence les individus émergeant plus tardivement n'ont accès qu'aux graines laissées par son compétiteur. L'approche développée dans cette étude est basée sur la comparaison d'une description réaliste de notre système avec quatre hypothèses de travail alternatives, qui diffèrent chacune de la description réaliste par une seule des caractéristiques clés : la phénologie, la diapause, la reproduction et la fluctuation de la ressource (Tableau 4). En ne modifiant qu'une seule de ces caractéristiques à la fois, nous avons mis en place une approche mécaniste nous permettant d'évaluer l'influence de chacune d'elles sur la dynamique de coexistence de *M. schimitscheki* et *M. pinsapinis*. Cette approche nous a permis d'étudier l'effet de la modification de ces quatre caractéristiques sur la dynamique de *Megastigmus* spp. et la coexistence des deux espèces sur le long terme à partir d'un évènement d'introduction de *M. schimitscheki* (100 ans).

Tableau 4. Résumé des composantes de l'approche mécaniste utilisée pour expliquer le succès de l'invasion de *M. schimitscheki* en présence de *M. pinsapinis* dans les cédraies françaises.

Modèle \ Trait	Phénologie ¹	Sexe-ratio ²	Diapause prolongée ³	Ressource
Réaliste	MK < MP	MK = 0.5 ; MP = 1	MK > MP	Fluctuante
Alt. phénologie	MK = MP	MK = 0.5 ; MP = 1	MK > MP	Fluctuante
Alt. reproduction	MK < MP	MK = MP = 1	MK > MP	Fluctuante
Alt. diapause	MK < MP	MK = 0.5 ; MP = 1	MK = MP	Fluctuante
Alt. ressource	MK < MP	MK = 0.5 ; MP = 1	MK > MP	Constante

Alt. : hypothèse alternative testée par la modification d'un seul trait dans le modèle (en bleu)

MK : *M. schimitscheki* ; MP : *M. pinsapinis*

¹ < : plus précoce

² ratio de femelles dans la population

³ > : proportion d'individus émergeant au-delà de 2 ans supérieure

RESULTATS & CONCLUSIONS

Les données historiques des populations d'insectes montrent que l'invasion de *M. schimitscheki* est associée à un déclin de *M. pinsapinis* en zone de sympatrie (**Fig. 25**). Les taux annuels de prédation des graines par *M. pinsapinis* varient mais ne montrent pas de tendance au déclin pendant la période qui précède l'invasion par *M. schimitscheki* (1977-1993). À partir de l'introduction de *M. schimitscheki* en France (1994), les taux annuels de prédation par *M. pinsapinis* déclinent fortement dans les populations en sympatrie, atteignant leur plus faible valeur 0.002 en 2009. De 2004 à 2010 (et jusqu'à aujourd'hui), les taux annuels de prédation par *M. pinsapinis* n'ont pas excédé 0.03, indiquant que les populations déclinantes de *M. pinsapinis* ne sont plus capables de croître numériquement. Pendant la même période dans les populations en allopatrie, les taux annuels de prédation des graines par *M. pinsapinis* varient sans présenter de tendance au déclin. Bien que variables, les taux annuels de prédation des graines par *M. schimitscheki* augmentent rapidement entre 1994 et 2004.

Les résultats de notre modélisation mécaniste du système cèdre-*Megastigmus* permettent de mettre en lumière les mécanismes impliqués dans le succès de l'invasion de *M. schimitscheki* et de ses conséquences sur les populations de *M. pinsapinis* :

- Dans le scénario réaliste, les taux de prédation des graines de *M. pinsapinis* augmentent rapidement suite à son introduction dans le système puis se stabilisent autour d'une médiane proche de 0.30, jusqu'à l'introduction de *M. schimitscheki* qui a pour conséquence une rapide et importante diminution des taux de prédation des graines par *M. pinsapinis* (**Fig. 26a**). Cette réponse est illustrée par la probabilité croissante d'exclusion de *M. pinsapinis* par *M. schimitscheki* sur la période simulée (**Fig. 26b**).
- Selon le scénario de ressource constante, il y a une nette augmentation des taux de prédation des graines par *M. pinsapinis* et *M. schimitscheki* en comparaison du système en ressource pulsée, mais les probabilités d'exclusion-coexistence ne diffèrent significativement de la description réaliste du système (**Fig. 26a, b**). Cela suggère que la ressource pulsée a essentiellement un effet négatif sur la dynamique des populations des deux espèces.

- Selon le scénario de reproduction totalement asexuée chez *M. schimitscheki*, les taux de prédation de cette espèce ont augmenté de 200% alors que ceux de *M. pinsapinis* ont diminué plus fortement et plus rapidement que dans la description réaliste du système, et la probabilité d'exclusion de *M. pinsapinis* augmente de 50% (**Fig. 26a, b**). Cela suggère que *M. schimitscheki* aurait eu un impact plus substantiel sur son compétiteur si elle partageait son mode de reproduction.
- Selon le scénario de quasi absence de diapause prolongée chez *M. schimitscheki*, les taux de prédation ont augmenté de 70% chez cette espèce qui est alors capable d'envahir le système plus rapidement que dans la description réaliste du système, ce qui se traduit par une augmentation de la probabilité d'exclusion de *M. pinsapinis* (**Fig. 26a,b**). Cela que la diapause prolongée contraint la dynamique de *M. schimitscheki* malgré une ressource pulsée, probablement à cause de la plus forte mortalité larvaire associée à cette stratégie dans notre modèle.
- Selon le scénario de phénologie identique entre les deux espèces, la médiane du taux de prédation par *M. schimitscheki* est nulle alors que celle de *M. pinsapinis* reste positive malgré l'introduction de son compétiteur (**Fig. 26a**). Des phénologies simultanées entraînent la forte domination de *M. pinsapinis* sur l'espèce envahissante qui ne parvient à s'établir dans le système que dans 50% des cas, contre 85% dans la description réaliste du système (**Fig. 26b**). Ces tendances sont donc contraires à celles observées dans la description réaliste de notre système, cela se traduit par une nette diminution de la probabilité de coexistence des deux espèces et d'exclusion de *M. pinsapinis* par *M. schimitscheki* (respectivement -10% and -40%, **Fig. 26b**).

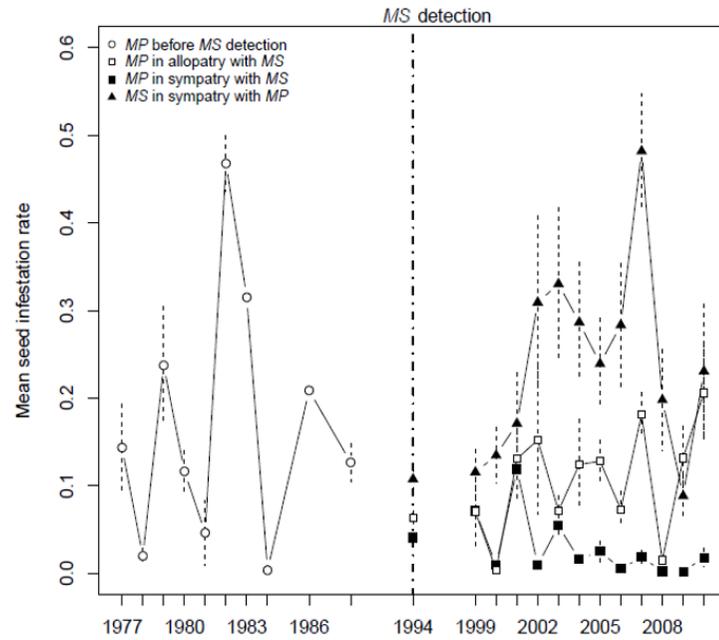


Figure 25. Évolution temporelle du taux de prédation moyen par *M. pinsapinis* (MP) et *M. schimitscheki* (MS) de 1977 à 2010 pour 32 populations parmi les 71 échantillonnées. La première détection de la présence de *M. schimitscheki* en 1994 est représentée par une ligne pointillée verticale.

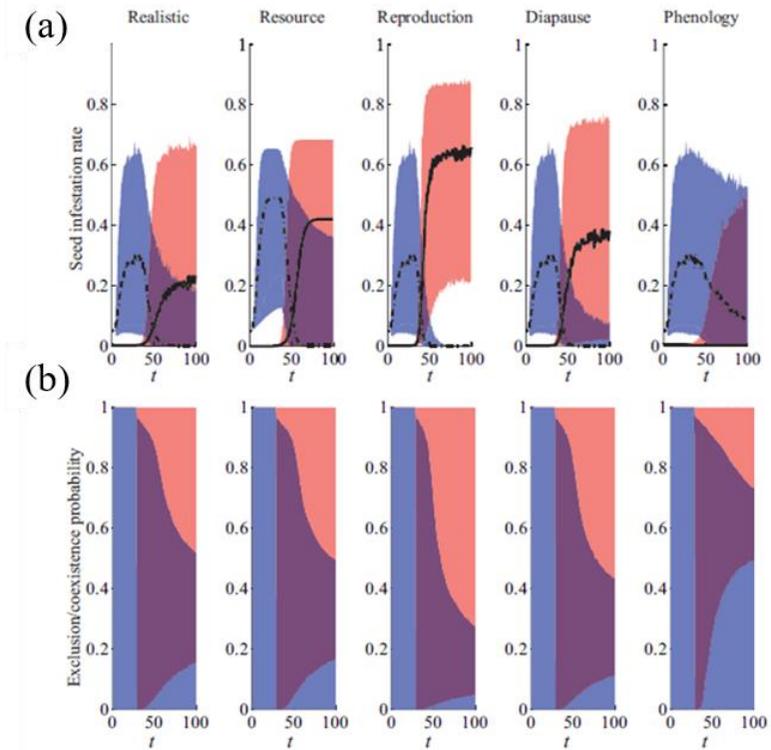


Figure 26. Résultats des simulations présentés pour la description réaliste du système et les quatre hypothèses de travail. (a) Evolution temporelle de la médiane et de l'enveloppe inter-quartile des taux de prédation des graines par *M. pinsapinis* (en bleu) et *M. schimitscheki* (en rouge). (b) Proportions de simulations où *M. schimitscheki* exclut *M. pinsapinis* (rouge), où *M. pinsapinis* exclut *M. schimitscheki* (bleu) et où les deux espèces coexistent (violet). Dans toutes les simulations réalisées sur une période de 100 ans, *M. pinsapinis* a été introduit dans le système au cours des 4 premières années avec des taux de prédation des graines égaux à 0,05. *M. schimitscheki* a été introduit plus tard, au cours des années $n = 30$ à 33, à un taux égal à 0,001.

Ces résultats ont montré qu'une ressource pulsée n'a pas d'influence sur l'issue de la compétition dans notre système, malgré leurs différences importantes dans l'utilisation de cette ressource. Ces différences à l'échelle saisonnière (phénologie) permettent la coexistence des espèces seulement s'il y a un avantage pour une espèce à accéder en premier à la ressource lorsque celle-ci est limitée, et si c'est un avantage pour l'espèce compétitrice d'être présente plus tardivement lorsque la ressource est abondante (Chesson et al., 2004 ; Venner et al., 2011). Notre système *M. schimitscheki* - *M. pinsapinis* apparaît comme un cas simple de compétition dominée par une espèce capable d'exploiter plus efficacement une ressource limitée. C'est pourquoi nos résultats supportent l'ensemble des théories basées sur le concept de niche qui postulent que les différences de traits d'histoire de vie entre les espèces affectent directement la fitness via des différences d'aptitudes compétitives entre les espèces. L'une des issues est effectivement l'exclusion compétitive des espèces résidentes dans une communauté envahie (Chesson, 2000; MacDougall et al., 2009). Nous montrons en effet que la coexistence entre *M. schimitscheki* et *M. pinsapinis* souffre de divergences phénologiques qui ne semblent pas permettre l'exploitation de niches temporelles distinctes. En effet, l'accès prioritaire à la ressource apporte un avantage très clair à l'espèce envahissante, et le déplacement compétitif de l'espèce résidente résulte d'une relation positive entre le nombre croissant de compétiteurs précoces par rapport au nombre de ressources exploitables et à la difficulté d'accéder à ces ressources par la suite. Cette relation a été explicitement incluse dans la fonction de compétition utilisée dans notre approche de modélisation.

Notre conclusion est donc qu'un remplacement de niche par préemption de la ressource est le mécanisme majeur de l'impact négatif de *M. schimitscheki* sur *M. pinsapinis*. La préemption de ressource traduit effectivement l'utilisation d'une ressource par une espèce avant qu'elle ne devienne accessible à une autre espèce (Shea & Chesson, 2002). Ce travail illustre bien l'intérêt de considérer plusieurs mécanismes afin d'identifier celui qui a le plus d'influence sur la dynamique de coexistence-exclusion des espèces suite à une invasion. Nous avons fourni ici un rare exemple du rôle important que peut jouer la phénologie dans les dynamiques d'invasions chez les insectes puisqu'elles peuvent conduire au déplacement compétitif rapide (moins de 10 générations) d'une espèce indigène ou résidente malgré un contexte environnemental favorable à la coexistence (i.e., une ressource commune pulsée).

3.2. Implications démogénétiques des interactions biotiques dans les populations d'arbres en expansion

En bref...

[S1] **Doublet, V.**, Roques, L., Klein, E., Lefèvre, F., **Boivin, T.** (2020). Seed predation-induced Allee effects, seed dispersal and masting jointly drive the diversity of seed sources during population expansion. Soumis à *Oikos*.

ANNEXE 6

Thèse de V. Doublet

Projet EU BioERsA SPONFOREST (2017-2020)

Collaboration : L. Roques (INRAE BioSP), F. Lefèvre (INRAE URFM)

Les interactions biotiques sont des facteurs environnementaux susceptibles d'affecter le succès de l'expansion des plantes en interférant avec les capacités de reproduction et de dispersion des plantes, mais leurs conséquences démogénétiques ont été rarement étudiées. Dans ce travail nous avons utilisé un modèle en temps discret dans un espace unidimensionnel pour décrire l'impact des prédateurs de graines avant dispersion sur la structuration de la diversité des sources de graines sur un front de colonisation d'arbres en expansion. Dans cette approche théorique, nous avons considéré des populations d'arbres faisant du masting (variations interannuelles de production de graines) ou pas, utilisant la dispersion des graines à courte ou longue distance, et différents patrons de distribution des prédateurs de graines dans la population d'arbres. Les résultats montrent que la prédation des graines induit un effet Allee qui réduit les effets fondateurs lors de l'expansion et augmente la contribution des sources de graines du cœur de la population au pool de graines dispersées au niveau du front d'expansion. Nous montrons également que la dispersion à longue distance des graines renforce cette contribution du cœur de la population, mais que le masting tend à amortir cet effet Allee. Ce travail fournit de nouvelles perspectives sur le rôle des interactions biotiques dans la dynamique des populations de plantes, appelant spécifiquement à une meilleure prise en compte de leurs implications démogénétiques dans les approches mécanistes des processus d'expansion dans des contextes plus larges.

CONTEXTE

L'expansion des populations naturelles est un processus démographique central qui contribue à leur renouvellement et à leur persistance, mais les problèmes contemporains liés aux invasions biologiques, aux maladies émergentes, aux changements climatiques et à l'utilisation des terres ont de plus en plus d'impact sur la capacité des espèces à coloniser et à persister dans de nouveaux territoires (Chen et al., 2011). Les conséquences génétiques des expansions ont bénéficié d'un large intérêt (e.g., Pujol & Pannell, 2008 ; Excoffier et al., 2009 ; Cahill & Levinton, 2016) car des processus évolutifs tels que la sélection et la dérive génétique qui agissent à la fois sur la diversité génétique et les structures génétiques sont susceptibles de

conduire au succès ou à l'échec de l'expansion (Excoffier et al., 2009; Slatkin & Excoffier, 2012). On peut observer par exemple un déclin de la diversité génétique du cœur de la population vers le front d'expansion en raison d'effets fondateurs successifs associés à une plus grande contribution à l'expansion des individus situés au front de la population que ceux qui en sont au cœur (Slatkin & Excoffier, 2012 ; Pierce et al., 2017). Une réduction de la taille efficace d'une population sur un gradient spatial peut ainsi constituer une signature d'un processus d'expansion (Hallatschek & Nelson, 2008). Les interactions biotiques qui œuvrent au sein des écosystèmes forestiers représentent en ce sens un enjeu scientifique car elles peuvent jouer un rôle clef dans les processus démographiques et génétiques des peuplements forestiers en expansion. Parmi elles, les interactions plantes-insectes sont en effet prépondérantes dans la dynamique et l'évolution des populations végétales (Maron & Crone, 2006 ; Kolb et al., 2007; [P28]Boivin et al., 2019).

Les approches de modélisation de la dynamique des perturbations forestières décrivent principalement les interactions des arbres forestiers avec les défoliateurs et les cambio-phages (Seidl et al., 2011). Ceci reflète à la fois une intégration préférentielle de l'impact de l'herbivorie sur la survie des arbres adultes et une difficulté à caractériser les facteurs de contrainte biotique sur le succès reproducteur des arbres dans les processus de recrutement (Lischke & Löffler 2006 ; Gutiérrez et al., 2016). Dès lors que la prédation des graines élimine des individus d'une population, il est impossible d'envisager une altération de la structure génétique par des effets Allee génétiques, c'est-à-dire une association de la réduction de la taille efficace de la population végétale avec une diminution de la fitness individuelle (Luque et al., 2016). Les relations prédateur-proie sont connues pour être des sources d'effets Allee dans les populations animales (e.g., Gascoigne & Lipcius 2004 ; Bourbeau-Lemieux et al. 2011), mais les connaissances sont encore très limitées chez les plantes et cela concerne des plantes annuelles (Xia et al. 2013). La longévité et la durée des cycles de reproduction des arbres posent effectivement des contraintes expérimentales à la fois dans l'espace et dans le temps à l'évaluation des conséquences démogénétiques de ces interactions biotiques particulières. Les approches théoriques constituent des alternatives pertinentes à cet égard.

La question que nous avons voulu adresser en ce sens concerne les conséquences démographiques et génétiques de la prédation des graines avant leur dispersion dans une population d'arbres, en considérant donc des insectes répartis dans une population d'arbres dont la densité décroît vers un front d'expansion. Notre postulat initial était que des relations entre la densité d'insectes et la densité d'arbres déterminent l'occurrence et l'intensité d'un effet Allee pour les arbres, et ce dès lors que les taux de prédation des graines sont plus élevés au front où la densité d'arbres est plus faible qu'au cœur. Étant donné que des caractéristiques des arbres peuvent influencer à la fois les taux de prédation des graines et le processus lui-même d'expansion, nous avons intégré l'influence potentielle du masting et du mode de dispersion des graines (à courte et longue distance) dans la dynamique du système (**Fig. 27**). Dans ce but, nous avons développé un modèle analytique simple et robuste où la dispersion est modélisée pour décrire les contributions respectives des individus à l'expansion, en fonction de leur position dans la population. Le modèle est construit dans un espace unidimensionnel, à l'échelle de la population d'arbres et de son front d'expansion, en temps discret sur un pas de temps annuel. Des sources de graines dans le cœur réduisent les effets fondateurs cumulatifs pendant

l'expansion et maintiennent donc la diversité génétique au front. Nous supposons que la taille efficace de la population est plus élevée à partir de sources de graines situées dans le cœur de la population, composé d'individus non apparentés à forte densité, qu'à partir de sources de graines situées dans le front de faible densité. Les différents processus modélisés durant le cycle de reproduction de la population d'arbres en expansion sont : (1) la prédation pré-dispersion, (2) la production de graines et (3) la dispersion des graines. Dans ce cadre, différents scénarios d'expansion ont été élaborés en considérant différents patrons de production de graines (avec ou sans masting), de dispersion des graines (à courte ou longue distance), et de distribution spatiale des insectes au sein de leur population hôte (uniforme ou dépendante de la densité de l'hôte) :

- Dans le scénario de distribution spatialement uniforme des insectes (Scénario 1), on suppose que leur densité est indépendante de la densité d'arbres, traduisant une bonne mobilité des insectes et une diffusion rapide dans la population d'arbres. Dans le scénario de distribution densité-dépendante des insectes (Scénario 2), on suppose que la densité des prédateurs est dépendante de la densité d'arbres de façon linéaire et positive, traduisant une mobilité réduite des insectes et leur concentration principalement sur des arbres en forte densité. Un scénario de référence sans prédateur de graines est aussi utilisé dans les modélisations (Scénario 0).
- Dans un scénario avec masting, le processus d'expansion est analysé sur une période de T années, et dans un scénario sans masting sur un événement annuel de reproduction.
- Les graines saines qui ont échappé à la prédation sont ensuite dispersées, selon différents noyaux de convolution symétriques J : un noyau gaussien standard à queue légère pour modéliser la dispersion à courte distance, et un noyau exponentiel à queue lourde pour modéliser une dispersion à longue distance. La densité des graines reçues en une position x à partir d'une position source en y est proportionnelle à $J(x-y)$.

Dans cette modélisation, le résultat qui nous intéressait principalement était la diversité génétique dans la zone d'expansion et nous l'avons évaluée à travers l'origine des sources de graines qui ont échappé à la prédation par les insectes et qui contribuent à l'expansion.

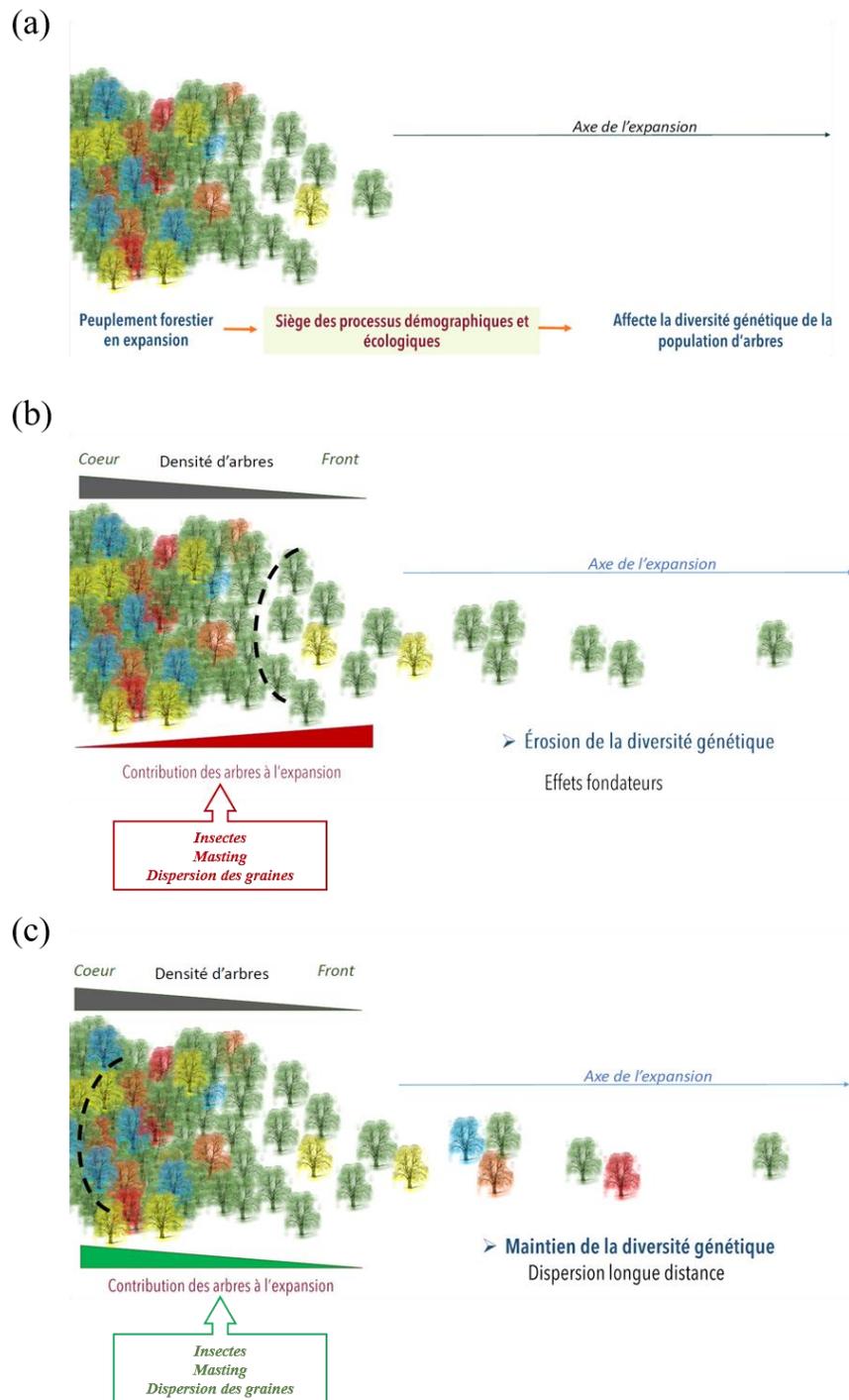


Figure 27. Représentation schématique d'une situation d'expansion au sein d'un peuplement forestier et hypothèses de travail pour la modélisation. Le cœur du peuplement (à gauche) est constitué d'individus en forte densité et le front d'expansion (à droite) est constitué d'individus en plus faible densité. Les différents génotypes sont caractérisés par des couleurs différentes. (a) Cadre conceptuel montrant que c'est au niveau du front que peuvent s'exprimer divers processus écologiques et démographiques, qui peuvent affecter la structuration génétique spatiale le long de l'axe d'expansion ; (b) Les contributeurs au processus d'expansion sont principalement des sources issues du front de la population, ce qui se traduit par une érosion de la diversité génétique sur l'axe d'expansion ; (c) Les contributeurs sont ici principalement des sources issues du cœur de la population, ce qui se traduit par un maintien de la diversité génétique sur l'axe d'expansion. On cherche à évaluer les rôles respectifs des insectes, du masting et du mode de dispersion des graines sur ces processus de structuration génétique spatiale de la population d'arbres en expansion. D'après la thèse de V. Doublet (2020).

RESULTATS & CONCLUSIONS

Les principaux résultats de ce travail théorique précisent les rôles conjoints des insectes prédateurs de graines et des caractéristiques intrinsèques des arbres sur la contribution des différentes sources de graines au processus d'expansion. Nous avons montré que différentes distributions spatiales de prédation des graines ont des implications démogénétiques contrastées selon l'occurrence ou l'absence d'effets Allee induits par les prédateurs de graines dans la population d'arbres en expansion. En effet, des effets Allee se produisent mathématiquement lorsqu'il existe une corrélation positive entre la densité des arbres et leur succès reproducteur individuel, c'est-à-dire lorsque les taux de prédation des graines sont plus élevés sur le front d'expansion, où la densité des arbres est plus faible, qu'au cœur de la population, où la densité des arbres est plus élevée. Cela se produit dans le cas d'une distribution uniforme de la densité des prédateurs à graines dans la population d'arbres en expansion (Scénario 1). À l'inverse, aucun effet Allee ne se produit lorsque l'on considère une dépendance linéaire de la densité des prédateurs de graines avec la densité des arbres (Scénario 2) puisque cela produit des taux de prédation des graines uniformes dans toute la population d'arbres, ce qui rend le succès reproducteur individuel des arbres indépendant de leur densité. Par conséquent, ces premiers résultats montrent en théorie que la relation entre les densités d'insectes et d'arbres détermine l'occurrence et l'ampleur d'un effet Allee de nature biotique. Les attaques d'insectes peuvent augmenter à mesure que la densité des arbres augmente (Root, 1973; Rhainds et al., 2003; Stephens & Myers 2012; Nerlekar, 2018) ou bien diminue (Otway et al., 2005; Knight et al., 2013; Nerlekar, 2018; [P31]Doublet et al., 2019). Les attaques d'insectes peuvent également ne pas dépendre de la densité de l'hôte ([P31]Doublet et al., 2019). Notre modèle couvre ces diverses relations documentées dans la nature.

En présence d'un effet Allee, le plus faible succès reproducteur des individus du front de population réduit leur contribution au pool de gènes dans le front d'expansion. Il augmente la contribution relative des individus du cœur, qui agissent donc davantage comme moteurs de la dynamique du processus d'expansion. Au cours des générations, on attend ainsi un meilleur maintien de la diversité génétique neutre vers le front sous l'effet des vagues de colonisation poussées (Roques et al., 2012; Marculis et al., 2017). En l'absence d'effet Allee, on s'attend en revanche à ce que ce soient les individus du front qui soient moteurs de la dynamique d'expansion générant au cours de générations un « phénomène de surf » (Edmonds et al. 2004) associé à des vagues de colonisation tirées (Garnier et al., 2012 ; Roques et al., 2012). Cela implique une perte de diversité génétique neutre vers le front d'expansion en raison des effets fondateurs successifs (Slatkin & Excoffier, 2012; Peter & Slatkin, 2013; Pierce et al., 2017). La **Figure 28** présente une illustration synthétique de ces résultats en considérant une dispersion à courte distance des graines. En l'absence d'effet Allee (pas de prédation ou prédation densité-dépendante positive, **Fig. 28a**), les densités de probabilité de la contribution de parents du cœur à la dispersion de graines au niveau du front d'expansion sont faibles. En présence d'effet Allee (distribution uniforme des insectes, **Fig. 28b, c**), ces densités de probabilité sont plus importantes et distribuées très clairement le long de l'axe d'expansion, indiquant la contribution substantielle de ces parents à la vague de colonisation de l'axe d'expansion.

Un autre résultat intéressant est une forme de compensation de l'effet Allee de la prédation des graines par l'introduction du masting dans le système puisque la contribution des parents du cœur au front d'expansion est moindre dans ces conditions (**Fig. 28b**). En fait, le nombre moyen de graines non prédatées par arbre

est toujours plus important en présence de masting qu'en son absence en cas d'effet Allee. Cela réduit globalement les taux de prédation même au niveau du front. Par ailleurs, en limitant la contribution de graines venues du cœur, le masting tend donc à rendre les effets fondateurs plus intenses sur le front et peut-être à conférer un avantage dans un environnement hétérogène où des graines issues du cœur de population seraient maladaptées aux conditions du front d'expansion. Ce résultat apporte de nouvelles perspectives sur les forces évolutives qui s'exercent sur le masting, un trait considéré variable et évolutif (Pearse et al., 2016). Enfin, nous avons trouvé que la dispersion des graines à longue distance lève une limite de contribution des arbres du cœur à des positions plus éloignées sur l'axe d'expansion, ce qui renforce l'effet Allee induit par la prédation et le phénomène de poussée de diversité génétique neutre pendant la colonisation (Bonnefon et al. 2014). Comme en cas de dispersion des graines à courte distance, le masting amortit ce phénomène.

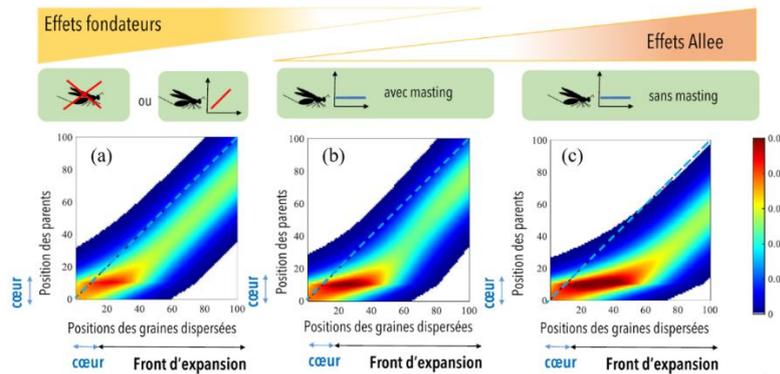


Figure 28. Modélisation des effets conjoints de la prédation des graines et du masting sur la contribution des arbres sources (parents) de graines dispersées à courte distance sur un axe d'expansion spatiale. (a) Résultat des scénarios en l'absence de prédateurs et en présence de prédateurs dont la densité dépend de la densité des arbres (pas d'effet Allee dans les deux cas) ; (b) Résultat du scénario en présence de prédation à distribution uniforme dans la population d'arbres et de masting (effet Allee lié à la prédation) ; (c) Résultat du scénario en présence de prédation à distribution uniforme dans la population d'arbres et en l'absence de masting (effet Allee lié à la prédation). La barre graphique représente la densité de probabilité de la distribution des positions des sources de graines (parents). Le positionnement de l'aire à plus forte densité de probabilité (orange à rouge) sur l'axe des ordonnées indique qui des parents du cœur ou du front contribuent le plus aux graines dispersées dans la zone d'expansion (>20 sur l'axe des abscisses). D'après la thèse de V. Doublet (2020).

En conclusion, ces résultats supportent donc un mécanisme d'amélioration de la diversité génétique sur un front d'expansion qui consiste en une compensation de l'avantage géographique des individus situés en amont de la vague de colonisation par un taux de croissance réduit. Dans une étude théorique antérieure, nous avons montré que la compétition interspécifique peut jouer un rôle comparable dans un processus d'invasion biologique ([P21]Roques et al., 2015). En compétition intense, les fractions d'une population envahissante situées sur le front de la vague de colonisation ont une croissance démographique faible que celles situées dans le cœur de la vague. Sans compétition ou lorsqu'elle est faible, seule la fraction la plus avancée de la population envahissante reste sur le front de colonisation, ce qui conduit à une érosion de la diversité génétique de la population par effets fondateurs. Corroborant de rares données empiriques sur les effets Allee induits par la prédation des graines sur les plantes (Xia et al. 2013), l'originalité de nos travaux théoriques sur les interactions arbres-prédateurs des graines met en lumière un impact positif, mais contre-intuitif, de l'herbivorie dans une population d'arbres par un frein à l'érosion de la diversité génétique globale au cours d'une expansion.

CONCLUSION & PERSPECTIVES

1. SCIENCE ET TRANSFERT DE SCIENCE

Les interactions qui se nouent entre les arbres forestiers et les insectes sont des systèmes modèles pertinents pour aborder des questions clés des relations plantes-herbivores. En particulier dans les grands changements environnementaux que nous connaissons dans l'Anthropocène. Je me suis attaché à démontrer ici que ces systèmes modèles permettent d'établir des liens clés entre les composantes biotiques et abiotiques des écosystèmes forestiers, avec lesquelles les activités humaines interfèrent jusqu'à en être déterminantes pour la dynamique des biocénoses forestières. Pluridisciplinaires, mes activités de recherche ont été conduites dans le cadre de collaborations à l'échelle de mon centre de recherches, nationale et internationale. Pour une grande part d'entre elles, les connaissances produites sont le fruit de l'investissement passionnant et passionné des étudiants en Master 2 et en thèse que j'ai eu la chance d'encadrer, et qui ont continuellement ouvert des perspectives de recherche stimulantes pour moi-même et pour un projet d'unité de l'URFM très ancré dans l'action scientifique collective.

Ces connaissances produites ont permis d'adresser des questions d'Ecologie fondamentale relevant de l'écologie des espèces, de l'écologie des communautés et de la biologie des invasions, qui demeurent par essence interconnectées. C'est une stimulation scientifique forte pour moi. Elles répondent également à des problématiques de gestion du risque entomologique dans des écosystèmes forestiers qui sont d'ores et déjà exposés à des effets synergiques de l'environnement anthropique et de l'environnement abiotique, pesant de plus en plus sur les capacités de résilience de ces écosystèmes. Le transfert de ces connaissances et de l'expertise que j'ai développée vers des problématiques sociétales est une activité à laquelle je tiens tout autant que le développement d'approches plus fondamentales.

Expertise et transfert des connaissances

Depuis 2010, j'ai entretenu des liens (financés ou non) avec les gestionnaires forestiers de la Direction régionale de l'alimentation, de l'agriculture et de la forêt (DRAAF PACA et Occitanie), l'Office National des Forêts, le Département de Santé des Forêts (DSF, Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation) et les Espaces naturels des Cévennes pour des suivis annuels de l'état sanitaire des forêts naturelles et exploitées de conifères (cèdres, sapins, pins). Pour exemples de l'importance de la pérennisation de ces interactions :

- (1) la région PACA abrite les seules sources de Matériels Forestiers de Reproduction testés (graines) admis en France pour le cèdre (arrêté du 24 octobre 2003) ;
- (2) la qualité sanitaire des cônes et des graines du Pin de Salzmann (*Pinus nigra salzmanni*) répond à des enjeux patrimoniaux et écologiques car c'est une espèce qui constitue un habitat prioritaire au sens de la directive Habitats (D. 92/43 CEE du 21 mai 1992) ;
- (3) Les projets de thèse de M. Durand-Gillmann et de M. Martinez ont été proposés en réponse aux pullulations inquiétantes de scolytes respectivement dans des peuplements de pins d'Alep en France (thèse entièrement financée par le DSF) et dans des plantations commerciales de balsa en Equateur (partenariat avec le

département Recherche & Développement de la société PLANTABAL S.A. en Equateur) ;

- (4) Avec H. Davi (URFM), j'ai coordonné en 2016 une mission d'expertise sur la raréfaction des fructifications du pin maritime dans les Landes de Gascogne. Commandité par le Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation et de la Pêche, ce travail visait la caractérisation des facteurs impliqués dans la perte de productivité des vergers à graines, ainsi que des propositions méthodologiques d'anticipation et d'amélioration des productions de semences ;
- (5) Je fais partie du comité d'experts scientifiques du projet européen LIFE en République de Chypre (LIFE KEDROS, 2016-2021) qui vise la mise en place de protocoles de conservation du cèdre endémique *Cedrus brevifolia* face aux risques de sécheresse, d'incendies et d'insectes ravageurs (séminiphages et scolytes). L'un des livrables de ce projet sera l'édition en 2021 d'un guide technique de ces mesures de conservation destiné aux gestionnaires, universitaires et politiques. J'y ai contribué par la rédaction de deux chapitres spécifiques aux problématiques entomologiques, et ce transfert d'expertise à l'international est une grande source de satisfaction face à des enjeux forts tels que la sauvegarde d'une espèce clé de voûte endémique.

Mon intérêt pour le transfert de connaissances s'est également concrétisé par exemple par la conduite de journées de formation des correspondants observateurs du DSF sur les risques entomologiques associés au Cèdre de l'Atlas et aux insectes des structures reproductrices des arbres, souvent inconnus du fait de leurs dégâts moins visibles que ceux d'autres ravageurs forestiers. Enfin, en dehors de l'encadrement de stages de Master et de thèses, mon engagement dans la formation à la recherche se traduit par des enseignements sur la biologie des populations d'insectes (écologie et dynamique des populations, invasions biologiques et gestion des insectes ravageurs) que je dispense chaque année depuis 2015 dans le Master « Gestion de la qualité des productions végétales » de l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse. La poursuite de ces activités de transfert et de formation me tient particulièrement à cœur.

Analyse prospective des enjeux de la gestion des invasions biologiques

Depuis mon recrutement à l'URFM, l'intérêt croissant que je porte aux invasions biologiques, les nombreux résultats que j'ai acquis sur différents systèmes modèles et les collaborations que j'ai engagées pour cela m'ont conduit naturellement à élargir ma réflexion au-delà des invasions en forêts méditerranéennes. En 2014, j'ai fondé un consortium (non financé) avec une économiste de l'Environnement (J. Touza - York University, Royaume-Uni), et des écologues (L. Harrison - York University; K. Dehnen-Schmutz - Coventry University, Royaume-Uni. ; F. Essl - Vienna University, Autriche. ; Q. Groom - Botanic Garden of Meise, Belgique) pour développer le projet « ALIENS FUTURE », une approche prospective de la gestion des invasions biologiques. Nous avons conçu, et diffusé sur 5 continents une enquête en ligne concernant les problématiques environnementales, sociales ou techniques attendues pour influencer la gestion des invasions dans les 20-50 années à venir.

Nous avons demandé aux participants de fournir par ordre de priorité 3 enjeux majeurs de gestion des invasions pour le futur, à l'échelle mondiale et à l'échelle de leur propre cadre de travail. L'étude incluait également une quinzaine de questions sur leur profil (domaine professionnel, localisation...). Dans une seconde phase, nous avons rassemblé et analysé toutes les informations recueillies dans l'enquête pour faire émerger de nouvelles idées et des thèmes communs, en tenant compte de l'échelle de travail, de la région géographique et de l'expérience des participants. L'intérêt de cette démarche est qu'elle nous a permis de couvrir un large panel de profils professionnels

et d'intérêts vis-à-vis des invasions : des scientifiques, des porteurs d'enjeux, des citoyens, des enseignants, des acteurs publics, des acteurs privés. Les 240 participants ont identifié 675 enjeux mondiaux, que nous avons résumés et catégorisés selon 5 thèmes : les changements environnementaux, les échanges commerciaux à l'origine des mouvements d'espèces, la sensibilisation de la société civile aux invasions biologiques, les nouvelles technologies pour la gestion des espèces envahissantes, et le besoin de renforcer les politiques de gestion. La gestion, la détection précoce, la prévention et les contraintes de financement étaient les quatre enjeux les plus cités à l'échelle de travail des participants.

La publication de ces résultats dans *Diversity and Distributions* ([P27]Dehnen-Schmutz et al., 2018, Annexe 4) a fourni la première étude prospective traitant de cette problématique à cette échelle géographique et avec un si large panel de participants. Un autre objectif important de ce travail était de rendre les données et les produits de l'enquête disponibles pour les décideurs et les porteurs d'enjeux. Notre ambition était que ce partage de données brutes favorise leur usage dans le développement de listes de priorités régionales ou la considération de ces problématiques à des échelles locales ou nationales.

L'encadrement d'une recherche pluridisciplinaire

La formation et l'encadrement de la recherche fait partie intégrante de mon activité scientifique depuis une dizaine d'années et c'est une source de satisfaction et de stimulation scientifiques que je souhaite continuer d'entretenir. D'une manière générale, les 4 thèses que j'ai co-encadrées se sont déroulées sans nécessité de profonde remise en cause du projet ni difficulté de mise en œuvre majeure. Elles ont, je le crois, bénéficié à chaque fois d'un bon équilibre entre le cadre scientifique initial et la touche personnelle que chaque doctorante a pu apporter à son projet. Ce dernier point me paraît essentiel. Trois de ces thèses (C. Gidoïn, M. Durand-Gillmann et V. Doublet) ont été conduites dans des cadres clairement pluridisciplinaires, du fait des projets de recherches dans lesquels ils étaient intégrés, de ma propre affinité pour ce type d'approche, et de l'opportunité de co-encadrements et collaborations (internes et externes à l'unité) associant différents champs disciplinaires pour aborder les interactions arbres-insectes (génétique, modélisation mécaniste, écophysiologie des arbres). J'en retire des expériences très enrichissantes mais le choix de pluridisciplinarité n'est pas dénué d'une forme de challenge pour l'encadrant et l'encadré(e).

Pour l'encadrant, outre la nécessité de s'ouvrir à de possibles nouveaux concepts et outils méthodologiques, voire connaissances de base (par exemple comment fonctionne un arbre pour un entomologiste), la voie de la pluridisciplinarité requiert une importante prise de recul sur le cadre conceptuel dans lequel sera conduite la thèse afin de bien cerner les apports respectifs de chaque discipline aux questions scientifiques posées. En ce sens, une capacité de dialogue interdisciplinaire est indispensable pour conserver un cap clair qui ne perdra pas l'étudiant(e) à qui on confie un tel projet. En corrolaire, dans des thèses en quelques sorte « bicéphales », puisque s'intéressant à la fois à l'arbre et l'insecte, il m'est apparu indispensable également de se questionner régulièrement sur la façon dont les étudiant(e)s se situent dans leurs propres compétences acquises ou en cours d'acquisition. J'ai pu constater que des projets pluridisciplinaires peuvent compliquer l'appropriation de son sujet par un(e) étudiant(e), qui doit intégrer rapidement des quantités et niveaux d'informations riches et variés. Mon expérience a montré que le co-encadrement disciplinaire offre un avantage indiscutable pour contourner ce genre de difficultés en apportant de part et d'autre les ressources cognitives et méthodologiques les plus appropriées. Cela pose un

cadre solide et plus serein pour le déroulement de la thèse. Je pense qu'il est également nécessaire au cours des thèses pluridisciplinaires d'amener régulièrement l'étudiant(e) à réfléchir sur le profil scientifique de futur(e) chercheur(se) qu'il(elle) veut se construire et présenter par la suite dans son projet professionnel personnel.

2. PROJETS DE RECHERCHE

Les recherches que j'ai conduites jusqu'à présent nourrissent des perspectives stimulantes pour de nouvelles approches sur les impacts écologiques des invasions biologiques et sur la dynamique des interactions arbres-insectes dans les écosystèmes forestiers. J'envisage de les poursuivre avec les mêmes objectifs :

- (1) décrypter les processus fins d'interactions entre les insectes phytophages forestiers (natifs ou envahissants) et leurs hôtes ;
- (2) intégrer ces processus dans des modèles analytiques et prédictifs de la dynamique des interactions arbres-insectes et de leur impact sur le fonctionnement et l'adaptation des écosystèmes méditerranéens ;
- (3) pérenniser les fortes interactions méthodologiques et conceptuelles initiées depuis 2010 avec les autres chercheurs de mon unité et du centre INRAE PACA (modélisation et statistiques spatiales, démo-génétique, écophysiologie de l'arbre, voire écologie du feu).

Ces trois points reflètent complètement ma conception de ma place de biologiste des populations d'insectes à l'URFM, et de la pérennisation de mon réseau de collaborations au sein et en dehors de l'INRAE, aux échelles nationales et internationales. A l'INRAE, je continuerai de travailler avec l'ensemble des équipes d'entomologie forestière du département Ecologie et biodiversité (ECODIV) – URZF (Orléans), BIOGECO (Bordeaux) et CBGP (Montpellier) – pour l'analyse de données et le montage de projets de recherche. Je travaille actuellement avec M.A. Auger-Rozenberg (URZF) et C. Kerdelhué (CBGP) dans le projet européen LIFE SAMFIX traitant des scolytes tropicaux envahissants (*Xylosandrus*) dans les forêts méditerranéennes françaises, italiennes et espagnoles.

Les observations et les attendus des changements du climat, de l'usage des terres et des biocénoses forestières soulignent la nécessité de clarifier les processus en interférence dans la dynamique des forêts et leurs services écosystémiques. J'ai formalisé dans la **Figure 29** les différents points que j'ai envie d'adresser dans de futurs projets sur les interactions entre les arbres et les insectes forestiers phytophages, ainsi que les niveaux de collaborations et partenariats qui leur sont associés. En continuité des travaux que j'ai conduits jusqu'à présent, on peut remarquer que je n'envisage pas de restreindre mon intérêt aux seules populations d'insectes, mais de continuer à intégrer les réponses de leurs hôtes pour appréhender la dynamique du système d'interactions dans son ensemble. Si je reste attaché aux populations d'insectes spécialistes des structures reproductrices et aux scolytes pour l'expertise et l'expérience que j'ai acquises dans ces systèmes, qu'ils soient natifs ou envahissants, mes futures recherches pourront également s'intéresser à d'autres groupes tels que les défoliateurs ou les piqueurs-suceurs, au gré des opportunités de collaborations et de nouveaux enjeux scientifiques et sociétaux. Les sections suivantes décrivent plus en détail les grands axes que je souhaite aborder à court et moyen termes dans le cadre résumé dans la **Figure 29**.

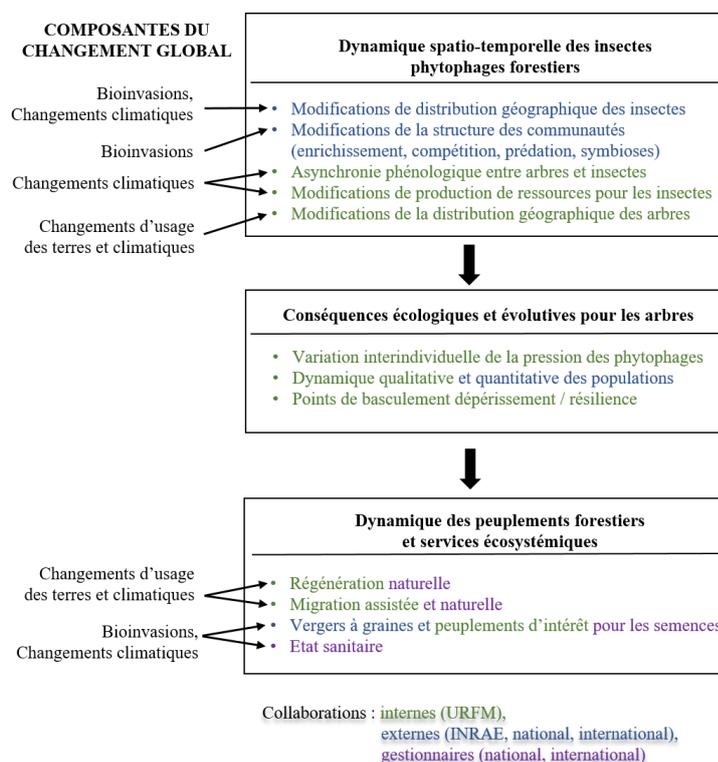


Figure 29. Points d'intérêts et implications de mes futures recherches sur les interactions arbres-insectes phytophages forestiers dans l'Anthropocène et niveaux de collaborations envisagés dans ce cadre. Adaptée de [P28]Boivin et al., (2019).

2.1. Changement climatique, phénologie et production de ressources

Nombreuses sont les preuves que le changement climatique est un moteur de modifications spatio-temporelles des interactions entre les espèces. À cet égard, les réponses phénologiques sont attendues pour diverger entre les plantes et les insectes (Bale et al., 2002 ; Singer & Parmesan, 2010). La synchronisation phénologique est un facteur explicatif fort de la densité des insectes herbivores : une synchronisation élevée favorise la croissance démographique, voire les pullulations, tandis qu'une asynchronie peut conduire à un effondrement des populations d'insectes (van Asch & Visser, 2007). Certaines trajectoires évolutives de lépidoptères phyllophages atténuent cependant les effets des déséquilibres phénologiques avec leurs plantes hôtes (Singer & Parmesan, 2010 ; Myers & Sarfraz, 2017). Dans un modèle phénologiquement explicite pour des insectes univoltins, des développements théoriques récents montrent que des changements de la phénologie contraignent les systèmes d'interactions dans différents régimes dynamiques, avec de fortes implications pour la dynamique des insectes à long terme (Bewick et al., 2016). Les insectes exploitant les structures reproductrices des plantes disposent généralement de fenêtres phénologiques étroites pour faire coïncider des stades clés de leur cycle biologique avec les stades cibles de leurs hôtes, qui évoluent très rapidement en taille et en structure (événements de floraison et de fructification). Et leur forte spécialisation les empêche de trouver refuge sur des hôtes alternatifs en cas de disruption phénologique avec leur hôte. En conséquence leur fitness est très fortement corrélée au succès de synchronie phénologique. Je pense donc que cette guilda est particulièrement appropriée pour étudier comment les effets directs et indirects des changements climatiques peuvent interférer dans la coïncidence de traits indispensables à la reproduction d'une plante et d'un herbivore et dans la persistance de leurs interactions. Par ailleurs, le changement climatique peut modifier les dynamiques de fructification des arbres (Lewis & Gripenberg, 2008),

notamment le masting comme chez les pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) espagnols où le patron de masting a été avancé de façon permanente d'une année après un printemps chaud et un été pluvieux exceptionnels (Martinez-Alonso et al. 2007). L'augmentation des températures pourrait également entraîner des floraisons et des productions de graines plus régulières, ce qui serait favorable à la démographie des insectes séminiphages, avec un impact possible sur les processus de régénération des arbres (Lewis & Gripenberg, 2008 ; Myers & Sarfraz, 2017).

Les connaissances empiriques et théoriques relatives à ces problématiques sont toutefois lacunaires. Dans mon équipe, nous disposons d'ores et déjà de l'expertise et de moyens techniques pour le phénotypage de populations d'insectes et d'arbres pour la phénologie et la dynamique de fructification. Nous disposons également de données historiques extensives pour les arbres et les insectes, en particulier sur le cèdre de l'Atlas pour lequel nous avons commencé à étudier en détail la dynamique saisonnière de développement du cône et des graines et les dynamiques interannuelles de production de graines à l'échelle locale et régionale, et les dynamiques saisonnières et interannuelles des prédateurs des graines *Megastigmus*, sur des séquences continues de plus d'une dizaine d'années. Il existe également des mesures phénotypiques et génotypiques extensives dans des populations de Hêtres du Mont Ventoux, avec l'intérêt particulier d'une distribution de ces populations sur un gradient altitudinal qui permet d'appréhender des réponses adaptatives à des changements climatiques sur une courte échelle spatiale. Il serait tout à fait intéressant de compléter ces connaissances sur le Hêtre au Mont Ventoux avec celles de l'entomofaune spécialiste des structures reproductrices et leur phénotypage, voire leur génotypage, sur des traits liés à la phénologie. On pourrait exploiter par exemple le gradient altitudinal par la translocation de populations d'insectes et l'étude des niveaux de synchronie phénologique arbres-insectes.

2.2. Effets individuels dans les interactions arbres-insectes

Les thèses de M. Durand-Gillmann et M. Martinez sur les scolytes et de V. Doublet sur les prédateurs des graines ont mis en évidence dans les populations d'arbres d'importantes variabilités interindividuelles dans l'intensité des attaques d'insectes. Par exemple, un effet aléatoire « individus » sur le taux d'attaque des graines par *Megastigmus* était supporté statistiquement dans une population de cèdres ([P31]Doublet et al., 2019), et on observe couramment des taux d'attaque variant de 0 à 90% entre des arbres d'une population, parfois même juxtaposés. On peut supposer que cette variabilité interindividuelle résulte d'effets micro-environnementaux qui augmentent l'attractivité de certains arbres par rapport à d'autres, par exemple une plus forte exposition à la lumière favorise la fructification ou une structure édaphique limite l'accès à l'eau du sol et devient un facteur de stress hydrique micro-localisé. On peut aussi envisager que cette variabilité interindividuelle est d'origine génétique, auquel cas ses implications écologiques et évolutives sont bien différentes de celles du microenvironnement. En effet, on sait déjà que certains phénotypes de plantes-hôtes affectent la performance ou la préférence des herbivores via un contrôle génétique (O'Reilly-Wapstra et., 2004). De possibles résistances génétiques des arbres aux insectes foreurs (Ott et al., 2011), aux insectes phyllophages (Moreira et al., 2013 ; Fernandez-Conradi et al., 2017;) et aux insectes piqueurs-suceurs (Schvester & Ughetto 1986 ; Fabre et al., 1988) ont été déjà étudiées. En ce qui concerne les prédateurs de graines, des travaux sur des plantes annuelles ont montré que la teneur en huile des graines pourrait être un déterminant plus important de leur consommation par les insectes que leur taille et des preuves génétiques moléculaires de cette relation ont été fournies (Dechaine et al., 2010), mais à ma connaissance il n'existe pas d'étude équivalente chez des arbres. Dans les résultats présentés dans la section 3.2 de la Synthèse des travaux de recherche, il ressort que des variations interindividuelles de succès reproducteur des

arbres pourrait affecter la structure génétique spatiale d'une population. Il me semble donc pertinent de chercher à améliorer nos connaissances sur les mécanismes sous-jacents à cette variabilité et de pouvoir alors dissocier le rôle du microenvironnement de la génétique dans des modèles de dynamique forestière.

Tester les causes génétiques de la variation d'un trait consiste à évaluer si la ressemblance phénotypique entre deux individus s'explique par leur ressemblance génétique (apparentement) ou par des facteurs environnementaux partagés. Cela requiert donc l'existence d'une variation du trait d'intérêt et d'une variation de l'apparentement. Dans la thèse de V. Doublet, nous avons entrepris ce type d'analyse *in situ*, dans des populations de cèdres de l'Atlas et de *Megastigmus* à l'aide de marqueurs génétiques polymorphes (74 SNP) et d'estimations de taux d'attaque des graines par les insectes. Nous avons généré un jeu de données comportant 112 arbres phénotypés pour le taux d'attaque et dont l'apparentement a été estimé (environ 6200 paires d'individus générées). Dans cette analyse préliminaire, nous n'avons pas trouvé d'effet de l'apparentement sur le phénotype « attaqué » en dépit de fortes variations interindividuelles observées. Il est possible qu'il n'existe pas de contrôle génétique de la sensibilité à la prédation sur ces données, mais le faible effectif d'arbres, le nombre et la qualité des SNP utilisés ou la méthode d'analyse conjuguée à la confusion d'effets peuvent également expliquer ces résultats. La confusion partielle entre l'apparentement et le partage d'un environnement commun par des individus apparentés est aussi une contrainte importante pour des analyses génétiques *in situ*. Cette première exploration du sujet avec F. Lefèvre et E. Klein (URFM) et J. Gaüzère (University of Edinburgh) montre néanmoins qu'il est possible de développer ce type d'approche dans l'équipe et plaide en faveur de nouveaux travaux pour approfondir ces résultats. Avec A. Roques et M-A Auger-Rozenberg (INRAE URZF) et J. Papaix (INRAE BioSP), une analyse en cours des distributions spatio-temporelles d'attaques de *Megastigmus* dans un verger à graines constitué de différents clones de Sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) propose une autre approche d'une possible sensibilité génétique des arbres aux attaques des prédateurs des graines.

J'envisage également d'explorer d'autres associations traits-génotypes chez le cèdre de l'Atlas et le genévrier thurifère (*Juniperus thurifera*). Dans le cadre du projet européen BiodivERsA SPONFOREST (2017-2020) avec F. Valladares et I. Martín (Spanish National Research Council de Madrid), nous avons collecté des données de traits fonctionnels clés tels que la surface foliaire spécifique (lié à la productivité et la tolérance à l'herbivorie et à l'ombre), la teneur en azote (liées à la productivité et à l'économie foliaire) et en C₁₃ (indicateur de l'eau l'efficacité d'utilisation, un descripteur du compromis entre le gain de carbone et la perte d'eau), des caractéristiques dendrométriques, la qualité de la fructification et l'intensité de la prédation des graines par des insectes spécialistes. Ceci m'ouvre des perspectives supplémentaires concernant l'analyse des effets individuels dans les interactions arbres-insectes, en bénéficiant en particulier des compétences en génétique et génétique quantitative présentes à l'URFM (F. Lefèvre, I. Scotti, E. Klein).

J'aborderai également à court terme la variabilité intraspécifique de sensibilité au parasitisme en utilisant un autre système modèle, qui bénéficie d'un dispositif expérimental et d'un suivi historique arbres-insectes très intéressants. Le pin maritime du Sud-est de la France (*Pinus pinaster ssp. pinaster*) ou pin mésogéen a subi un dépérissement et des mortalités importantes à partir des années 1960. La cause de ce dépérissement a été attribuée à un affaiblissement des arbres par des attaques de la cochenille *M. feytaudi*, suite à son introduction accidentelle dans l'après-guerre (voir section 2.1. de la Synthèse des travaux de recherche). Cet affaiblissement favorise des attaques ultérieures de coléoptères cambioptères (Pissode du pin et scolytes) qui sont à l'origine des mortalités observées. La résistance de *P. pinaster* à *M. feytaudi* dans son aire native dans l'ouest de la France implique une moindre fissuration de l'écorce, une capacité de réaction du liber et une composition terpénique particulière. Ceci laisse supposer que la composition génétique des

pins mésogéens est un facteur prépondérant de la sensibilité aux attaques de parasites, qui peut entrer en synergie avec d'autres facteurs environnementaux affectant la santé des arbres. En 1965, l'INRA a initié dans le massif des Maures (Var) un dispositif expérimental comportant des provenances de pin maritime présentant des sensibilités différentes au parasitisme. Dans la perspective de préconiser aux propriétaires le reboisement en pin maritime avec les provenances les moins sensibles, l'État (la Direction Régionale de l'Agriculture et de la Forêt PACA), l'Office National des Forêts (O.N.F.) et le Centre Régional de la Propriété Forestière (C.R.P.F.) ont mis en place, entre 1994 et 2004, des essais de « pré-développement » sur des surfaces de 96 hectares en forêts publiques et de 50 hectares en forêts privées. Dans une plantation comparative, des provenances marocaines et espagnoles présentent des niveaux d'infestation bien inférieurs à des provenances des Maures, italiennes et corses et, dans une moindre mesure, aux provenances landaises et portugaises. Ce dispositif est suivi sur le plan sanitaire (parasitisme, défoliation, santé des arbres) depuis 2006, ce qui constitue une base de données assez remarquable, en plus d'un certain nombre de métadonnées sur le contexte environnemental des plantations. Avec B. Boutte (expert-référent national pour le DSF en détachement à l'URFM), H. Jactel (INRAE BIOGECO) et P. Fernandez-Conradi (URFM), j'ai le projet de : (1) caractériser précisément la tolérance des provenances marocaines et espagnoles à *M. feytaudi* dans des parcelles de surface importante et dans des contextes environnementaux divers, (2) préciser si elles ne sont pas plus sensibles à d'autres insectes phytophages locaux (Pyrale du tronc, Hylésine destructeur, Pissode du pin, Processionnaire du pin) et si d'autres facteurs (croissance, données stationnelles, climat..) interagissent dans l'expression de la sensibilité du pin maritime à *M. feytaudi*. A terme, je considère que l'ajout d'une composante phénotypage/génotypage à l'étude de ce système modèle grâce aux ressources techniques et scientifiques présentes à l'URFM permettront la mise en lumière de mécanismes fins d'interactions pins-cochenilles et de leurs variations à l'échelle intraspécifique.

2.3. Approches mécanistes des interactions arbres-insectes

Les approches que j'ai développées en écologie prédictive (voir la section 3 de la Synthèse des travaux de recherche) avec L. Roques (INRAE BioSP) et F. Lefèvre (URFM) ont répondu à mon intérêt d'interroger par la modélisation les mécanismes de dynamique des interactions biotiques. Cela a produit des résultats particulièrement innovants qui m'incitent à envisager de nouveaux projets en ce sens. La modélisation occupe également une place importante dans les activités de l'URFM et de son projet collectif, et j'ambitionne de poursuivre l'intégration des interactions plantes-insectes dans les modèles de dynamique évolutive forestière qui y sont développés, et de proposer de nouvelles approches mécanistes par le biais de collaborations extérieures. En continuité des travaux menés par V. Doublet dans sa thèse sur les conséquences démogénétiques de la prédation des graines, je suis très intéressé par la façon dont les insectes qui induisent des différentiels de succès reproducteur (prédateurs des graines) ou de survie (scolytes) à l'échelle intraspécifique peuvent affecter la dynamique et la structure génétique des populations d'arbres. D'autant plus qu'elles sont très peu étudiées à l'heure actuelle, cela représente un front de science et c'est une thématique porteuse d'enjeux forts en termes de conservation génétique forestière et de gestion adaptative des peuplements d'arbres ([P16]Lefèvre et al., 2014). J'aimerais donc à l'avenir œuvrer pour une prise en compte plus explicite de l'incidence des interactions biotiques dans les modèles de populations d'arbres.

Au niveau intraspécifique, plusieurs modèles de population d'arbres ont intégré les variations interindividuelles dans les processus de fécondité des arbres en fonction des caractéristiques des arbres comme l'âge, la croissance et la taille (Sagnard et al., 2008 ; Amm et al., 2012), mais ont exclu les effets des interactions biotiques antagonistes et leurs

variations spatiales sur la fécondité des arbres individuels (Lischke & Löffler, 2006). Du point de vue de la génétique des populations d'arbres, nous avons vu que les variations interindividuelles de taux de prédation des graines peuvent interférer avec les contributions individuelles des arbres à la pluie de graines d'une population, et possiblement affecter la taille efficace de la population par une augmentation ou une diminution de la variance du pool efficace de graines parmi les arbres ([P16]Lefèvre et al., 2014). Lewis et Gripenberg (2008) ont suggéré que les relations de densité-dépendance arbres-insectes opèrent à travers la quantité de graines produite par individu ou de l'isolement des individus de leurs conspécifiques. Je pense donc que de nouvelles approches qui combindraient des modèles spatialement explicites et mécanistes des interactions fécondité individuelle-dynamique des insectes seraient très prometteuses. Cela pourrait se faire par l'utilisation de modèles individu-centré d'arbres exposés à des insectes prédateurs des graines spatialement structurés. Les modèles individu-centré permettent en effet de simuler des populations et des communautés composées d'organismes individuels discrets, chacun étant caractérisé par des attributs d'état qui peuvent inclure la localisation spatiale et des traits fonctionnels et/ou comportementaux. Ces modèles ont été considérés comme des outils précieux pour aborder les effets de l'espace, de la variation entre les individus et des interactions locales entre les individus au cours de leur cycle de vie, en particulier dans les systèmes prédateurs-proies structurés dans l'espace. La paramétrisation des modèles reposerait sur une connaissance précise des relations spatialement explicites qui lient les caractéristiques des arbres individuels et les niveaux de production et de prédation des graines. L'analyse de ces caractéristiques fait également partie de mes projets plus empiriques à terme (voir section 2.2 précédente). A ce titre, une étude sur les déterminismes du masting est actuellement en cours avec V. Doublet (abordé dans sa thèse), V. Journé (Univ. Grenoble), M. Bogdziewicz (Univ. Poznan) et S. Venner (Univ. Lyon). J'aspire donc ainsi à une évaluation plus intégrée et mécaniste des impacts des insectes forestiers phytophages dans les populations d'arbres, notamment à travers l'élaboration de scénarios permettant de démêler les conséquences démographiques et génétiques de la phytophagie de celles d'autres processus de la dynamique forestière, qui pourraient inclure notamment les pratiques sylvicoles. Savoir comment d'une part les insectes peuvent influencer la gestion des massifs forestiers par leurs impacts, et comment la gestion de ces massifs peut influencer les populations d'insectes d'autre part, représente pour moi un enjeu scientifique et sociétal particulièrement motivant.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

- Abgrall J-F. (2000) Expertise collective sur les tempêtes, la sensibilité des forêts, et sur leur reconstitution. La tornade de décembre 1999, risques sanitaires et stratégies de gestion. Cemagref, 29p.
- Abreu, R. L. S., Ribeiro, G. D. A., Vianez, B. F., & Sales-Campos, C. (2012). Insects of the subfamily scolytinae (Insecta: Coleoptera, Curculionidae) collected with pitfall and ethanol traps in primary forests of central amazonia. *Psyche*, 2012.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., ..., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660-684.
- Aluja, M. & Prokopy, R. J. Host odor and visual stimulus interaction during intratree host finding behavior of *Rhagoletis pomonella* flies (1993). *Journal of Chemical Ecology* 19.
- Amm, A., Pichot, C., Dreyfus, P., Davi, H., & Fady, B. (2012). Improving the estimation of landscape scale seed dispersal by integrating seedling recruitment. *Annals of forest science*, 69(7), 845-856.
- Anderegg, W. R., Hicke, J. A., Fisher, R. A., Allen, C. D., Aukema, J., Bentz, B., ... & Pan, Y. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 208(3), 674-683.
- Andersen, H. F., Jordal, B. H., Kambestad, M., & Kirkendall, L. R. (2012). Improbable but true: the invasive inbreeding ambrosia beetle *Xylosandrus morigerus* has generalist genotypes. *Ecology and Evolution*, 2(1), 247-257.
- Anderson, K. L., Deveson, T. E., Sallam, N., & Congdon, B. C. (2010). Wind-assisted migration potential of the island sugarcane planthopper *Eumetopina flavipes* (Hemiptera: Delphacidae): implications for managing incursions across an Australian quarantine frontline. *Journal of Applied Ecology*, 47(6), 1310-1319.
- Andersson, P., Löfstedt, C., & Hambäck, P. A. (2013). Insect density-plant density relationships: a modified view of insect responses to resource concentrations. *Oecologia*, 173(4), 1333-1344.
- Andow, D. A. (1991). Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology*, 36(1), 561-586.
- Asner, G. P., Loarie S. R. and Heyder U. 2010. Combined effects of climate and land-use change on the future of humid tropical forests. *Conservation Letters*, 3: 395-403.
- Aubry, E., Dinant, S., Vilaine, F., Bellini, C., & Le Hir, R. (2019). Lateral transport of organic and inorganic solutes. *Plants*, 8(1), 20.
- Auger-Rozenberg, M.A., Kerdelhué, C., Magnoux, E., Turgeon, J., Rasplus, J.Y. & Roques, A. (2006). Molecular phylogeny and evolution of host-plant use in conifer seed chalcids in the genus *Megastigmus* (Hymenoptera: Torymidae). *Systematic Entomology*, 31, 4764.

- Aukema JE, McCullough DG, Von Holle B, Liebhold AM, Britton K, Frankel SJ (2010) Historical accumulation of non-indigenous forest pests in the continental US. *Bioscience*, 60:886-897.
- Aukema, J. E., Leung, B., Kovacs, K., Chivers, C., Britton, K. O., Englin, J., ... & McCullough, D. G. (2011). Economic impacts of non-native forest insects in the continental United States. *PLoS one*, 6(9), e24587.
- Ayres, M. P., & Lombardero, M. J. (2018). Forest pests and their management in the Anthropocene. *Canadian Journal of Forest Research*, 48(3), 292-301.

B

- Baldo, L., Hotopp, J. C. D., Jolley, K. A., Bordenstein, S. R., Biber, S. A., Choudhury, R. R., ... & Werren, J. H. (2006). Multilocus sequence typing system for the endosymbiont *Wolbachia pipientis*. *Applied and Environmental Microbiology*, 72(11), 7098-7110.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K. et al. (2002) Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8, 1-16.
- Beaumont, M. A., Zhang, W., & Balding, D. J. (2002). Approximate Bayesian computation in population genetics. *Genetics*, 162(4), 2025-2035.
- Beaver, R. A., Wilding, N., Collins, N., Hammond, P., & Webber, J. (1989). Insect-fungus relationships in the bark and ambrosia beetles. *Insect-fungus Interactions*, 121-143.
- Bewick, S., Cantrell, R. S., Cosner, C., & Fagan, W. F. (2016). How resource phenology affects consumer population dynamics. *The American Naturalist*, 187(2), 151-166.
- Binazzi, A. (2005). La cocciniglia del pino marittimo in Italia—Strategie di contenimento del *Matsucoccus feytaudi* Ducasse e orientamenti per gli interventi di recupero ambientale delle pinete di *Pinus pinaster* Aiton. *APAT Rapporti* 55/2005: 75-88.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., ... & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in ecology & evolution*, 26(7), 333-339.
- Bleiker, K. P., O'Brien, M. R., Smith, G. D., & Carroll, A. L. (2014). Characterisation of attacks made by the mountain pine beetle (Coleoptera: Curculionidae) during its endemic population phase. *The Canadian Entomologist*, 146(3), 271-284.
- Blomquist, G. J., Figueroa-Teran, R., Aw, M., Song, M., Gorzalski, A., Abbott, N. L., ... & Tittiger, C. (2010). Pheromone production in bark beetles. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 40(10), 699-712.
- Boggs, C. L., & Inouye, D. W. (2012). A single climate driver has direct and indirect effects on insect population dynamics. *Ecology Letters*, 15(5), 502-508.
- Bohonak, A. J., Holland, M. D., Santer, B., Zeller, M., Kearns, C. M., & Hairston, N. G. (2006). The population genetic consequences of diapause in *Eudiaptomus* copepods. *Archiv für Hydrobiologie*, 167(1-2), 183-202.
- Boivin, T., Doublet, V., & Candau, J. N. (2019). The ecology of predispersal insect herbivory on tree reproductive structures in natural forest ecosystems. *Insect science*, 26(2), 182-198.
- Boivin, T., & Auger-Rozenberg, M. A. (2016). Native fruit, cone and seed insects in the Mediterranean Basin. In *Insects and*

- Diseases of Mediterranean Forest Systems (pp. 47-88). Springer, Cham.
- Boivin T, Gidoïn C, von Aderkas P, Safrana J, Candau J-N, Chalon A, et al. (2015) Host-Parasite Interactions from the Inside: Plant Reproductive Ontogeny Drives Specialization in Parasitic Insects. *PLoS ONE* 10(10): e0139634.
- Boivin, T., Henri, H., Vavre, F., Gidoïn, C., Veber, P., Candau, J. N., ... & Auger-Rozenberg, M. A. (2014). Epidemiology of asexuality induced by the endosymbiotic *Wolbachia* across phytophagous wasp species: host plant specialization matters. *Molecular Ecology*, 23(9), 2362-2375.
- Boivin, T., Rouault, G., Chalon, A., & Candau, J. N. (2008). Differences in life history strategies between an invasive and a competing resident seed predator. *Biological Invasions*, 10(7), 1013-1025.
- Boissin, E., Hurley, B., Wingfield, M. J., Vasaitis, R., Stenlid, J., Davis, C., ... & Klasmer, P. (2012). Retracing the routes of introduction of invasive species: the case of the *Sirex noctilio* woodwasp. *Molecular Ecology*, 21(23), 5728-5744.
- Bonnefon, O., Coville, J., Garnier, J., Hamel, F., & Roques, L. (2014). The spatio-temporal dynamics of neutral genetic diversity. *Ecological Complexity*, 20, 282-292.
- Boone, C. K., Aukema, B. H., Bohlmann, J., Carroll, A. L., & Raffa, K. F. (2011). Efficacy of tree defense physiology varies with bark beetle population density: a basis for positive feedback in eruptive species. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(6), 1174-1188.
- Bourbeau-Lemieux, A., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J. M., & Pelletier, F. (2011). Predator-driven component Allee effects in a wild ungulate. *Ecology Letters*, 14(4), 358-363.
- Boyd, I. L., Freer-Smith, P. H., Gilligan, C. A., & Godfray, H. C. J. (2013). The consequence of tree pests and diseases for ecosystem services. *Science*, 342(6160), 1235773.
- Branco, M., Pereira, J. S., Mateus, E., Tavares, C., & Paiva, M. R. (2010). Water stress affects *Tomicus destruens* host pine preference and performance during the shoot feeding phase. *Annals of Forest Science*, 67(6), 608-608.
- Brockerhoff, E. G., & Liebhold, A. M. (2017). Ecology of forest insect invasions. *Biological Invasions*, 19(11), 3141-3159.
- Brody, A.K. (1997). Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78, p. 1624-1631.
- Bronstein, J. L., Alarcón, R., & Geber, M. (2006). The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytologist*, 172(3), 412-428.
- Bullock, J. M., Kenward, R. E., & Hails, R. S. (Eds.). (2002). *Dispersal ecology: 42nd symposium of the British ecological society* (Vol. 42). Cambridge University Press.
- Burban, C., & Petit, R. J. (2003). Phylogeography of maritime pine inferred with organelle markers having contrasted inheritance. *Molecular Ecology*, 12(6), 1487-1495.
- Buse, J., Griebeler, E. M., & Niehuis, M. (2013). Rising temperatures explain past immigration of the thermophilic oak-inhabiting beetle *Coraeus florentinus* (Coleoptera: Buprestidae) in south-west Germany. *Biodiversity and Conservation*, 22(5), 1115-1131.
- Cailleret, M., & Davi, H. (2011). Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees*, 25(2), 265-276.
- Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sanchez, G., & Penuelas, J. (2011). Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(4), 1474-1478.
- Castro, J. (2016). Aspectos biológicos y ecológicos de *Coptoborus ochromactonus* Smith y Cognato (Coleoptera: Scolytinae), y la relación de sus hongos asociados en la muerte regresiva de *Ochroma pyramidale* (Cav. Ex. Lam.) Urb, pp. 149. Doctoral thesis, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.
- Catford, J. A., Jansson, R., & Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and distributions*, 15(1), 22-40.
- Charalabidis, A. & Petit, S. (2017). Risk of predation makes foragers less choosy about their food. 1-18, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187167>
- Cherubini, P., Fontana, G., Rigling, D., Dobbertin, M., Brang, P., & Innes, J. L. (2002). Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently. *Journal of ecology*, 90(5), 839-850.
- Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026.
- Chávez, M. M., Olaya, J. C., Torres, R. O. V., Carranza, M., Rengifo, J. C. M., Romero, E. J., ... & Jazayeri, S. M. (2017). Evaluation of the diversity of Scolitids (Coleoptera: Curculionidae) in the forest plantations of the central zone of the Ecuadorian littoral. *Revista Ciencia y Tecnología*, 10(2), 25-32.
- Chesson, P., Gebauer, R. L., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M. S., ... & Welzlin, J. F. (2004). Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, 141(2), 236-253.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366.
- Ciosi, M., Miller, N. J., Toepfer, S., Estoup, A., & Guillemaud, T. (2011). Stratified dispersal and increasing genetic variation during the invasion of Central Europe by the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera*. *Evolutionary Applications*, 4(1), 54-70.
- Clark, K. L., Skowronski, N., & Hom, J. (2010). Invasive insects impact forest carbon dynamics. *Global Change Biology*, 16(1), 88-101.
- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2006). Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions*, 8(5), 1023-1037.
- Cornuet, J. M., Ravigné, V., & Estoup, A. (2010). Inference on population history and model checking using DNA sequence and microsatellite data with the software DIYABC (v1. 0). *BMC bioinformatics*, 11(1), 401.
- Cornuet, J. M., Santos, F., Beaumont, M. A., Robert, C. P., Marin, J. M., Balding, D. J., ... & Estoup, A. (2008). Inferring population history with DIY ABC: a user-friendly approach to approximate Bayesian computation. *Bioinformatics*, 24(23), 2713-2719.
- Crawley, M.J. (2014) Seed predators and plant population dynamics. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant*

C

- Caill, A. E., & Levinton, J. S. (2016). Genetic differentiation and reduced genetic diversity at the northern range edge of two species with different dispersal modes. *Molecular ecology*, 25(2), 515-526.

- Communities (ed. R.S. Gallagher), pp. 94–110. Wallingord, UK: CAB International.
- Csilléry, K., Blum, M. G., Gaggiotti, O. E., & François, O. (2010). Approximate Bayesian computation (ABC) in practice. *Trends in ecology & evolution*, 25(7), 410–418.
- Cuesta, F., Peralvo M., Merino-Viteri A., Bustamante M. Baquero F., Freile J. F., Muriel P. and Torres-Carvajal O. 2017. Priority areas for biodiversity conservation in mainland Ecuador. *Neotropical Biodiversity* 3: 93–106.
- Cyprus Forestry Department (2005). In: Merlo M, Croitoru L, editors. *Valuing Mediterranean forests: towards total economic value*. Wallingford: CABI Publishing. 213–228.

D

- Dangles, O., A. Barragan, R.E. Cardenas, G. Onore and C. Keil. 2009. Entomology in Ecuador: Recent developments and future challenges. *Annales de la Société Entomologique de France*. 45: 424-436.
- Danks, H. V. (1987). *Insect dormancy: an ecological perspective* (Vol. 1, pp. 439-439). Ottawa: Biological Survey of Canada (Terrestrial Artropods).
- Davi, H., Durand-Gillmann, M., Damesin, C., Delzon, S., Petit, C., Rozenberg, P., ... & Boivin, T. (2020). Distribution of endemic bark beetle attacks and their physiological consequences on *Pinus halepensis*. *Forest Ecology and Management*, 469, 118187.
- Davis, M. A., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of ecology*, 88(3), 528-534.
- Dechaine, J. M., Burger, J. C., & Burke, J. M. (2010). Ecological patterns and genetic analysis of post-dispersal seed predation in sunflower (*Helianthus annuus*) crop-wild hybrids. *Molecular Ecology*, 19(16), 3477-3488.
- Dehnen-Schmutz, K., Boivin, T., Essl, F., Groom, Q. J., Harrison, L., Touza, J. M., & Bayliss, H. (2018). Alien futures: What is on the horizon for biological invasions? *Diversity and Distributions*, 24(8), 1149-1157.
- dos Santos Nogueira, G. A., de Oliveira, T. B., da Silva Lima, E. G., Maltarolo, B. M., Luiz da Silva Ataíde, W., de Franca Teixeira, D. T., ... & da Costa, R. C. L. (2015). Eco-physiological behavior and carbon metabolism in young plants of balsa wood (*Ochroma pyramidale*) under three different water regimes. *Australian Journal of Crop Science*, 9(11), 1106.
- Doublet, V., Gidoin, C., Lefèvre, F., & Boivin, T. (2019). Spatial and temporal patterns of a pulsed resource dynamically drive the distribution of specialist herbivores. *Scientific reports*, 9(1), 1-12.
- Draxler, R. R., & Rolph, G. D. (2010). HYSPLIT (HYbrid Single-Particle Lagrangian Integrated Trajectory) model access via NOAA ARL READY website (<http://ready.arl.noaa.gov/HYSPLIT.php>). NOAA Air Resources Laboratory. Silver Spring, MD, 25.
- Duan, J. J., Bauer, L. S., Abell, K. J., Ulyshen, M. D., & Van Driesche, R. G. (2015). Population dynamics of an invasive forest insect and associated natural enemies in the aftermath of invasion: implications for biological control. *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1246-1254.
- Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3), 345-366.
- Durand-Gillmann, M., Cailleret, M., Boivin, T., Nageleisen, L. M., & Davi, H. (2014). Individual vulnerability factors of Silver fir (*Abies alba* Mill.) to parasitism by two contrasting biotic agents: mistletoe (*Viscum album* L. ssp. *abietis*) and bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) during a decline process. *Annals of forest science*, 71(6), 659-673.

E

- Edmonds, C. A., Lillie, A. S., & Cavalli-Sforza, L. L. (2004). Mutations arising in the wave front of an expanding population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(4), 975-979.
- Ehrlich, P.R. and Raven, P.H. (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18, 586–608.
- Ellner, S., & Hairston Jr, N. G. (1994). Role of overlapping generations in maintaining genetic variation in a fluctuating environment. *The American Naturalist*, 143(3), 403-417.
- Elton, C. (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London, UK.
- Engelstädter, J., & Hurst, G. D. (2009). The ecology and evolution of microbes that manipulate host reproduction. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 127-149.
- Estoup A, Guillemaud T (2010) Reconstructing routes of invasion using genetic data: why, how and so what? *Molecular Ecology*, 19, 4113–4130.
- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular ecology*, 14(8), 2611-2620.
- Evans, M. E., & Dennehy, J. J. (2005). Germ banking: bet-hedging and variable release from egg and seed dormancy. *The Quarterly Review of Biology*, 80(4), 431-451.
- Excoffier, L., Foll, M., & Petit, R. J. (2009). Genetic consequences of range expansions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 481-501.

F

- Fabre, J. P., Auger-Rozenberg, M. A., Chalon, A., Boivin, S., & Roques, A. (2004). Competition between exotic and native insects for seed resources in trees of a Mediterranean forest ecosystem. *Biological Invasions*, 6(1), 11-22.
- Fabre, J. P., Du Merle, P., Benhalima, S. (1999). Le point sur certains ravageurs du cèdre de l'Atlas en Afrique du nord, en France et en Europe. *Forêt méditerranéenne*.
- Fabre, J. P., Chalon, A., Chizky, J., & Robert, E. (1988). Possibilités d'infestation par les pucerons: *Cedrobium laportei* Remaudière, *Cinara cedri* Mimeur (Homoptera, Lachnidae), chez le genre *Cedrus*. In *Annales des sciences forestières* (Vol. 45, No. 2, pp. 125-140). EDP Sciences.
- Faccoli, M., Anfora, G., & Tasin, M. (2008). Responses of the Mediterranean pine shoot beetle *Tomicus destruens* (Wollaston) to pine shoot and bark volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 34(9), 1162-1169.
- Facon, B., Hufbauer, R. A., Tayeh, A., Loiseau, A., Lombaert, E., Vitalis, R., ... & Estoup, A. (2011). Inbreeding depression is purged in the invasive insect *Harmonia axyridis*. *Current Biology*, 21(5), 424-427.
- FAO. 2016. *Global Forest Resources Assessment 2015: how are the world's forests changing?* 2nd ed. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.

- FAO (2001). Future Production from Forest Plantations. Report based on the work of A. del Lungo. Forest Plantation Thematic Papers, Working Paper 14. Forest Resources Development Service, Forest Resources Division. FAO, Rome.
- 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.
- Ferrari, J., & Vavre, F. (2011). Bacterial symbionts in insects or the story of communities affecting communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1569), 1389-1400.
- Ferrenberg, S., Kane, J.M., Mitton, J.B. (2014). Resin duct characteristics associated with tree resistance to bark beetles across lodgepole and limber pines. *Oecologia* 174, 1283-1292.
- Fettig, C. J., & Hilszczański, J. (2015). Management strategies for bark beetles in conifer forests. In *Bark Beetles* (pp. 555-584). Academic Press.
- Flechtmann, C. A. H., Ottati, A. L. T., & Berisford, C. W. (2001). Ambrosia and bark beetles (Scolytidae: Coleoptera) in pine and eucalypt stands in southern Brazil. *Forest Ecology and Management*, 142(1-3), 183-191.
- Forister, M.L., Dyer, L.A., Singer, M.S., Stireman, J.O. and Lill, J.T. (2012) Revisiting the evolution of ecological specialization, with emphasis on insect-plant interactions. *Ecology*, 93, 981-991.
- Forkner RE, Marquis RJ, Lill JT (2004) Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing. *Herbivore communities of Quercus*. *Ecological Entomology* 29:174-187.
- Forrester, D. I., Tachauer, I. H. H., Annighoefer, P., Barbeito, I., Pretzsch, H., Ruiz-Peinado, R., ... & Saha, S. (2017). Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *Forest Ecology and Management*, 396, 160-175.
- Franceschi, V. R., Krokene, P., Christiansen, E., & Krekling, T. (2005). Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist*, 167(2), 353-376.
- French Ministry of Food, Agriculture and Fishing (2010). Statistiques annuelles sur les récoltes et flux de graines forestières. Note de service DGPAAT/SDFB/N2010-3037, 15 septembre 2010.
- Fréchot, H., & Salle, G. (1980). Modalités de dissémination et d'implantation du gui.
- G**
-
- Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., & Lloret, F. (2011). Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. *New Phytologist*, 190(3), 750-759.
- Gandhi, K. J., & Herms, D. A. (2010). North American arthropods at risk due to widespread *Fraxinus* mortality caused by the alien emerald ash borer. *Biological Invasions*, 12(6), 1839-1846.
- Garnier, J., & Lewis, M. A. (2016). Expansion under climate change: the genetic consequences. *Bulletin of mathematical biology*, 78(11), 2165-2185.
- Garnier, J., Giletti, T., Hamel, F., & Roques, L. (2012). Inside dynamics of pulled and pushed fronts. *Journal de mathématiques pures et appliquées*, 98(4), 428-449.
- Gascoigne, J. C., & Lipcius, R. N. (2004). Allee effects driven by predation. *Journal of Applied Ecology*, 41(5), 801-810.
- Gaylord, M.L., Kolb, T.E., Pockman, W.T., Plaut, J.A., Yezzer, E.A., Macalady, A.K., Pangle, R.E., McDowell, N.G. (2013). Drought predisposes piñon-juniper woodlands to insect attacks and mortality. *New Phytologist*, 198, 567-578.
- Gidoïn, C., Roques, L., & Boivin, T. (2015). Linking niche theory to ecological impacts of successful invaders: Insights from resource fluctuation-specialist herbivore interactions. *Journal of Animal Ecology*, 84(2), 396-406.
- Gilioli, G., Pasquali, S., Tramontini, S., & Riolo, F. (2013). Modelling local and long-distance dispersal of invasive chestnut gall wasp in Europe. *Ecological Modelling*, 263, 281-290.
- Giron, D., Dedeine, F., Dubreuil, G., Huguet, E., Mouton, L., Outreman, Y., ... & Simon, J. C. (2017). Influence of microbial symbionts on plant-insect interactions. In *Advances in botanical research* (Vol. 81, pp. 225-257). Academic Press.
- Greco, E. B., & Wright, M. G. (2015). Ecology, biology, and management of *Xylosandrus compactus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) with emphasis on coffee in Hawaii. *Journal of Integrated Pest Management*, 6(1), 7.
- Grégoire, J. C., Raffa, K. F., & Lindgren, B. S. (2015). Economics and politics of bark beetles. In *Bark Beetles* (pp. 585-613). Academic Press.
- Grissell, E. (1999). An annotated catalog of world Megastigminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Torymidae). American Entomological Institute.
- Guido, M., & Roques, A. (1996). Impact of the phytophagous insect and mite complex associated with cones of Junipers (*Juniperus phoenicea* L. and *J. cedrus* Webb and Berth.) in the Canary Islands. *Ecologia Mediterranea*, 22, 1-10.
- Guillemaud, T., Beaumont, M. A., Ciosi, M., Cornuet, J. M., & Estoup, A. (2010). Inferring introduction routes of invasive species using approximate Bayesian computation on microsatellite data. *Heredity*, 104(1), 88-99.
- Gutiérrez, A. G., Snell, R. S., & Bugmann, H. (2016). Using a dynamic forest model to predict tree species distributions. *Global Ecology and Biogeography*, 25(3), 347-358.
- H**
-
- Hallatschek, O., & Nelson, D. R. (2008). Gene surfing in expanding populations. *Theoretical Population Biology*, 73(1), 158-170.
- Hanks, L. M., Gould, J. R., Paine, T. D., Millar, J. G., & Wang, Q. (1995). Biology and host relations of *Avetianella longoi* (Hymenoptera: Encyrtidae), an egg parasitoid of the eucalyptus longhorned borer (Coleoptera: Cerambycidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 88(5), 666-671.
- Hanski, I. (1988, January). Four kinds of extra long diapause in insects: a review of theory and observations. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 37-53). Finnish Academy of Sciences, Societas Scientiarum Fennica, Societas pro Fauna et Flora Fennica and Societas Biologica Fennica Vanamo.
- Harfouche, A., Baradat, P., Durel, C. E., & Pommery, J. (1995). Variabilité intraspécifique chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait) dans le sud-est de la France. I. Variabilité des populations autochtones et des populations de l'ensemble de l'aire de l'espèce. In *Annales des sciences forestières* (Vol. 52, No. 4, pp. 307-328). EDP Sciences.
- Hopper, K. R. (1999). Risk-spreading and bet-hedging in insect population biology. *Annual review of entomology*, 44(1), 535-560.
- Horn, A., Kerdelhué, C., Lieutier, F., & Rossi, J. P. (2012). Predicting the distribution of the two bark beetles *Tomicus destruens* and *Tomicus piniperda* in Europe and the Mediterranean region. *Agricultural and Forest Entomology*, 14(4), 358-366.

- Hulcr, J., Atkinson, T. H., Cognato, A. I., Jordal, B. H., & McKenna, D. D. (2015). Morphology, taxonomy, and phylogenetics of bark beetles. In *Bark Beetles* (pp. 41-84). Academic Press.
- Hulcr, J., Beaver, R. A., Puranasakul, W., Dole, S. A., & Sonthichai, S. (2008). A comparison of bark and ambrosia beetle communities in two forest types in northern Thailand (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae). *Environmental Entomology*, 37(6), 1461-1470.
- Hulme, P. E., & Benkman, C. W. (2002). Granivory. En: Herrera, CM; Pellmyr, O.(eds.) *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. 132-154.
- Hulme, P. E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., ... & Pyšek, P. (2008). Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology*, 45(2), 403-414.
-
- Ishii, R., & Masahiko, M. (2001). Coexistence induced by pollen limitation in flowering-plant species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1467), 579-585.
-
- J
- Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M. L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., & Koricheva, J. (2012). Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 18(1), 267-276.
- Jactel, H., & Brockerhoff, E. G. (2007). Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology letters*, 10(9), 835-848.
- Jactel, H., Menassieu, P., Ceria, A., Burban, C., Regad, J., Normand, S., & Carcreff, E. (1998). Une pullulation de la cochenille *Matsucoccus feytaudi* provoque un début de dépérissement du Pin maritime en Corse. *Revue forestière française*.
- Jansá, A. (1987). Distribution of the mistral: A satellite observation. *Meteorology and Atmospheric Physics*, 36(1-4), 201-214.
- Janzen, D. H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2(1), 465-492.
- Jarry, M., Candau, J. N., Roques, A., & Ycart, B. (1997). Impact of emigrating seed chalcid, *Megastigmus spermotrophus* Wachtl (Hymenoptera: Torymidae), on seed production in a Douglas-fir seed orchard in France and modelling of orchard invasion. *The Canadian Entomologist*, 129(1), 7-19.
- Javal, M., Lombaert, E., Tsykun, T., Courtin, C., Kerdelhué, C., Prospero, S., ... & Roux, G. (2019). Deciphering the worldwide invasion of the Asian long-horned beetle: A recurrent invasion process from the native area together with a bridgehead effect. *Molecular ecology*, 28(5), 951-967.
-
- K
- Kanat, M., Alma, M.H., and Sivrikaya, F. (2005). Effect of defoliation by *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) on annual diameter increment of *Pinus brutia* Ten. in Turkey. *Annals of Forest Science*, 62, 91-94.
- Kaňuch, P., Berggren, Å., & Cassel-Lundhagen, A. (2013). Colonization history of *Metrioptera roeselii* in northern Europe indicates human-mediated dispersal. *Journal of biogeography*, 40(5), 977-987.
- Kausrud, K., Økland, B., Skarpaas, O., Grégoire, J.-C., Erbilgin, N., Stenseth, N.C. (2012) Population dynamics in changing environments: the case of an eruptive forest pest species. *Biological Reviews*, 87, 34–51.
- Kelly, D. (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 465-470.
- Kelly, D., Hart, D. E., & Allen, R. B. (2001). Evaluating the wind pollination benefits of mast seeding. *Ecology*, 82(1), 117-126.
- Kenis, M., Auger-Rozenberg, M. A., Roques, A., Timms, L., Péré, C., Cock, M. J., ... & Lopez-Vaamonde, C. (2009). Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions*, 11(1), 21-45.
- Kerdelhué, C., Boivin, T., & Burban, C. (2014). Contrasted invasion processes imprint the genetic structure of an invasive scale insect across southern Europe. *Heredity*, 113(5), 390-400.
- Kirkendall, L. R., Biedermann, P. H., & Jordal, B. H. (2015). Evolution and diversity of bark and ambrosia beetles. In *Bark beetles* (pp. 85-156). Academic Press.
- Kirkendall, L. R., & Faccoli, M. (2010). Bark beetles and pinhole borers (Curculionidae, Scolytinae, Platypodinae) alien to Europe. *ZooKeys*, (56), 227.
- Knight, K. S., Brown, J. P., & Long, R. P. (2013). Factors affecting the survival of ash (*Fraxinus* spp.) trees infested by emerald ash borer (*Agrilus planipennis*). *Biological Invasions*, 15(2), 371-383.
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in ecology & evolution*, 16(4), 199-204.
- Kolb, A., Ehrlen, J., & Eriksson, O. (2007). Ecological and evolutionary consequences of spatial and temporal variation in pre-dispersal seed predation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(2), 79-100.
- Kozłowski, T.T., Pallardy, S.G., 1996. *Physiology of Woody Plants*. Elsevier.
- Kosiba, A. M., Meigs, G. W., Duncan, J. A., Pontius, J. A., Keeton, W. S., & Tait, E. R. (2018). Spatiotemporal patterns of forest damage and disturbance in the northeastern United States: 2000–2016. *Forest Ecology and Management*, 430, 94-104.
- Kroiss, S.J. and Hille Ris Lambers, J. (2015) Recruitment limitation of long-lived conifers: implications for climate change responses. *Ecology*, 96, 1286-1297.
- Krokene, P. (2015). Conifer defense and resistance to bark beetles. In *Bark beetles* (pp. 177-207). Academic Press.
- Krouchi, F., Derridj, A., & Lefèvre, F. (2004). Year and tree effect on reproductive organisation of *Cedrus atlantica* in a natural forest. *Forest Ecology and Management*, 197(1-3), 181-189.
- Kulman, H. M. (1971). Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. *Annual review of entomology*, 16(1), 289-324.
- Kunin, W. E. (1999). Patterns of herbivore incidence on experimental arrays and field populations of ragwort, *Senecio jacobaea*. *Oikos*, 515-525.
- Kurz, W. A., Dymond, C. C., Stinson, G., Rampley, G. J., Neilson, E. T., Carroll, A. L., ... & Safranyik, L. (2008). Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, 452(7190), 987-990.
-
- L

- Lambert, A. L., McPherson, R. M., & Espelie, K. E. (1995). Soybean host plant resistance mechanisms that alter abundance of whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae). *Environmental Entomology*, 24(6), 1381-1386.
- Lander, T. A., Klein, E. K., Oddou-Muratorio, S., Candau, J. N., Gidoïn, C., Chalon, A., ... & Boivin, T. (2014). Reconstruction of a windborne insect invasion using a particle dispersal model, historical wind data, and Bayesian analysis of genetic data. *Ecology and evolution*, 4(24), 4609-4625.
- Lawson Handley, L. J. L., Estoup, A., Evans, D. M., Thomas, C. E., Lombaert, E., Facon, B., ... & Roy, H. E. (2011). Ecological genetics of invasive alien species. *BioControl*, 56(4), 409-428.
- Lefèvre, F., & Fady, B. (2016). Introduction to Mediterranean Forest Systems: Mediterranean Basin. In *Insects and Diseases of Mediterranean Forest Systems* (pp. 7-28). Springer, Cham.
- Lefèvre, F., Boivin, T., Bontemps, A., Courbet, F., Davi, H., Durand-Gillmann, M., ... & Lalagüe, H. (2014). Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science*, 71(7), 723-739.
- Lesieur, V., Lombaert, E., Guillemaud, T., Courtial, B., Strong, W., Roques, A., & Auger-Rozenberg, M. A. (2019). The rapid spread of *Leptoglossus occidentalis* in Europe: A bridgehead invasion. *Journal of Pest Science*, 92(1), 189-200.
- Levine, J. M., Vila, M., Antonio, C. M. D., Duker, J. S., Grigulis, K., & Lavorel, S. (2003). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1517), 775-781.
- Lewis, O. T., & Gripenberg, S. (2008). Insect seed predators and environmental change. *Journal of Applied Ecology*, 45(6), 1593-1599.
- Liebhöhl, A. M. (2012). Forest pest management in a changing world. *International Journal of Pest Management*, 58(3), 289-295.
- Liebhöhl, A. M., & Tobin, P. C. (2008). Population ecology of insect invasions and their management. *Annual Review of Entomology*, 53, 387-408.
- Lieutier, F., & Paine, T. D. (2016). Responses of Mediterranean forest phytophagous insects to climate change. In *Insects and Diseases of Mediterranean Forest Systems* (pp. 801-858). Springer, Cham.
- Lieutier, F., Långström, B., & Faccoli, M. (2015). The genus *Tomicus*. In *Bark Beetles* (pp. 371-426). Academic Press.
- Lieutier, F., Day, K. R., Battisti, A., Grégoire, J. C., & Evans, H. F. (Eds.). (2004). *Bark and wood boring insects in living trees in Europe: a synthesis* (p. 569). Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Linkies, A., Graeber, K., Knight, C., & Leubner-Metzger, G. (2010). The evolution of seeds. *New Phytologist*, 186(4), 817-831.
- Lischke, H., & Löffler, T. J. (2006). Intra-specific density dependence is required to maintain species diversity in spatio-temporal forest simulations with reproduction. *Ecological Modelling*, 198(3-4), 341-361.
- Lombaert, E., Guillemaud, T., Thomas, C. E., Lawson Handley, L. J., Li, J., Wang, S., ... & Poland, R. L. (2011). Inferring the origin of populations introduced from a genetically structured native range by approximate Bayesian computation: case study of the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Molecular ecology*, 20(22), 4654-4670.
- Lombaert, E., Guillemaud, T., Cornuet, J. M., Malausa, T., Facon, B., & Estoup, A. (2010). Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird. *PLoS one*, 5(3), e9743.
- Lombardero, M. J., Ayres, M. P., & Ayres, B. D. (2006). Effects of fire and mechanical wounding on *Pinus resinosa* resin defenses, beetle attacks, and pathogens. *Forest Ecology and Management*, 225(1-3), 349-358.
- Lovett, G. M., Canham, C. D., Arthur, M. A., Weathers, K. C., & Fitzhugh, R. D. (2006). Forest ecosystem responses to exotic pests and pathogens in eastern North America. *BioScience*, 56(5), 395-405.
- Luque, G. M., Vayssade, C., Facon, B., Guillemaud, T., Courchamp, F., & Fauvergue, X. (2016). The genetic Allee effect: a unified framework for the genetics and demography of small populations. *Ecosphere*, 7(7), e01413.
- Lye, G. C., Lepais, O., & Goulson, D. (2011). Reconstructing demographic events from population genetic data: the introduction of bumblebees to New Zealand. *Molecular Ecology*, 20(14), 2888-2900.

M

- MacDougall, A. S., Gilbert, B., & Levine, J. M. (2009). Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology*, 97(4), 609-615.
- Macedo-Reis, L. E., Novais, S. M. A. D., Monteiro, G. F., Flechtmann, C. A. H., Faria, M. L. D., & Neves, F. D. S. (2016). Spatio-temporal distribution of bark and ambrosia beetles in a Brazilian tropical dry forest. *Journal of Insect Science*, 16(1).
- Mahdjoub, T., & Menu, F. (2008). Prolonged diapause: A trait increasing invasion speed?. *Journal of Theoretical Biology*, 251(2), 317-330.
- Manion, P. D. (1981). *Tree disease concepts*. Prentice-Hall, Inc.
- Mansfield, S., McNeill, M. R., Aalders, L. T., Bell, N. L., Kean, J. M., Barratt, B. I., ... & Teulon, D. A. (2019). The value of sentinel plants for risk assessment and surveillance to support biosecurity. *NeoBiota*, 48, 1.
- Marcullis, N. G., Lui, R., & Lewis, M. A. (2017). Neutral genetic patterns for expanding populations with nonoverlapping generations. *Bulletin of Mathematical Biology*, 79(4), 828-852.
- Marini, L., Ayres, M.P., Battisti, A., Faccoli, M. (2012). Climate affects severity and altitudinal distribution of outbreaks in an eruptive bark beetle. *Climate Change*, 115, 327-341.
- Maron, J.L. and Crone, E. (2006) Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 273, 2575-2584.
- Marquis, R.J. (1992). The selective impact of herbivores. In *Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution, and genetics*. University of Chicago Press, Chicago, p. 301-325.
- Martínez, M., Cognato, A. I., Guachambala, M., Urdanigo, J. P., & Boivin, T. (2020). Effects of Climate and Host Age on Flight Activity, Infestation Percentage, and Intensity by *Coptoborus ochromactonus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Commercial Balsa Plantations of Ecuador. *Journal of Economic Entomology*, 113(2), 824-831.
- Martínez, M., Cognato, A. I., Guachambala, M., & Boivin, T. (2019). Bark and ambrosia beetle (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) diversity in natural and plantation forests in Ecuador. *Environmental entomology*, 48(3), 603-613.
- Martínez-Alonso, C., Valladares, F., Camarero, J. J., Arias, M. L., & Serrano, M. (2007). The uncoupling of secondary growth, cone and litter production by intradecadal climatic variability in

a Mediterranean Scots pine forest. *Forest Ecology and Management*, 253(1-3), 19-29.

- Médail F., Monnet A.C., Pavon D., Nikolic T., Dimopoulos P., Bacchetta G., Arroyo J., Barina Z., Cheikh Albassatneh M., Domina G., Fady B., Matevski V., Mifsud S., Leriche A., 2019. What is a tree in the Mediterranean Basin hotspot? A critical analysis. *Forest Ecosystems* 6: 17
- Melbourne, B. A., Cornell, H. V., Davies, K. F., Dugaw, C. J., Elmendorf, S., Freestone, A. L., ... & Holyoak, M. (2007). Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover?. *Ecology letters*, 10(1), 77-94.
- Menu, F., Roebuck, J. P., & Viala, M. (2000). Bet-hedging diapause strategies in stochastic environments. *The American Naturalist*, 155(6), 724-734.
- Menu, F. (1993). Strategies of emergence in the chestnut weevil *Curculio elephas* (Coleoptera: Curculionidae). *Oecologia*, 96(3), 383-390.
- Merville, A., Venner, S., Henri, H., Vallier, A., Menu, F., Vavre, F., ... & Bel-Venner, M. C. (2013). Endosymbiont diversity among sibling weevil species competing for the same resource. *BMC Evolutionary biology*, 13(1), 28.
- Meurer, E., Battistola, L. D., Colpani, D., Dorval, A., & Marques, M. I. (2013). Scolytinae (Coleoptera, Curculionidae) associados a diferentes fitofisionomias no Pantanal de Cáceres, Mato Grosso. *Acta Biológica Paranaense*, 42(1-4).
- Meyerson, L. A., & Mooney, H. A. (2007). Invasive alien species in an era of globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(4), 199-208.
- Midgley, S., M. Blyth, N. Howcroft, D. Midgley, and A. Brown. (2010) Balsa: biology, production and economics in Papua New Guinea, pp. 98. ACIAR Technical Reports No. 73. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, Australia.
- Millar, C. I., & Stephenson, N. L. (2015). Temperate forest health in an era of emerging megadisturbance. *Science*, 349(6250), 823-826.
- Moneo, I., Battisti, A., Dufour, B., García-Ortiz, J. C., González-Muñoz, M., Moutou, F., ... & Roques, A. (2015). Medical and veterinary impact of the urticating processionary larvae. In *Processionary moths and climate change: an update* (pp. 359-410). Springer, Dordrecht.
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Zas, R., Merlo, E., Lombardero, M. J., Sampedro, L., & Mooney, K. A. (2016). Masting behaviour in a Mediterranean pine tree alters seed predator selection on reproductive output. *Plant Biology*, 18(6), 973-980.
- Morin RS, Liebhold AM (2016) Invasive forest defoliator contributes to the impending downward trend of oak dominance in eastern North America. *Forestry* 89:284–289.
- Morris, J. L., Cottrell, S., Fettig, C. J., DeRose, R. J., Mattor, K. M., Carter, V. A., ... & Higuera, P. E. (2018). Bark beetles as agents of change in social-ecological systems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16(S1), S34-S43.
- Müller, J. A., & Andreiv, J. (2004). Caracterização da família Scolytidae (Insecta: Coleoptera) em três ambientes florestais. *Cerne*, 10(1), 39-45.
- Myers, J. H., & Sarfraz, R. M. (2017). Impacts of insect herbivores on plant populations. *Annual Review of Entomology*, 62, 207-230.
- Nageleisen, L. M., Saintonge, F. X., Piou, D., & Riou Nivert, P. (2010). La santé des forêts: Maladies, insectes, accidents climatiques... Diagnostic et prévention. Forêt Privée Française.
- Nerlekar, A. N. (2018). Seasonally dependent relationship between insect herbivores and host plant density in *Jatropha nana*, a tropical perennial herb. *Biology open*, 7(8), bio035071.
- Netherer, S., Matthews, B., Katzensteiner, K., Blackwell, E., Henschke, P., Hietz, P., Pennerstorfer, J., Rosner, S., Kikuta, S., Schume, H., Schopf, A. (2015). Do waterlimiting conditions predispose Norway spruce to bark beetle attack? *New Phytologist* 205, 1128–1141.

O

- Olsson, M., & Shine, R. (1997). The seasonal timing of oviposition in sand lizards (*Lacerta agilis*): why early clutches are better. *Journal of Evolutionary Biology*, 10(3), 369-381.
- O'Reilly-Wapstra, J. M., McArthur, C., & Potts, B. M. (2004). Linking plant genotype, plant defensive chemistry and mammal browsing in a Eucalyptus species. *Functional Ecology*, 18(5), 677-684.
- Ott, D. S., Yanchuk, A. D., Huber, D. P., & Wallin, K. F. (2011). Genetic variation of lodgepole pine, *Pinus contorta* var. *latifolia*, chemical and physical defenses that affect mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae*, attack and tree mortality. *Journal of chemical ecology*, 37(9), 1002.
- Otway, S. J., Hector, A., & Lawton, J. H. (2005). Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of Animal Ecology*, 74(2), 234-240.
- Owens, J. N. Constraints to seed production: temperate and tropical forest trees. *Tree Physiol.* 15, 477–484 (1995).

P

- Paine, T. D., Raffa, K. F., & Harrington, T. C. (1997). Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. *Annual review of entomology*, 42(1), 179-206.
- Pascual, M., Chapuis, M. P., Mestres, F., Balanya, J., Huey, R. B., Gilchrist, G. W., ... & Estoup, A. (2007). Introduction history of *Drosophila subobscura* in the New World: a microsatellite-based survey using ABC methods. *Molecular Ecology*, 16(15), 3069-3083.
- Pauli H, Gottfried M, Dullinger S et al (2012) Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science* 336:353–355.
- Pearse, I. S., Koenig, W. D., & Kelly, D. (2016). Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection. *New Phytologist*, 212(3), 546-562.
- Pélissou, P. F., Bernstein, C., François, D., Menu, F., & Venner, S. (2013). Dispersal and dormancy strategies among insect species competing for a pulsed resource. *Ecological Entomology*, 38(5), 470-477.
- Percy, D.M., Page, R.D. and Cronk, Q.C. (2004) Plant–insect interactions: double-dating associated insect and plant lineages reveals asynchronous radiations. *Systematic Biology*, 53, 120–127.

N

- PérezDe la Cruz, M., Hernández-May, M. A., la Cruz-Pérez, D., & Sánchez-Soto, S. (2016). Scolytinae y Platypodinae (Coleoptera: Curculionidae) de dos áreas de conservación en Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical*, 64(1), 319-326.
- Pernek, M., Matošević, D., Hrašovec, B., Kučinić, M., & Wegensteiner, R. (2009). Occurrence of pathogens in outbreak populations of *Pityokteines* spp. (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) in silver fir forests. *Journal of pest science*, 82(4), 343.
- Peter, B. M., & Slatkin, M. (2013). Detecting range expansions from genetic data. *Evolution*, 67(11), 3274-3289.
- Pierce, A. A., Gutierrez, R., Rice, A. M., & Pfennig, K. S. (2017). Genetic variation during range expansion: effects of habitat novelty and hybridization. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1852), 20170007.
- Pluss, A. R. (2011). Pursuing glacier retreat: genetic structure of a rapidly expanding *Larix decidua* population. *Molecular Ecology*, 20(3), 473-485.
- Pringle, J. M., Blakeslee, A. M., Byers, J. E., & Roman, J. (2011). Asymmetric dispersal allows an upstream region to control population structure throughout a species' range. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(37), 15288-15293.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945-959.
- Prokopy, R. J. (1968) Visual responses of apple maggot flies, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae): Orchard studies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 11, 403-422.
- Pujol, B., & Pannell, J. R. (2008). Reduced responses to selection after species range expansion. *Science*, 321(5885), 96-96.
- Redman, A. M., & Scriber, J. M. (2000). Competition between the gypsy moth, *Lymantria dispar*, and the northern tiger swallowtail, *Papilio canadensis*: interactions mediated by host plant chemistry, pathogens, and parasitoids. *Oecologia*, 125(2), 218-228.
- Reitz, S. R., & Trumble, J. T. (2002). Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual review of entomology*, 47(1), 435-465.
- Reynolds, A. M., & Reynolds, D. R. (2009). Aphid aerial density profiles are consistent with turbulent advection amplifying flight behaviours: abandoning the epithet 'passive'. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1654), 137-143.
- Rhains, M., & English-Loeb, G. (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(3), 348-358.
- Ricciardi, A., Hoopes, M., Marchetti, M. & Lockwood, J. (2013) Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecological Monographs*, 83, 263–282.
- Ricciardi, A. & MacIsaac, H. (2011) In *Fifty Years of Invasion Ecology : The Legacy of Charles Elton*, chapter Impacts of biological invasions on freshwater ecosystems, pp. 211-224. Blackwell Publishing.
- Rigling, A., Eilmann, B., Koechli, R., & Dobbertin, M. (2010). Mistletoe-induced crown degradation in Scots pine in a xeric environment. *Tree physiology*, 30(7), 845-852.
- Rigot, T., Van Halder, I., & Jactel, H. (2014). Landscape diversity slows the spread of an invasive forest pest species. *Ecography*, 37(7), 648-658.
- Robinet, C., Rousselet, J., & Roques, A. (2014). Potential spread of the pine processionary moth in France: preliminary results from a simulation model and future challenges. *Annals of Forest Science*, 71(2), 149-160.
- Robinet, C., & Liebhold, A. M. (2009). Dispersal polymorphism in an invasive forest pest affects its ability to establish. *Ecological Applications*, 19(7), 1935-1943.
- Robinet, C., Roques, A., Pan, H., Fang, G., Ye, J., Zhang, Y., & Sun, J. (2009). Role of human-mediated dispersal in the spread of the pinewood nematode in China. *PLoS One*, 4(2), e4646.
- Root, R. B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43(1), 95-124.
- Roques, A., Auger-Rozenberg, M. A., Blackburn, T. M., Garnas, J., Pyšek, P., Rabitsch, W., ... & Duncan, R. P. (2016). Temporal and interspecific variation in rates of spread for insect species invading Europe during the last 200 years. *Biological Invasions*, 18(4), 907-920.
- Roques A, Fan, J-T, Courtial B, Zhang Y-Z, Yart A, Auger-Rozenberg M-A, Denux O, Kenis M, Baker R, Sun J-h (2015) Planting sentinel European trees in Eastern Asia as a novel method to identify potential insect pest invaders. *PLOS ONE* 10: e0120864.
- Roques, A., Rabitsch, W., Rasplus, J. Y., Lopez-Vaamonde, C., Nentwig, W., & Kenis, M. (2009). Alien terrestrial invertebrates of Europe. In *Handbook of alien species in Europe* (pp. 63-79). Springer, Dordrecht.
- Roques, A., Sun, J. H., Auger-Rozenberg, M. A., & Hua, O. (2003). Potential invasion of China by exotic insect pests associated with tree seeds. *Biodiversity and Conservation*, 12(11), 2195-2210.

R

- Raffa, K. F., J. C. Grégoire, and B. S. Lindgren (2015). Natural history and ecology of bark beetles, pp. 1–140. In F. E. Vega and R. W. Hofstetter (eds.), *Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species*. Elsevier, San Diego, CA.
- Raffa, K. F., Aukema, B. H., Bentz, B. J., Carroll, A. L., Hicke, J. A., Turner, M. G., & Romme, W. H. (2008). Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *Bioscience*, 58(6), 501-517.
- Raffa, K. F., Aukema, B. H., Erbilgin, N., Klepzig, K. D., & Wallin, K. F. (2005). Interactions among conifer terpenoids and bark beetles across multiple levels of scale: an attempt to understand links between population patterns and physiological processes. *Recent Advances in Phytochemistry* 39: 79-118.
- Rafferty N.E., CaraDonna P.J., Burkle L.A., Iler A.M., Bronstein J.L., 2013. Phenological overlap of interacting species in a changing climate: an assessment of available approaches. *Ecology and Evolution*, 3(9): 3183-3193.
- Rand, T. A., & Louda, S. M. (2006). Spillover of agriculturally subsidized predators as a potential threat to native insect herbivores in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 20(6), 1720-1729.
- Ranger, C. M., Biedermann, P. H., Phuntumart, V., Beligala, G. U., Ghosh, S., Palmquist, D. E., ... & Benz, J. P. (2018). Symbiont selection via alcohol benefits fungus farming by ambrosia beetles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(17), 4447-4452.

- Roques, L., Hosono, Y., Bonnefon, O., & Boivin, T. (2015). The effect of competition on the neutral intraspecific diversity of invasive species. *Journal of Mathematical Biology*, 71(2), 465-489.
- Roques, L., Garnier, J., Hamel, F., & Klein, E. K. (2012). Allee effect promotes diversity in traveling waves of colonization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(23), 8828-8833.
- Rosenthal, J. P., & Kotanen, P. M. (1994). Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(4), 145-148.
- Rouault, G., Turgeon, J., Candau, J. N., Roques, A., & von Aderkas, P. (2004). Oviposition strategies of conifer seed chalcids in relation to host phenology. *Naturwissenschaften*, 91(10), 472-480.
- Rouault, G., Candau, J. N., Lieutier, F., Nageleisen, L. M., Martin, J. C., & Warzée, N. (2006). Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science*, 63(6), 613-624.
- Rousselet, J., Imbert, C. E., Dekri, A., Garcia, J., Goussard, F., Vincent, B., ... & Rossi, J. P. (2013). Assessing species distribution using Google Street View: a pilot study with the pine processionary moth. *PLoS One*, 8(10), e74918.
- Ryan, T. J., & Plague, G. R. (2004). Hatching asynchrony, survival, and the fitness of alternative adult morphs in *Ambystoma talpoideum*. *Oecologia*, 140(1), 46-51.
- Spatial and temporal crop cover dynamics. *J. Appl. Ecol.* 52, 1283–1292 (2015).
- Schvester, D., & Ughetto, F. (1986). Différences de sensibilité à *Matsucoccus feytaudi* DUC (Homoptera: Margarodidae) selon les provenances de pin maritime (*Pinus pinaster* AIT). In *Annales des sciences forestières* (Vol. 43, No. 4, pp. 459-474). EDP Sciences.
- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Büche, B., Szallies, A., Thorn, S., ... & Müller, J. (2016). Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 934-943.
- Seidl, R., Fernandes, P. M., Fonseca, T. F., Gillet, F., Jönsson, A. M., Merganičová, K., ... & González-Olabarria, J. R. (2011). Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review. *Ecological Modelling*, 222(4), 903-924.
- Shea, K. & Chesson, P. (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 170–176.
- Sholes, O. D. (2008). Effects of associational resistance and host density on woodland insect herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 16-23.
- Simon, J. C., Delmotte, F., Rispe, C., & Crease, T. (2003). Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 79(1), 151-163.
- Singer, M. C., & Parmesan, C. (2010). Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy?. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555), 3161-3176.
- Silvertown, J.W. (1980) The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society*, 14, 235–250.
- Singer, M.C. and Parmesan, C. (2010) Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 3161–3176.
- Sittichaya, W., Permkam, S., & Cognato, A. I. (2012). Species composition and flight pattern of Xyleborini ambrosia beetles (Col.: Curculionidae: Scolytinae) from agricultural areas in southern Thailand. *Environmental entomology*, 41(4), 776-784.
- Slatkin, M., & Excoffier, L. (2012). Serial founder effects during range expansion: a spatial analog of genetic drift. *Genetics*, 191(1), 171-181.
- Smith, S. M., Petrov, A. V., & Cognato, A. I. (2017). Beetles (Coleoptera) of Peru: A survey of the families. Curculionidae: Scolytinae. *The Coleopterists Bulletin*, 71(1), 77-94.
- Soula, B., & Menu, F. (2003). Variability in diapause duration in the chestnut weevil: mixed ESS, genetic polymorphism or bet-hedging?. *Oikos*, 100(3), 574-580.
- Speight, M. R., Hunter, M. D., & Watt, A. D. (2008). *Ecology of insects. Concepts and application*–Wiley.
- Stahlhut, J. K., Desjardins, C. A., Clark, M. E., Baldo, L., Russell, J. A., Werren, J. H., & Jaenike, J. (2010). The mushroom habitat as an ecological arena for global exchange of *Wolbachia*. *Molecular Ecology*, 19(9), 1940-1952.
- Stam, J. M., Kroes, A., Li, Y., Gols, R., van Loon, J. J., Poelman, E. H., & Dicke, M. (2014). Plant interactions with multiple insect herbivores: from community to genes. *Annual Review of Plant Biology*, 65: 689–713.

S

- Safrańyk L, Carroll AL, Regniere J et al. (2010) Potential for range expansion of mountain pine beetle into the boreal forest of North America. *The Canadian Entomologist*, 142, 415–442.
- Sagnard, F., Pichot, C., Dreyfus, P., Jordano, P., & Fady, B. (2007). Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: recolonization dynamics in a plantation forest. *ecological modelling*, 203(3-4), 464-474.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., ... & McCauley, D. E. (2001). The population biology of invasive species. *Annual review of ecology and systematics*, 32(1), 305-332.
- Salameh, T., Drobinski, P., Menut, L., Bessagnet, B., Flamant, C., Hodzic, A., & Vautard, R. (2007). Aerosol distribution over the western Mediterranean basin during a Tramontane/Mistral event.
- Salomón, R. L., Limousin, J. M., Ourcival, J. M., Rodríguez-Calcerrada, J., & Steppe, K. (2017). Stem hydraulic capacitance decreases with drought stress: implications for modelling tree hydraulics in the Mediterranean oak *Quercus ilex*. *Plant, Cell & Environment*, 40(8), 1379-1391.
- Sandoval Rodríguez, C., Cognato, A. I., & Righi, C. A. (2017). Bark and ambrosia beetle (Curculionidae: Scolytinae) diversity found in agricultural and fragmented forests in Piracicaba-SP, Brazil. *Environmental entomology*, 46(6), 1254-1263.
- Sauvard, D., Lieutier, F., Levieux, J. (1987) Répartition spatiale et dispersion de *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera Scolytidae) en forêt d'Orléans. *Annales Des Sciences Forestières*. EDP Sciences 417–434.
- Sauvion, N., Calatayud, P. A., Thiéry, D., & Marion-Poll, F. (2013). *Interactions insectes-plantes*. Editions Quae.
- Schneider, G., Krauss, J., Riedinger, V., Holzschuh, A. & Steffan-Dewenter, I. Biological pest control and yields depend on

- Stephens, A. E., & Myers, J. H. (2012). Resource concentration by insects and implications for plant populations. *Journal of Ecology*, 100(4), 923-931.
- Stilwell, A. R., Smith, S. M., Cognato, A. I., Martinez, M., & Flowers, R. W. (2014). *Coptoborus ochromactonus*, n. sp. (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), an emerging pest of cultivated balsa (Malvales: Malvaceae) in Ecuador. *Journal of Economic Entomology*, 107(2), 675-683.
- Strauss, S.Y. and Zangerl, A.R. (2002) Plant–insect interactions in terrestrial ecosystems. *Plant–Animal Interactions: An Evolutionary Approach* (eds. C.M. Herrera & O. Pellmyr), pp. 77-106. Oxford: Blackwell.
- Stotz, H.U., Kroymann, J., and Mitchell-Olds, T. (1999). Plant–insect interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 2, 268-272.
- Suarez, A. V., Holway, D. A., & Case, T. J. (2001). Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: insights from Argentine ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(3), 1095-1100.
- Suez, M., Gidoin, C., Lefèvre, F., Candau, J. N., Chalon, A., & Boivin, T. (2013). Temporal population genetics of time travelling insects: a long term study in a seed-specialized wasp. *PLoS one*, 8(8), e70818.
- Sugio, A., Dubreuil, G., Giron, D., & Simon, J. C. (2014). Plant–insect interactions under bacterial influence: ecological implications and underlying mechanisms. *Journal of experimental botany*, 66(2), 467-478.
- Suomalainen E, Saura A, Lokki J (1987) *Cytology and Evolution in Parthenogenesis*, p. 216. CRC Press, Boca Raton, Florida.

T

- Tanner, L. D. 2014. Assessment of a pest management strategy for the redbay ambrosia beetle (Coleoptera: Curculionidae), a newly introduced forest pest in Florida. 84 p. Thesis of master. The Florida Agricultural and Mechanical University. USA.
- Tooker, J. F., & Frank, S. D. (2012). Genotypically diverse cultivar mixtures for insect pest management and increased crop yields. *Journal of Applied Ecology*, 49(5), 974-985.
- Tsutsui, N. D., Suarez, A. V., Holway, D. A., & Case, T. J. (2000). Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(11), 5948-5953.
- Turgeon, J. J., Roques, A., & Groot, P. D. (1994). Insect fauna of coniferous seed cones: diversity, host plant interactions, and management. *Annual Review of Entomology*, 39(1), 179-212.

V

- van Asch, M. and Visser, M.E. (2007) Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. *Annual Review of Entomology*, 52, 37-55.
- Vavre, F., Fleury, F., Lepetit, D., Fouillet, P., & Boulétreau, M. (1999). Phylogenetic evidence for horizontal transmission of *Wolbachia* in host-parasitoid associations. *Molecular Biology and Evolution*, 16(12), 1711-1723.
- Venner, S., Péllisson, P. F., Bel-Venner, M. C., Débias, F., Rajon, E., & Menu, F. (2011). Coexistence of insect species competing

for a pulsed resource: toward a unified theory of biodiversity in fluctuating environments. *PLoS One*, 6(3), e18039.

- von Aderkas, P., Rouault, G., Wagner, R., Rohr, R., & Roques, A. (2005). Seed parasitism redirects ovule development in Douglas fir. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1571), 1491-1496.

W

- Wade, M. J., & McCauley, D. E. (1988). Extinction and recolonization: their effects on the genetic differentiation of local populations. *Evolution*, 42(5), 995-1005.
- Waters, C. N., Zalasiewicz, J., Summerhayes, C., Barnosky, A. D., Poirier, C., Galuszka, A., ... & Jeandel, C. (2016). The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. *Science*, 351(6269).
- Weed, A. S., Ayres, M. P., & Hicke, J. A. (2013). Consequences of climate change for biotic disturbances in North American forests. *Ecological Monographs*, 83(4), 441-470.
- Wermelinger, B., Rigling, A., Schneider Mathis, D., & Dobbertin, M. (2008). Assessing the role of bark-and wood-boring insects in the decline of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in the Swiss Rhone valley. *Ecological Entomology*, 33(2), 239-249.
- Weir, B. S., & Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *evolution*, 1358-1370.
- Werren, J. H. (1993). The evolution of inbreeding in haplodiploid organisms. *The natural history of inbreeding and outbreeding*, 42-59.
- Westbrook, J. K., & Isard, S. A. (1999). Atmospheric scales of biotic dispersal. *Agricultural and forest meteorology*, 97(4), 263-274.
- Williams, I. S., Hefin Jones, T. & Hartley, S. E (2001). The role of resources and natural enemies in determining the distribution of an insect herbivore population. *Ecological Entomology* 26, 204–211.
- Williamson, M., & Griffiths, B. (1996). *Biological invasions*. Springer Science & Business Media.
- Wilson, J. R., Dormontt, E. E., Prentis, P. J., Lowe, A. J., & Richardson, D. M. (2009). Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in ecology & evolution*, 24(3), 136-144.
- Winkler, I. S., & Mitter, C. (2008). The phylogenetic dimension of insect-plant interactions: a review of recent evidence. *Specialization, speciation, and radiation: the evolutionary biology of herbivorous insects*, 240-263.
- Wood, S. L. 2007. The bark and ambrosia beetles of South America (Coleoptera: Scolytidae). Monte L. Bean Life Science Museum. Brigham Young University, Provo, Utah. 900p.

X

- Xia, J., Sun, S., & Liu, G. (2013). Evidence of a component Allee effect driven by predispersal seed predation in a plant (*Pedicularis rex*, Orobanchaceae). *Biology Letters*, 9(5), 20130387.

Z

Zayed, A., Constantin, Ş. A., & Packer, L. (2007). Successful biological invasion despite a severe genetic load. *PLoS One*, 2(9), e868.