

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET TECHNOLOGIES

LABORATOIRE DE BIOLOGIE DES LIGNEUX ET DES GRANDES CULTURES, UPRES EA 1207

THÈSE présentée par :

Coralie BERTHEAU

soutenue le : 22 juin 2009

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université d'Orléans**

Discipline/ Spécialité : **Biologie forestière**

**MECANISMES D'ADAPTATION DES INSECTES
FORESTIERS A DE NOUVEAUX ARBRES HOTES :
UNE APPROCHE INTEGRATIVE**



THÈSE dirigée par :

M. François LIEUTIER

Professeur, Université d'Orléans

RAPPORTEURS :

M. Andrea BATTISTI

Professeur, Université de Padoue, Italie

M. Marc KENIS

Docteur, CABI Europe-Switzerland, Delémont, Suisse

JURY :

M. Andrea BATTISTI

Professeur, Université de Padoue, Italie

M. Jean-Claude GREGOIRE

Professeur, Université Libre de Bruxelles, Belgique

M. Marc KENIS

Docteur, CABI Europe-Switzerland, Delémont, Suisse

M. François LIEUTIER

Professeur, Université d'Orléans

M. Louis-Michel NAGELEISEN

Ingénieur, Département de la Santé des Forêts, Nancy

Mme Géraldine ROUX-MORABITO

Maître de conférences, Université d'Orléans

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET TECHNOLOGIES

LABORATOIRE DE BIOLOGIE DES LIGNEUX ET DES GRANDES CULTURES, UPRES EA 1207

THÈSE présentée par :

Coralie BERTHEAU

soutenue le : 22 juin 2009

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université d'Orléans**

Discipline/ Spécialité : **Biologie forestière**

MECANISMES D'ADAPTATION DES INSECTES
FORESTIERS A DE NOUVEAUX ARBRES HOTES :
UNE APPROCHE INTEGRATIVE



THÈSE dirigée par :

M. François LIEUTIER

Professeur, Université d'Orléans

RAPPORTEURS :

M. Andrea BATTISTI

Professeur, Université de Padoue, Italie

M. Marc KENIS

Docteur, CABI Europe-Switzerland, Delémont, Suisse

JURY :

M. Andrea BATTISTI

Professeur, Université de Padoue, Italie

M. Jean-Claude GREGOIRE

Professeur, Université Libre de Bruxelles, Belgique

M. Marc KENIS

Docteur, CABI Europe-Switzerland, Delémont, Suisse

M. François LIEUTIER

Professeur, Université d'Orléans

M. Louis-Michel NAGELEISEN

Ingénieur, Département de la Santé des Forêts, Nancy

Mme Géraldine ROUX-MORABITO

Maître de conférences, Université d'Orléans

Remerciements

Pour ces traditionnels remerciements, ceux qui se réjouissent de lire des formules toutes plus originales les unes que les autres seront déçus. Je ne serai pas particulièrement innovante mais ces remerciements auront le mérite d'être sincères et vous permettront d'entrevoir dans quel environnement cette thèse a été réalisée.

Ce projet n'aurait pas vu le jour sans le *Ministère de la Recherche et des Technologies* et le *Ministère de l'Agriculture et de la Pêche (Département de la Santé des Forêts)* qui ont financé ce travail.

Je tiens tout d'abord à remercier *Andrea Battisti*, *Marc Kenis*, *Jean-Claude Grégoire* et *Louis-Michel Nageleisen* pour m'avoir fait l'honneur d'accepter de lire et de juger ce travail.

Merci également à *Francis Delmotte* pour m'avoir, dans un premier temps, défendue honorablement lors de l'obtention de la bourse ministérielle, pour m'avoir ensuite accueillie au sein du laboratoire et pour finalement m'avoir permis de mener ce projet dans de bonnes conditions.

Un grand merci à l'ensemble des personnes qui ont contribué à mes travaux de recherche

Je tiens particulièrement à remercier mes encadrants *François Lieutier* et *Géraldine Roux-Morabito*, pour m'avoir fait confiance et supportée toutes ces années (7 ans !). *François*, sachez que pour ces remerciements je vous ferai le plaisir de vous tutoyer. Merci de m'avoir proposé ce sujet passionnant et de m'avoir fait partager ton expérience ainsi que tes connaissances. Ces divers séjours sur le terrain ou lors de colloques m'ont permis de mieux te connaître et d'apprendre un tas d'anecdotes. *Géraldine*, merci de m'avoir donné l'envie de faire ce métier et de m'avoir ouvert les portes de l'écologie évolutive. Merci pour ton suivi et tes encouragements tout au long de ces années. Saches que je n'oublierai jamais tous les bons moments passés ensemble dans et en dehors du labo.

Merci aux collègues de l'équipe entomo : *Aurélien Sallé*, malgré des débuts timides, tu t'es pleinement investi dans ma thèse jusqu'à la relecture de cette dernière. Tes nombreux conseils et nos discussions m'ont beaucoup aidée. Je dois t'avouer que ton efficacité et ta disponibilité me laissent encore sans voix. Il n'y a pas de doute, tu feras un très bon encadrant de thèse. *Stéphanie Bankhead-Dronnet* « Fanny », ta faculté à travailler en situation d'urgence m'a « bluffée ». Tu as toujours répondu présente pour m'aider, me conseiller et me soutenir que ce soit pour la recherche ou pour la vie de tous les jours au labo. Merci également pour « ton optimiste sans limite ». *Carine Martin* et *Xavier Pineau*, d'avoir toujours été présents aussi bien en enseignement que dans les moments de « rush » expérimentaux. *Xavier* pour le partage de ton expérience sur le terrain, la systématique des insectes et toutes les petites astuces techniques. *Carine* pour ton aide fidèle (même sous des trombes d'eau !) durant toutes ces années, merci pour ta motivation et ta persévérance dans l'étude des microsatellites. *Sophie Pointeau* et *Vincent Lesieur*, mes deux stagiaires, pour avoir participé avec enthousiasme et motivation à ce travail de thèse. *Sophie*, merci de m'avoir

toujours fait confiance et d'avoir répondu présente dès que j'avais besoin d'aide. *Vincent*, merci d'avoir sacrifié certains de tes week-ends pour accoupler les petits chalco !

Merci aux collègues de l'INRA de Pierroton pour leur accueil et leur gentillesse. *Hervé Jactel*, sans toi la méta-analyse n'aurait jamais été possible. Merci de m'avoir fait partager tes connaissances et d'avoir toujours été disponible pour répondre à mes multiples questions. *Jean-Pierre Rossi*, pour ton aide considérable dans les analyses statistiques. Merci d'avoir pris le temps de me les expliquer en toute simplicité même si cette tâche n'était pas si facile ! *Carole Kerdelhué*, pour tous tes conseils sur les microsatellites.

Merci aux collègues de l'Unité de Zoologie Forestière de l'INRA d'Orléans : *Alain Roques*, pour tes nombreux conseils et discussions sur les différentes approches de ma thèse. *Jacques Garcia*, et ta tronçonneuse sans qui mes expériences de terrain et de comportement n'auraient pas pu avoir lieu. *Daniel Sauvard*, pour ton aide dans l'identification des scolytes. *Emmanuelle Magnoux*, pour m'avoir consacré du temps aussi bien dans le passage de mes séquences (en capillaires longs) et pour les microsatellites. *Jérôme Rousselet* pour ton enthousiasme et ton aide apportée concernant la SAMOVA.

Merci aux collègues de l'ONF et du DSF : *Rock Chambon*, *Dominique Jacquin*, *Philippe Legrand* et *Philippe Massot* pour leur participation à mes expérimentations de terrain aussi bien dans le choix des parcelles que pour les multiples informations fournies au sujet des forêts. *Thierry Noblecourt*, qui a bien voulu consacrer une partie de son temps afin de confirmer mon identification sur les différentes espèces de scolytes collectées. *Louis-Michel Nagelesein*, pour son aide dans ma recherche d'informations sur les scolytes ainsi que pour m'avoir donné accès à la base de données du DSF.

Merci aux collègues lointains : *Eckehard Brockerhoff*, en Nouvelle Zélande, pour son aide dans la réalisation de la méta-analyse et dans la rédaction de l'article. *Christian Stauffer* et *Dimitrios Avtzis*, en Autriche, pour les enrichissantes discussions sur *P. chalcographus*.

Merci également à *Gilles Moreau* « Gillou », mon collègue de couloir, merci pour les multiples services que tu m'as rendus avec rapidité et efficacité. *Gérard*, collègue de sous-sol, merci de m'avoir prêté ton établi et tes outils pour mes écorçages, et excuse moi encore de te l'avoir rendu plus sale qu'il ne l'était. *UCAR*, pour m'avoir permis de tester différentes voitures pour mes expéditions sur le terrain, de la kangoo au 4x4 en passant par la 407.

Un grand merci à l'ensemble des personnes qui ont fait de cette thèse un moment inoubliable...

A mes collègues de « tupperware » qui ont toujours eu pour moi une attention particulière. *Françoise Cheddor*, ma collègue de bio mol, merci pour tes judicieuses remarques et nombreux conseils, ainsi que pour ton soutien dans l'organisation de la paillasse. *Christiane Depierreux*, « ma maman du labo », ta spontanéité et tes anecdotes resteront à vie gravées dans ma mémoire (que le petit oiseau repose en paix !). *François Héricourt*, merci d'avoir levé le voile sur « le mystère de la P2 » au bout de trois ans et demi de thèse. Merci également pour toutes tes explications et ta patience concernant les dilutions (tout n'est pas encore très clair mais je suis sur la bonne voie !). En tout cas, tes petites attentions quotidiennes m'ont beaucoup touchée. *Daniel Auguin*, même si nous nous connaissons depuis peu, tes multiples histoires ont souvent

animé les repas ! J'espère que « le fameux postillon » n'aura pas de conséquence trop grave sur ta santé. *Vincent* pour avoir mangé la même chose que moi tous les midis (Et oui, en plus d'être dans l'équipe entomo, tu fais partie de l'ambiance du midi). Au côté obscur de la table. *Ludovic Bonhomme* et *Domenico Morabito*, duo inséparable voire trop ! *Ludo*, mon collègue de DEA et de thèse, tu as toujours été présent dans les bons comme les mauvais moments de la vie d'un thésard. *Dom*, merci d'avoir toujours été soucieux de mon humeur du jour et je dois t'avouer que c'est bien moi qui t'ai emprunté ton cordon « Sigma » que tu avais gagné. Un jour, peut être, je te le rendrai...

Merci également à *Daniel et Christiane Rougon* pour m'avoir fait découvrir le monde passionnant des insectes. *Valérie Altemayer*, pour m'avoir permis d'enseigner en toute simplicité, saches que pour moi tu as été un modèle pour ton organisation et ta rigueur. *Bruno Vincent* pour tous ces moments de fou-rires. A *Thomas Durand*, d'avoir toujours pris le temps de papoter avec moi, c'était sympa ! *Jean-Claude Vala*, pour la ballade à Avignon qui m'a permis de mieux te connaître. La « Maury team », *Stéphane Maury*, *Carole Latruwe*, *Claire Hebrard*, *Clément Lafon-Placette*, et *Alain Delaunay*, j'ai toujours envié vos « pauses thé habituelles » tous ensemble autour de la table de réunion. Merci pour ces agréables moments partagés avec vous. La « team écophysio », *Franck Brignolas*, *Cécile Barbaroux*, *Romain Monclus*, *Régis Fichot* et *Sylvain Chamaillard*, pour leurs gentilles attentions envers moi. A *Daniel Hagège*, pour ses enseignements en végétal dispensés tout au long de mon cursus. A *Isabelle Fauchier*, *Laurent Jean-Alphonse*, *Marie Silly* et *Angèle Tervet* de m'avoir aidée pour toute la « paprasserie » administrative.

Un grand merci à mes amies

Sabine, *Agnès*, *Fotini* et *Marie-Véronique*. Plus que des collègues de travail, vous êtes devenues de véritables « copines ». Merci pour votre gentillesse et votre soutien tout au long de ces années. Merci pour tous ces supers moments passés ensemble à papoter pendant des heures ou à faire du shopping... qui permettaient de souffler ! Malgré la distance qui nous sépare (pour certaines), j'ai toujours pu compter sur vous et j'espère que cela ne changera jamais...

Un grand merci à ma famille qui a toujours cru en moi (plus que moi-même !)

Pierre, *Marie-Françoise*, *Marie-Charlotte* et *Jean-Guillaume*, de m'avoir soutenue et réconfortée lors de mes périodes de doute, surtout pendant la phase de rédaction de la thèse, lors de mes séjours à Belfort. *Marie-Françoise*, merci pour toutes ces petites pensées dans les moments les plus durs qui me redonnaient le sourire.

Mon père, ma mère, ma petite sœur et *Vincent* (Et oui parce qu'en plus d'être un collègue de « tupperware », et de l'équipe entomo, tu fais partie de la famille...). Vous avez participé aussi à cette thèse à votre manière allant même jusqu'à être une main d'œuvre occasionnelle. Vous avez partagé avec moi tous les bons ainsi que les mauvais moments. Merci d'avoir été tout simplement là... J'espère que vous êtes fiers de moi...

Pierre-Frédéric, merci d'avoir eu le courage de relire ma thèse en intégralité et de m'avoir fait part de tes commentaires. Merci de m'avoir assistée lors de mes expériences de terrain. Sur un plan plus personnel, merci pour ta confiance, ton soutien moral (malgré la distance), ta compréhension face à mes humeurs fluctuantes lors de ces derniers mois ! Et je ne rentrerai pas plus dans les détails car cela ne concerne que nous...

Sommaire

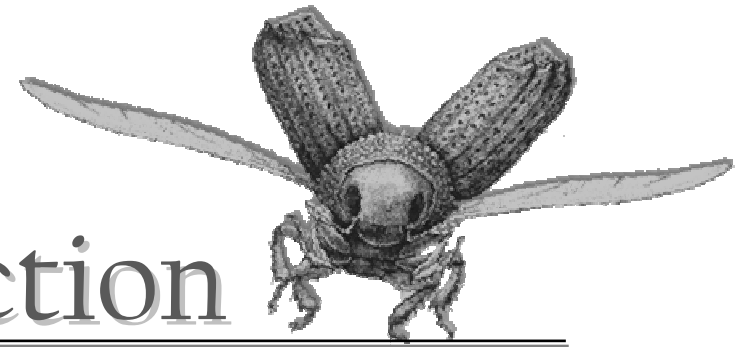
Introduction générale	13
1. Les perturbations des écosystèmes forestiers suite aux introductions d'organismes exotiques...	15
Une question d'adaptation	
1.1 Causes et Conséquences...	15
1.2 Quelles approches pour l'étude de l'adaptation des insectes phytophages à un nouvel hôte ?	18
1.3 Facteurs impliqués dans les mécanismes d'adaptation des insectes	20
1.3.1. Les facteurs liés aux caractéristiques des plantes hôtes	20
1.3.2. Les facteurs liés aux caractéristiques des insectes phytophages	24
1.3.3. En conclusion	26
2. Problématique et objectifs de mon projet de recherche	28
3. Quelques définitions	31
 Chapitre I. Synthèse bibliographique sur l'adaptation des insectes forestiers à de nouveaux hôtes	 35
I.1 Inventaire bibliographique de la faune de Coléoptères et Lépidoptères associée aux conifères exotiques en Europe	37
I.2 Méta-analyse sur la valeur sélective des insectes forestiers sur de nouveaux hôtes	39
I.2.1 Intérêt des articles de synthèse en Sciences	39
I.2.2 Qu'est-ce qu'une méta-analyse ?	40
I.2.2.1 Principe de la méta-analyse	41
I.2.2.2 Limites et problèmes des méta-analyses en écologie	45
I.2.2.3 Intérêt de la méta-analyse dans notre étude	49
I.2.3 Présentation de l'article et principaux résultats	50
Article 1: Novel insect-tree associations resulting from accidental and 'planned' biological invasions: effects on insect fitness	53

Chapitre II. Diversité des insectes indigènes sur conifères autochtones et exotiques en France	85
II.1 Les forêts de conifères en France et sites d'études	87
II.1.1 Les forêts du Limousin	89
II.1.2 Les forêts du Jura	89
II.2 Aperçu de l'entomofaune présente sur conifères exotiques	91
II.2.1 Matériels et Méthodes	91
II.2.2 Résultats et Interprétations	92
II.2.3 Conclusion	93
II.3. Présentation des Scolytinae	96
II.3.1 Biologie et écologie des scolytes	96
II.3.1.1 Arbres-hôtes	97
II.3.1.2 Cycle biologique	98
II.3.2 Importance des scolytes dans les écosystèmes forestiers	103
II.4. Présentation de l'article et principaux résultats	106
Article 2: Colonisation of native and exotic conifers by indigenous bark beetles (Coleoptera: Scolytinae) in France	109
 Chapitre III. Etudes comportementale et génétique d'une espèce de scolyte <i>Pityogenes chalcographus</i> L. sur conifères exotiques en France	 129
III.1 Présentation de <i>Pityogenes chalcographus</i>	131
III.2 Etude comportementale de <i>Pityogenes chalcographus</i>	136
III.2.1 Présentation de l'article et principaux résultats	136
Article 3: Preference-performance relationship and influence of plant relatedness on host use by <i>Pityogenes chalcographus</i> L. (Coleoptera: Scolytinae)	139
III.2.2 Résultats complémentaires	155
III.2.2.1 Le dimorphisme sexuel	155
III.2.2.2 L'oligophagie	155
III.2.2.3 L'accouplement	156
III.2.2.4 Les galeries maternelles	156
III.3 Etude génétique des populations de <i>Pityogenes chalcographus</i>	158
III.3.1. Choix des marqueurs génétiques moléculaires	158
III.3.1.1 Les marqueurs mitochondriaux	159
III.3.1.2 Les marqueurs nucléaires	160
III.3.1.3 Les marqueurs microsatellites	160
III.3.2 Présentation de l'article et principaux résultats	162
Article 4: Does host range extension influence population genetic structure of <i>Pityogenes chalcographus</i> (Coleoptera: Scolytinae)?	165
III.3.3 Analyse complémentaire : étude de marqueurs microsatellites	187

Conclusion générale	193
1. Synthèse	195
1.1 L'avantage pour un insecte forestier phytophage d'être généraliste	195
1.2 L'inconvénient pour un nouvel hôte d'être taxonomiquement proche des hôtes naturels	196
1.3 Apports complémentaires de notre travail	196
1.4 Bilan final des apports scientifiques de la thèse	198
1.5 Prévision des risques dans les forêts accueillants de nouveaux hôtes	198
2. Limites de l'étude	200
3. Perspectives	201
 Références bibliographiques	 205

I Introduction

Générale



Introduction générale

Le travail présenté dans ce mémoire se propose d'apporter des éléments de compréhension sur les mécanismes d'adaptation des insectes phytophages forestiers à de nouveaux arbres-hôtes. Pour présenter son contexte, on abordera tout d'abord les causes de l'intensification des introductions de plantes et d'insectes à travers le monde ainsi que leurs conséquences sur les écosystèmes forestiers et plus particulièrement sur les interactions plante-insecte. Il sera ensuite traité des liens avec l'adaptation des insectes phytophages à de nouveaux hôtes, et les connaissances actuelles sur ce sujet seront présentées. La suite de l'introduction présentera la problématique et les objectifs de notre travail de recherche, conduisant ainsi à une présentation plus précise des questions ayant guidées l'étude.

1. Les perturbations des écosystèmes forestiers suite aux introductions d'organismes exotiques... Une question d'adaptation

1.1 Causes et Conséquences...

L'introduction d'organismes exotiques, intentionnelle ou accidentelle, a toujours été un élément structurant des écosystèmes forestiers. Néanmoins, au cours de ces deux derniers siècles, le nombre d'espèces introduites en forêt (plantes, insectes, agents pathogènes) a augmenté de façon fulgurante suite à la mondialisation des échanges, facilitée par le développement des moyens de transports (Liebhold et al., 1995; Sakai et al., 2001; Mattson et al., 2007; Dajoz, 2008). Cette augmentation ne concerne d'ailleurs pas uniquement les espèces forestières. Ainsi, aux Etats-Unis, le nombre d'espèces exotiques a été multiplié par 25 entre la fin du XVIII^{ème} et celle du XX^{ème} siècle (Dubensky et al., 2001; Figure 1).

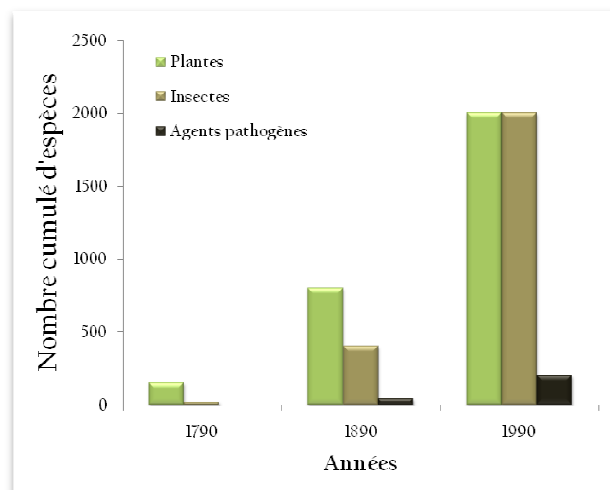


Figure 1: Nombre cumulé d'espèces exotiques entrées aux USA entre la fin du XVIII^{ème} et celle du XX^{ème} siècle, d'après Dubensky et al., 2001.

Dans le domaine forestier, la forte demande en bois de production a contraint de nombreux pays à intensifier leurs plantations exotiques provenant de différentes parties du monde (Wright, 1963; Zobel et al., 1987). Cet engouement pour les essences exotiques réside dans leurs excellentes caractéristiques biologiques, très prometteuses économiquement, à savoir une grande taille, une croissance rapide et un bois de bonne qualité (Boyce, 1954). Le sapin de Douglas, *Pseudotsuga menziesii* ((MIRB.) FRANCO), originaire d'Amérique du Nord et introduit en Europe, possède à 45 ans la même taille que le pin Sylvestre, *Pinus sylvestris* (L.) ou que le sapin pectiné, *Abies alba* (MILL.) âgés respectivement de 100 et 77 ans (Boyce, 1954). De même, à 55 ans,

son diamètre est compris entre 35 et 50 centimètres à 1,30 mètre du sol, soit exactement le double de celui d'un épicéa commun, *Picea abies* ((L.) H. KARST), de même âge (Boyce, 1954). Parmi les essences exotiques les plus convoitées, on retrouve les essences résineuses nord-américaines, appartenant essentiellement à la famille des Pinacées, qui ont déjà fait la preuve de leur valeur en Afrique du Sud, Australie, Nouvelle-Zélande ainsi que dans de nombreux pays européens. Ces essences fournissent également des bois résineux de valeur là où n'existent que des feuillus. Les diverses espèces d'eucalyptus sont, quant à elles, les essences de feuillus les plus largement plantées dans le monde et représentent la base de l'industrie du bois en Amérique du Sud, Afrique du Sud, dans les pays méditerranéens ou encore dans divers pays d'Asie (Boyce, 1954; Paine, 2006). Ces introductions d'essences exotiques fournissent, dans certains de ces pays, la majorité de la coupe en bois d'œuvre et peuvent produire jusqu'à quatre fois plus de bois que les essences autochtones (Boyce, 1954; Wright, 1963). Les essences exotiques occupent donc aujourd'hui, une place prépondérante dans les écosystèmes forestiers. Cependant, cette intensification de la sylviculture par importation d'essences exotiques a été souvent accompagnée de l'introduction accidentelle d'insectes et d'agents pathogènes exotiques, via le matériel végétal vivant. L'intensification des échanges internationaux a aussi favorisé l'introduction de ces organismes indésirables par le transport de caisses, de palettes en bois, ainsi que par toutes sortes de chargements (Liebhold et al., 1995; Evans et al., 1996; Niemelä & Mattson, 1996; Storer et al., 1999; Macdonald & van Wilgen, 2002; Lieutier, 2006; Mattson et al., 2007; Dajoz, 2008).

Ces introductions massives, volontaires ou non, contribuent à la dispersion des espèces, ainsi qu'à l'expansion de leurs aires de répartition, au-delà de leurs limites géographiques naturelles, confrontant au final des espèces de plantes, d'insectes et d'agents pathogènes sans histoire commune et sans lien co-évolutif. Ces changements modifient les relations arbres-organismes en général et les relations plantes-insectes en particulier, avec pour principale conséquence une modification du fonctionnement des écosystèmes forestiers, les éloignant ainsi progressivement de leur état initial. Que ce soit dans leur aire géographique naturelle en raison de la présence de plantations exotiques ou dans de nouvelles zones, suite à leur propre introduction, les insectes phytophages ont ainsi accès à de nouvelles ressources ainsi qu'à de nouveaux habitats, souvent disponibles en quantités importantes et souvent absents d'ennemis naturels. Cela conduit à la création de nouvelles interactions offrant la possibilité aux insectes phytophages (indigènes ou exotiques) d'étendre leur gamme d'hôtes et pour certains de devenir de dangereux ravageurs. C'est de cette façon que le dendroctone de l'épicéa, *Dendroctonus micans* (KUGEL.) (Coleoptera : Scolytinae), indigène, a causé des dégâts considérables sur l'épicéa de Sitka, *Picea sitchensis* ((BONG.) CARRIERE), essence exotique nord-américaine introduite aux Pays-Bas,

entraînant la fin de sa production dans ce pays (Boyce, 1954). De même, la tordeuse du pin, *Rhyacionia buoliana* (D. & SCHIF.) (Lepidoptera : Tortricidae), espèce indigène en Europe, y occasionne de nombreux dommages sur le pin tordu, *Pinus contorta* (DOUGL. EX LOUD.), d'origine nord-américaine (Esbjerg & Feilberg, 1971). Plusieurs exemples concernent également des insectes exotiques. Le bombyx disparate, *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera : Lymantriidae), est devenu un redoutable ravageur des forêts de feuillus, principalement de chêne, suite à son introduction d'Europe aux Etats-Unis où il est considéré comme une espèce envahissante¹ (Liebhold et al., 1995). L'hylésine du pin, *Tomicus piniperda* (L.) (Coleoptera : Scolytinae), également introduit accidentellement d'Europe en Amérique du Nord peut occasionnellement provoquer sur ce continent des dégâts sur les essences natives de *Pinus* (Haack & Kucera, 1993; Alosi Carter et al., 1996, Haack & Poland, 2001).

Dans ces conditions, quels sont les risques, écologiques et économiques encourus à la fois pour les forêts autochtones et les plantations exotiques ? Quels techniques de gestion doit on adopter pour protéger les ressources forestières ? Répondre à ces interrogations est un problème très général, qui s'insère dans la problématique fondamentale de la compréhension des perturbations altérant la stabilité des écosystèmes forestiers, et qui met en évidence une base commune à toutes les situations : celle des mécanismes d'adaptation des insectes phytophages à de nouveaux hôtes. En effet, pour être en mesure d'évaluer les risques encourus par les forêts, il est indispensable de comprendre quels sont les processus qui permettent à un insecte phytophage de changer d'hôte et par conséquent d'étendre son spectre d'hôtes naturels. Dans ce contexte, le *changement d'hôte* ne signifie pas que l'insecte abandonne son/ses hôte(s) naturel(s) pour s'installer uniquement sur un nouvel hôte, mais correspond au fait que le nouvel hôte est ajouté à la gamme d'hôtes naturelle.

La plante ne représente pas seulement une source de nourriture pour les insectes phytophages, elle peut servir aussi de protection physique contre les prédateurs et les contraintes environnementales en fournissant des micro-habitats, ainsi que de lieu de reproduction (Schoonhoven et al., 2005). Elle contribue donc grandement à la survie de l'espèce, et l'on comprend dès lors que l'association avec les plantes peut influencer de nombreux traits de la biologie des insectes, de la dynamique de leurs populations et, par voie de conséquence, de leurs interactions avec les autres espèces phytophages, prédateurs et parasites. Les insectes phytophages montrent une grande diversité de mécanismes adaptatifs pour l'utilisation des

¹ Espèce exotique dont l'introduction et la propagation constituent, pour les écosystèmes, les habitats ou les espèces, une menace de dommages écologiques, économiques et qui a un impact sur la biodiversité locale (Dajoz, 2008).

ressources de leurs plantes-hôtes, d'autant plus grande que leur spécificité est élevée. La gamme d'hôte d'un insecte phytophage est donc un trait important de sa biologie. Certains, généralistes, ont une gamme d'hôte très large, alors que d'autres, spécialistes, ont une gamme d'hôtes très restreinte ; entre ces deux extrêmes, il existe un continuum dans la spécificité à un hôte. Néanmoins, la plupart des insectes phytophages sont relativement spécifiques à un hôte et les généralistes ne représentent en fait qu'une minorité (Jaenike, 1990; Schoonhoven et al., 2005). Le degré de spécificité varie généralement entre familles d'insectes, mais également entre espèces, voir même entre populations (Fornasari, 2004-2006).

L'extension du spectre d'hôtes naturels des insectes phytophages est un phénomène dynamique qui résulte à la fois de la capacité de colonisation des insectes et de la capacité des plantes à se défendre. Un insecte doit donc être capable de sélectionner et d'accepter la plante hôte comme ressource alimentaire et/ou substrat de ponte, ainsi que de se développer sur celle-ci, en même temps que de surmonter ses mécanismes de résistance. Une bonne adéquation entre les préférences d'un insecte et ses performances larvaires sur un nouvel hôte est ainsi nécessaire pour qu'un changement d'hôte s'opère (Jaenike, 1990; Agosta, 2006). Néanmoins, ces deux paramètres ne sont pas systématiquement corrélés chez les insectes phytophages et l'un ou l'autre de ces paramètres peut ainsi conditionner les possibilités d'adaptation à un nouvel hôte (Agosta, 2006).

Ces différents points soulèvent plusieurs interrogations : quels sont les processus écologiques et évolutifs qui facilitent ou contraignent cette nouvelle association entre deux entités sans passé co-évolutif commun ? De quel hôte naturel proviennent les insectes phytophages qui changent d'hôte ? A quelle vitesse le changement d'hôte se fait-il ? Ces nouveaux hôtes sont-ils plus vulnérables ou au contraire plus résistants, à ces nouveaux insectes ? Aujourd'hui, nous disposons de réponses multiples et variées à toutes ces interrogations qui ont fait l'objet de nombreux travaux depuis une cinquantaine d'années.

I.2 Quelles approches pour l'étude de l'adaptation des insectes phytophages à un nouvel hôte ?

Les transferts d'insectes et de plantes à travers le monde sont, d'un point de vue scientifique, une opportunité unique pour étudier l'évolution des relations plante-insecte et plus particulièrement les réponses des insectes face à de nouveaux hôtes. Ainsi, de nombreuses études ont été réalisées, afin de comprendre les mécanismes de colonisation et d'adaptation aux nouveaux hôtes, puis de déterminer l'importance relative des processus écologiques et évolutifs qui facilitent ou empêchent la nouvelle association. Ces études concernent non seulement

l'installation des insectes indigènes sur des plantes exotiques, agricoles et forestières (Strong, 1974a; Strong, 1974b; Neuvonen & Niemelä 1981, Southwood et al., 1982; Kennedy & Southwood, 1984; Leather, 1986; Auerbach & Simberloff, 1988; Fraser & Lawton, 1994; Strong et al., 1984; Tahvanainen & Niemelä, 1987; Degomez & Wagner, 2001; Frenzel & Brandl, 2003; Novotny et al., 2003, Lewinsohn et al., 2005; Dalin & Björkman, 2006; Lieutier, 2006), mais également celle des insectes introduits sur des hôtes autochtones (McClure, 1990; Liebhold et al., 1995; Niemelä & Mattson, 1996; Zlotina et al., 1998; Sakai et al., 2001; Siegert & McCullough, 2001; Eager et al., 2004; Lieutier, 2006; Werner et al., 2006; Mattson et al., 2007). Il doit être mentionné que dans le cas d'une introduction d'insecte, une seule espèce est généralement concernée par un changement possible d'hôte, alors que dans le cas d'une introduction de plante, plusieurs espèces d'insectes sont concernées. C'est pourquoi les études traitant des insectes indigènes sur des plantes exotiques et celles traitant des insectes exotiques face à des plantes autochtones ont été abordées différemment.

Les travaux portant sur les introductions d'insectes phytophages s'intéressent essentiellement aux espèces devenues envahissantes, ou causant d'importants dégâts. Les auteurs étudient principalement des variables de *préférences* et de *performances* à travers des études comportementales, en laboratoire ou dans la nature, à la fois sur les plantes-hôtes nouvelles et les plantes-hôtes naturelles des insectes introduits. Dans la situation des introductions de plantes, les auteurs s'intéressent principalement à l'entomofaune indigène et mesurent essentiellement les variables de la diversité biologique à travers la *richesse spécifique* et l'*abondance relative* des espèces sur les essences exotiques. Selon les hypothèses que les auteurs souhaitent tester, quatre types d'approches sont développées dans ce cas. Le premier consiste à comparer l'entomofaune indigène présente sur les différentes essences exotiques dans le même environnement (da Ros et al., 1993). Le second étudie les insectes eux-mêmes en comparant les caractéristiques biologiques des espèces colonisatrices des nouveaux hôtes avec celles des non colonisatrices (Fraser & Lawton, 1994 ; Fraser, 1997). Le troisième confronte la faune des insectes recrutés sur le nouvel hôte avec celle présente sur l'hôte autochtone congénère (Jobin et al., 1996; Degomez & Wagner, 2001; Novotny et al., 2003). Le dernier type d'approche compare le recrutement des insectes locaux sur une même essence quand celle-ci est introduite dans des environnements différents composés d'essences autochtones plus ou moins proches taxonomiquement (Connor et al., 1980 ; Roques et al., 2006; Dalin & Bjorkman, 2006).

Toutes ces études ont apporté énormément de connaissances sur la sensibilité des nouveaux hôtes, face aux insectes phytophages exotiques et indigènes. Cependant, peu de

généralisations peuvent être faites avec certitude, à cause de résultats parfois contradictoires (Degomez & Wagner, 2001; Dalin & Björkman, 2006). Par exemple, certaines études n'indiquent aucune différence majeure relative à la richesse spécifique et à l'abondance des insectes indigènes entre hôtes autochtones et hôtes exotiques (Southwood et al., 1982; Frenzel & Brandl, 2003). D'autres, concluent à de meilleures performances des insectes sur les plantes introduites comme par exemple sur les essences de Pinacées nord-américaines introduites en Europe telles que *P. contorta* (Esbjerg & Feilberg, 1971; Långström et al., 1995; Roques et al., 2002) ou *P. sitchensis* (Evans, 1987; Fraser & Lawton, 1994). Enfin, certaines montrent une incapacité d'utilisation de ces plantes par les insectes indigènes, comme c'est le cas pour le cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* ((MANETTI EX ENDL.) CARRIERE), introduit en France, ou *P. menziesii* en Europe, où aucun dommage significatif n'a été causé par les insectes indigènes (Lieutier 2006; Roques et al., 2006). Ces contradictions sont la conséquence de l'intervention de différents facteurs influant sur les processus d'adaptation et de colonisation des insectes phytophages sur de nouveaux hôtes.

1.3 Facteurs impliqués dans les mécanismes d'adaptation des insectes

De nombreuses études, menées dans un premier temps sur des plantes cultivées puis étendues aux arbres forestiers, ont montré que les facteurs influençant les processus de colonisation des insectes phytophages sur de nouveaux hôtes étaient liés à la fois aux caractéristiques des plantes-hôtes et à celles des insectes.

1.3.1. Les facteurs liés aux caractéristiques des plantes hôtes

Abondance et répartition géographique de la plante hôte : la relation « aire-espèce »

La répartition géographique ainsi que l'abondance d'une plante hôte sont les premiers facteurs considérés comme importants dans les processus d'adaptation des insectes. En général, la relation aire-espèce prédit que la richesse spécifique en insectes phytophages est positivement corrélée à l'abondance de la plante hôte et à la taille de son aire géographique. Par exemple, en Grande-Bretagne, le nombre d'espèces de Lépidoptère ayant colonisé les conifères introduits est directement proportionnel à la surface de plantation de ces derniers (Fraser, 1997 ; Figure 2). De nombreuses études ont montré le rôle très important de ces facteurs dans les processus de colonisation des insectes sur de nouveaux hôtes. Dans certains cas, ils peuvent expliquer plus de 50% de la variation du nombre d'espèce d'insectes sur différentes plantes-hôtes (Southwood,

1960; Strong, 1974c; Strong et al., 1977; Neuvonen & Niemelä, 1981; Kennedy & Southwood, 1984; Strong et al., 1984; Leather, 1986).

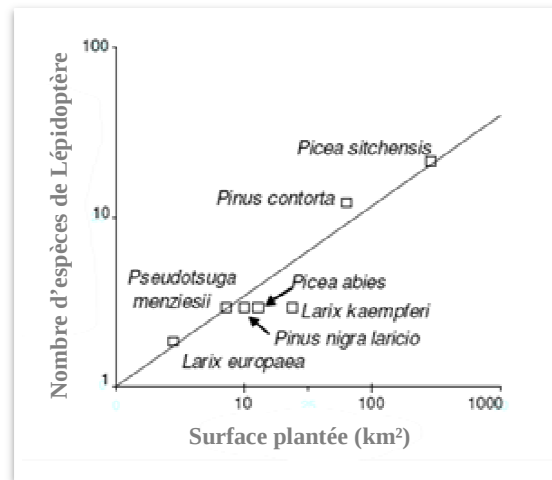


Figure 2: Nombre d'espèces de Lépidoptères colonisant différentes essences de conifères introduites en Grande-Bretagne, en relation avec leur surface de plantation (Fraser, 1997 ; modifié par Lieutier, 2006).

Les relations entre la richesse spécifique en insectes phytophages, l'abondance et la répartition géographique de la plante hôte peuvent s'expliquer par trois grandes hypothèses. La première est celle de *l'hétérogénéité de l'habitat*. En effet, plus un habitat est vaste, plus il tend à être hétérogène et plus variées sont les possibilités d'adaptation offertes aux espèces d'insectes, et donc plus diversifiées sont celles-ci (Williams, 1943; MacArthur & MacArthur, 1961). La deuxième hypothèse est celle de la *fréquence de rencontre*. La probabilité de rencontre, et en conséquence celle de colonisation d'une plante par un insecte, sont d'autant plus élevées que la fréquence et l'étendue de cette plante sont elles-mêmes élevées (Southwood, 1961; Strong et al., 1984). La troisième hypothèse est celle de la *théorie de l'équilibre*, conçue pour les habitats insulaires par MacArthur & Wilson (1967) et appliquée aux interactions plantes-insectes en considérant une essence hôte comme une « île » entourée par d'autres essences végétales « l'océan ». Un équilibre dynamique s'établit entre taux de colonisation et taux d'extinction des différentes espèces d'insectes phytophages colonisatrices d'une plante hôte. Ainsi plus l'île est grande, plus elle est facile à coloniser et plus les effectifs par espèce seront élevés, ce qui par conséquent diminue les risques d'extinction.

Architecture de la plante hôte

Le terme « architecture » englobe différents paramètres intrinsèques de la plante-hôte tels que sa taille, sa forme, sa variété de structures et de ressources (Lawton & Schröder, 1977). Ce facteur peut être perçu comme une analogie à la relation aire-espèce, en se plaçant ici à l'échelle

locale de la plante hôte. Parmi ces différents paramètres, deux semblent avoir une incidence sur le nombre d'espèces d'insectes phytophages recrutés par une plante-hôte: *la taille et la variété de structures ou de ressources* (i.e. forme et persistance) de la plante hôte (Strong et al., 1984). En effet, des plantes de grande taille avec une grande variété de structures ainsi que de ressources et qui sont plus persistantes au cours du temps, fournissent un plus grand nombre de micro-habitats pour les insectes phytophages. De plus, ces plantes sont mieux exposées aux insectes et peuvent supporter un plus grand nombre de populations, réduisant ainsi la probabilité d'extinction des espèces la colonisant (Lawton & Schröder, 1977; Strong et al., 1984). Un arbre possède ainsi une plus grande variété de niches écologiques qu'une herbacée et recrute par conséquent plus d'espèces d'insectes que cette dernière.

Degré de proximité taxonomique entre l'hôte naturel et le nouvel hôte

La ressemblance/dissemblance a souvent été citée comme un important facteur dans l'adaptation des insectes à un nouvel hôte, en partant du principe qu'un insecte phytophage aura d'autant plus de facilité à coloniser un nouvel hôte que ce dernier est proche taxonomiquement de son hôte naturel (Connor et al., 1980; Neuvonen & Niemelä, 1981; Kennedy & Southwood, 1984; Strong et al., 1984; Auerbach & Simberloff, 1988; da Ros et al., 1993; Niemelä & Mattson, 1996; Brändle & Brandl, 2001; Degomez & Wagner, 2001; Lieutier, 2006; Roques et al., 2006, parmi d'autres). Le puceron vert de l'épicéa, *Elatobium abietinum* (WALK.) (Hemiptera : Aphididae), est un insecte européen qui a pour principal hôte *P. abies*. Aujourd'hui, il cause de sévères dégâts sur l'épicéa de Sitka introduit en Europe. De plus, suite à son introduction dans le sud-ouest des Etats-Unis, ce puceron est devenu une espèce envahissante, qui occasionne des dommages considérables sur les épicéas autochtones tels que l'épicéa d'Engelmann, *Picea engelmanni* Parry ex Engelm., et l'épicéa bleu, *Picea pungens* Engelm. (Speight & Wainhouse (1989) et Lynch (2004) dans Lieutier 2006). Comme la majorité des insectes phytophages européens introduit en Amérique du Nord (Mattson et al., 1994), il colonise donc des plantes hôtes du même genre que son hôte naturel. Cependant, bien que la similarité des ressources (caractéristiques morphologiques, physiologiques et chimiques) résulte souvent de la proximité taxonomique entre hôtes, cela n'est pas toujours le cas. Certaines plantes peuvent partager des ressources similaires, comme des composés chimiques secondaires attractifs pour certains insectes, alors qu'elles sont taxonomiquement très éloignées les unes des autres (Strong et al., 1984; Rosenthal & Berenbaum, 1992) et, il n'est pas rare d'observer une discordance entre les plantes hôtes d'un insecte phytophage et leur relations phylogénétiques (Mitter et al., 1991; Dobler et al., 1996; Becerra & Venable, 1999; Ernst et al., 2007). Il semble donc que la colonisation des insectes phytophages sur de nouveaux hôtes soit plus influencée par des ressources similaires que par une

proximité phylogénétique entre plantes-hôtes (Ehrlich & Raven, 1964; Hatcher, 1994; Becerra, 1997; Wahlberg, 2001). Il n'en reste pas moins que la probabilité de ressources similaires est plus élevée entre plantes phylogénétiquement proches qu'entre plantes éloignées, et donc les effets de la proximité taxonomique sont souvent difficiles à distinguer de ceux de la similarité des ressources. Finalement, ces deux facteurs sont importants à considérer dans les processus d'expansion de la gamme d'hôte des insectes phytophages.

Ancienneté d'introduction de la plante : l'hypothèse « temps-espèce »

Cette hypothèse prédit qu'aussi longtemps que l'équilibre ou la saturation de la plante hôte en espèces n'est pas atteint, la richesse spécifique en insectes phytophages augmente avec la durée de contact entre l'hôte et les colonisateurs potentiels (Birks, 1980; Kennedy & Southwood, 1984; Brändle & Brandl, 2001; White et al., 2006; Brändle et al., 2008). Ce recrutement de phytophages peut avoir lieu à deux échelles de temps différentes: (1) directement à partir du stock d'insectes indigènes présents (phénomène rapide relevant de l'acclimatation et uniquement phénotypique); (2) au terme de processus évolutifs adaptatifs. Dans la première situation, la « théorie asymptotique » de Strong et collaborateurs (1974b ; 1977) suppose que lorsqu'une plante est introduite dans un nouveau milieu et exposée à des populations d'insectes indigènes, elle représente une nouvelle ressource avec des niches écologiques vides qui peuvent être colonisées par les insectes locaux, en tendant asymptotiquement vers un équilibre. Leurs données sur des plantes de culture introduites (*i.e.* cacao et canne à sucre) suggèrent que l'équilibre ou la saturation peut être atteint en moins de 300 ans (Strong 1974b, Strong et al., 1977). Par opposition, « la théorie non asymptotique » de Southwood (1960 ; 1961) réfère à la deuxième situation et part du principe que les insectes doivent s'adapter à de nouveaux hôtes par le biais de processus évolutifs. Elle prédit en conséquence que l'équilibre peut être atteint uniquement sur une échelle de temps géologique. Des arbres-hôtes introduits, contrairement à des plantes céréalières, possèdent d'importantes défenses chimiques, plus ou moins différentes de celles des hôtes autochtones, et nécessiteraient donc une adaptation particulière des insectes locaux avant de pouvoir être colonisées, conduisant par conséquent à un recrutement très lent (Southwood, 1960, 1961; Tahvanainen & Niemelä, 1987). Néanmoins, ces deux phénomènes ne s'excluent pas l'un l'autre.

L'absence d'ennemis naturels

Dans le cas de l'introduction d'une plante dans un nouveau milieu, l'hypothèse du *relâchement de la pression des ennemis naturels*² stipule qu'une plante est moins sujette à l'attaque par

² Enemy Release Hypothesis en anglais.

des ennemis naturels en dehors de son aire naturelle qu'au sein de celle-ci (Keane & Crawley, 2002). Cette hypothèse se fonde sur l'idée selon laquelle une longue histoire évolutive a permis à des insectes et des agents pathogènes de s'adapter aux plantes dans leur région d'origine (coévolution). En dehors de celle-ci, elle ne rencontre plus d'insecte ni d'agent pathogène aussi bien adaptés que dans sa région d'origine. Néanmoins, malgré ce constat, les plantes exotiques sont tout de même colonisées. En effet, sans son cortège parasitaire, elle offre des niches écologiques vides aux insectes indigènes, facilitant leurs installations.

1.3.2. Les facteurs liés aux caractéristiques des insectes phytophages

Etendue du spectre naturel d'hôtes de l'insecte

Les insectes phytophages généralistes sont, généralement, les premiers colonisateurs de nouvelles plantes hôtes, car ils sont plus aptes à changer d'hôte, à se nourrir et à se reproduire sur de nouveaux hôtes que les insectes spécialistes (Turnipseed & Kogan, 1976; Andow & Imura, 1994; Strong et al, 1984; Fraser & Lawton, 1994; Memmott et al., 2000; Frenzel & Brandl, 2003; Novotny et al., 2003; Dalin & Björkman, 2006; Lieutier, 2006; Roques et al., 2006). Ils sont moins spécifiques dans le choix de leur site de ponte et leurs larves ont une plus grande capacité à se nourrir et à se développer sur une large gamme d'hôtes que les insectes spécialistes. Novotny et al. (2003) ont montré que la probabilité qu'une espèce de Lépidoptère colonise une plante exotique, *Piper* spp., en Papouasie-Nouvelle-Guinée augmente avec l'étendue de sa gamme d'hôte, qui est de 3% pour les espèces se nourrissant que d'une seule famille de plante à 92% pour celles se nourrissant de plus de 10 familles de plantes. Cependant, les insectes spécialistes peuvent également rapidement étendre leur spectre d'hôte naturel si le nouvel hôte est taxonomiquement, chimiquement et/ou morphologiquement proche de son hôte naturel (Dalin & Björkman, 2006; Lieutier, 2006). En effet, leur plus grande capacité à discriminer leur hôte adéquat parmi un panel de plantes-hôtes potentielles leur permet de s'adapter facilement et plus rapidement, que les insectes généralistes, à des hôtes proches de leurs hôtes naturels. Ces insectes spécialistes seraient en quelque sorte « pré-adaptés » aux hôtes proches de leurs hôtes naturels, c'est-à-dire capables physiologiquement de s'en nourrir et de s'y développer, ce qui faciliterait le changement d'hôte (Lawton & Strong, 1981). En Suède, des Lépidoptères indigènes spécialistes des *Pinus* et plus particulièrement de *P. sylvestris*, ont davantage colonisé l'essence exotique *P. contorta*, que ne l'ont fait des Lépidoptères généralistes (88,9% contre 11,1%, respectivement), ce qui serait à relier principalement aux fortes similitudes morphologiques et chimiques entre les deux essences (Lindelöw & Björkman, 2001).

Intimité de contact entre l'insecte et son hôte

Différentes études mettent en évidence l'effet de ce facteur dans l'adaptation des insectes à un nouvel hôte. Elles montrent que les insectes ectophytes³ sont les premiers colonisateurs sur de nouveaux hôtes (Kennedy & Southwood, 1984; Strong et al., 1977), alors que les insectes endophytes⁴ sont, au contraire, des colonisateurs secondaires (Strong et al., 1977; Strong et al., 1984; Memmott et al., 2000). Ces derniers, fortement associés à leur plante-hôte au cours de leur cycle biologique, doivent développer une adaptation plus poussée et se spécialiser pour s'installer sur leur hôte. Ils auraient donc besoin de plus de temps que les ectophytes pour changer d'hôte, ce qui finalement limiterait leur gamme d'hôte (Gaston et al., 1992; Strong et al., 1984; Lieutier, 2006). Ainsi il n'est pas rare que les plantes hôtes introduites soient totalement dépourvues de certaines espèces d'endophytes appartenant à des guildes spécialisées, comme celles des insectes gallicoles ou mineurs (Memmott et al., 2000).

Absence d'ennemis naturels

L'absence ou le retard des prédateurs et des parasites de l'insecte indigène peut également faciliter l'installation de celui-ci sur un nouvel hôte. En effet, les ennemis naturels des insectes phytophages peuvent utiliser les odeurs de la plante hôte pour localiser leurs proies (Bernays & Chapman, 1994). Si donc un insecte-proie colonise un nouvel hôte, les prédateurs et parasites pourraient être perturbés pour le localiser (i.e. échec ou retard de la détection). De même, un insecte introduit dans un nouveau milieu sans son cortège parasitaire peut plus facilement s'adapter à de nouveaux hôtes. Par exemple, *Thrips calcaratus* (UZEL) (Thysanoptera: Thripidae) est un insecte européen qui occasionne peu de dégâts sur son hôte naturel *Tilia cordata* (MILL.). Cependant, suite à son introduction en Amérique du Nord, il cause des dégâts sévères sur le tilleul autochtone *Tilia americana* (L.) (Raffa & Hall, 1989). Il semble que l'absence d'ennemis naturels et de compétiteurs en Amérique du Nord, permet à *T. calcaratus* d'échapper à la régulation de ses populations (Werner et al., 2006).

Ces divers facteurs, liés à la fois aux caractéristiques de la plante et de l'insecte, doivent être également considérés dans le cadre des mécanismes de résistance de la plante hôte, considérations synthétisées par Lieutier (2006) et succinctement décrites ci-après. Ce phénomène à la base des relations plantes-insectes joue incontestablement un rôle essentiel dans les processus de colonisation des insectes phytophages sur de nouveaux hôtes. Les mécanismes

³ Ectophyte, se dit d'un insecte phytophage qui consomme une plante sans pénétrer dans les tissus de celle-ci (Bernays & Chapman, 1994).

⁴ Endophyte, se dit d'un insecte qui vit à l'intérieur de l'organe d'un végétal, en y creusant une galerie, une mine ou habitant une galle (Bernays & Chapman, 1994).

qui déterminent la résistance au changement d'hôte d'un insecte phytophage peuvent faire intervenir des défenses nouvelles (structures chimiques inconnues de l'insecte) chez le nouvel hôte ainsi que des contraintes comportementales (par exemple absence d'attraction alors que la plante convient à l'insecte) qui au final rendent le nouvel hôte inaccessible pour l'insecte qui souhaite le coloniser. Trois mécanismes de résistance, représentant une large diversité de phénomènes, peuvent intervenir, à savoir (1) la discordance phénologique entre le stade réceptif de la plante et le stade agressif de l'insecte, (2) la résistance constitutive par des structures physiques et/ou chimiques empêchant l'attaque de l'insecte ou limitant son développement, et (3) des défenses actives en réponse à l'attaque de l'insecte, immédiates et localisées ou différées et systémiques (Mattson et al., 1988). Néanmoins, les insectes possèdent généralement de bonnes capacités d'adaptation face aux mécanismes de résistance d'un nouvel arbre hôte. Leurs durées de génération très courtes par rapport à celles des arbres et l'abondance de leurs populations facilitent une rapide diversification génétique face à des hôtes et à des environnements nouveaux. Tous les facteurs, précédemment cités, liés à la plante ou à l'insecte, peuvent avoir une incidence directe sur la résistance des plantes et donc faciliter ou empêcher l'installation des insectes sur de nouveaux hôtes. Par exemple, les situations face aux défenses de la plante varient énormément entre insectes généralistes, capables de s'adapter rapidement à des plantes éloignées taxonomiquement de leurs hôtes naturels, et insectes spécialistes qui en sont incapables. Cependant, dans la situation où le nouvel hôte est proche taxonomiquement et/ou possède des ressources similaires à leurs hôtes naturels, les insectes spécialistes peuvent rapidement s'adapter car le système de défense du nouvel hôte leur est familier. De même, on peut penser que des insectes endophytes, intimement liés à leur hôte, génèrent des réactions de défense plus violentes que celles induites par des insectes ectophytes, lors de leur installation sur un hôte nouveau, ce qui pourrait être la raison de leur adaptation plus difficile à ce dernier. Des conditions abiotiques défavorables peuvent également avoir une incidence sur l'efficacité des mécanismes de résistance de la plante qui, affaiblie, se défend moins efficacement face aux insectes qui tentent de la coloniser.

1.3.3. *En conclusion*

Les facteurs liés aux caractéristiques de la plante hôte et à celles de l'insecte permettent d'appréhender les mécanismes à l'origine de l'expansion de la gamme d'hôte chez les insectes phytophages. Tous peuvent influencer l'adaptation des insectes à des hôtes nouveaux et chacun peut expliquer avec une importance différente une part significative de la variation de la richesse spécifique sur ces derniers suivant les sites et les espèces (insectes et plantes) étudiés (Evans,

1987; Lindelöw & Björkman, 2001; Dalin and Björkman 2006; Lieutier, 2006; Roques et al., 2006). A ce jour cependant et malgré les nombreuses connaissances déjà acquises, il semble difficile d'accorder une importance prépondérante à l'un d'entre eux ou à leur combinaison.

2. Problématique et objectifs de mon projet de recherche

Comme nous l'avons vu, de nombreuses connaissances sont déjà acquises sur les processus de colonisation de nouveaux hôtes par les insectes phytophages, ainsi que sur les facteurs écologiques et évolutifs qui conditionnent les nouvelles associations. Néanmoins, des manques ainsi que des contradictions demeurent. Il semblait donc intéressant de poursuivre ces recherches d'une part en développant de nouvelles approches afin de tenter de combler certains vides, d'autre part en testant la validité de diverses hypothèses sur des modèles non encore étudiés dans ce cadre. Mon travail de thèse s'est proposé d'approfondir les connaissances sur les mécanismes d'adaptation des insectes phytophages à de nouveaux hôtes mais en se focalisant plus particulièrement sur les interactions insectes-arbres forestiers, par suite des impacts écologiques et économiques importants de ces insectes en France et dans de nombreux pays du monde. L'étude présente donc un grand intérêt, tant d'un point de vue fondamental qu'appliqué. Elle apporte des connaissances supplémentaires sur les capacités des insectes phytophages à étendre leur gamme d'hôtes et par conséquent sur les diverses théories associées aux interactions plante-insecte. Dans le même temps, elle permet d'évaluer les risques écologiques et économiques auxquels sont confrontées les nouvelles essences forestières et apporte ainsi des informations utiles à l'élaboration des programmes de gestion des forêts.

Etudier l'ensemble des facteurs connus pour influencer sur les processus d'installation des insectes phytophages sur de nouveaux hôtes est un véritable « challenge » qui ne peut être réalisé au sein d'une unique thèse. C'est pourquoi, nous nous sommes concentrés sur l'étude de deux facteurs : (1) la proximité phylogénétique et la similitude de ressources entre l'hôte naturel et le nouvel hôte ainsi que (2) l'étendue du spectre d'hôtes naturel de l'insecte. Les autres facteurs cités précédemment n'ont pas été étudiés de façon systématique mais leur rôle potentiel a été pris en compte dans l'interprétation des résultats. Nous avons testé l'effet de ces deux facteurs en considérant trois échelles taxonomiques et géographiques d'étude :

- Une comparaison au niveau mondial et pour toutes les espèces possibles (insectes et arbres), de la valeur sélective⁵ des insectes forestiers sur de nouveaux hôtes ;
- Une comparaison de la diversité des espèces de deux guildes d'insectes indigènes sur conifères autochtones et exotiques en France ;
- Une étude comportementale et génétique d'une espèce particulière de scolyte, *Pityogenes chalcographus* L., également sur conifères autochtones et exotiques en France.

⁵ La valeur sélective ou « fitness » en anglais correspond au nombre de descendants fertiles produits par un insecte à chaque génération (Henri, 2006).

Le mémoire de thèse est structuré en trois grands chapitres, reflétant ces trois échelles d'étude.

Le premier chapitre présente une synthèse réalisée sous la forme d'une méta-analyse et concernant l'effet des facteurs choisis sur la *valeur sélective* des insectes changeant d'hôte. Les *insectes* forestiers phytophages, aussi bien *indigènes* qu'*exotiques*, et les *arbres* hôtes, feuillus comme conifères, présents dans le *monde entier* ont été pris en compte. L'étude a donc pour objectifs, d'une part de comparer la valeur sélective des insectes phytophages sur leurs hôtes naturels et sur leurs nouveaux hôtes, d'autre part de connaître l'influence de l'étendue du spectre d'hôte des insectes et de la proximité taxonomique et génétique entre hôtes (naturels et nouveaux) sur la valeur sélective des insectes nouvellement adaptés. Dans cette synthèse originale et encore peu fréquente en écologie, nous nous sommes intéressés à la valeur sélective plutôt qu'à la richesse spécifique ou à l'abondance. Bien qu'essentielle dans l'aptitude des insectes à s'adapter à un nouvel environnement, la valeur sélective n'avait en effet jamais été étudiée de manière globale vis à vis des facteurs considérés.

Dans le second chapitre, nous étudions les processus de colonisation de diverses essences de *conifères exotiques* en France par des *insectes* phytophages forestiers *indigènes*. L'objectif était, dans un premier temps, de comparer la *richesse spécifique* en insectes indigènes entre les essences de conifères exotiques et autochtones, plus ou moins apparentées taxonomiquement et présentes dans le même milieu. Il s'agissait ensuite de définir les effets de la proximité taxonomique et de la similitude des ressources entre les essences autochtones et exotiques, ainsi que l'influence de l'étendue du spectre d'hôte des insectes sur la capacité des insectes indigènes à étendre leur spectre d'hôte naturel. Cette seconde approche est originale elle aussi, car elle est basée sur des données obtenues lors d'une expérimentation sur le terrain impliquant plusieurs essences de conifères et a été ciblée sur diverses espèces d'insectes forestiers indigènes pouvant occasionner des dégâts considérables. Le choix de la variable *richesse spécifique*, nous est apparu le plus pertinent du fait du nombre non négligeable d'espèces d'insectes à comparer.

Le troisième chapitre est focalisé sur l'étude des capacités d'adaptation d'une espèce d'*insecte indigène* à large spectre d'hôtes, *Pityogenes chalcographus*, sur diverses essences de *conifères exotiques* plantés en France. Le chapitre est scindé en deux grandes parties correspondant chacune à une approche spécifique. La première est une *étude comportementale* dont les objectifs sont de déterminer les préférences ainsi que les performances de l'insecte sur diverses essences de Pinaceae exotiques et autochtones appartenant à son spectre d'hôtes, et de tester si les préférences-performances observées sont corrélées au degré de proximité taxonomique ou au degré de similitude des ressources entre les essences. La deuxième partie est une *étude génétique* des

populations de *P. chalcographus* sur diverses espèces de conifères exotiques et autochtones. Les objectifs sont d'une part, de connaître l'étendue de la diversité génétique des populations de *P. chalcographus* dans le Limousin et le Jura, et d'autre part de tester si une éventuelle différenciation génétique entre les échantillons collectés sur différentes essences hôtes reflète une certaine spécialisation vis-à-vis de ces mêmes essences. Ainsi, cela permettrait d'estimer si l'extension de la gamme d'hôte de *P. chalcographus* avec de nouvelles essences de conifères exotiques pouvait avoir un effet sur la structure génétique de ses populations.

Une conclusion générale résume les principaux résultats et fournit une vision globale de l'effet des deux facteurs étudiés sur les mécanismes d'adaptation des insectes phytophages forestiers à de nouveaux arbres hôtes. Elle présente les intérêts qui en découlent pour la gestion des milieux forestiers. Elle propose des perspectives de travail pour approfondir les résultats et tester les hypothèses.

Cette thèse est basée sur la rédaction de quatre articles, dont deux acceptés, un prochainement soumis et un en préparation. Le matériel et les méthodes utilisés, spécifiques à chaque approche, sont décrits indépendamment dans chacun des chapitres. La bibliographie de la thèse et des différents articles est présentée intégralement à la fin du manuscrit afin d'éviter les redondances.

3. Quelques définitions...

Nous présentons ici les définitions utilisés dans le mémoire pour les divers termes liés à l'origine des espèces (insectes ou arbres) ainsi que pour ceux liés à l'étendue du spectre d'hôtes naturel d'un insecte phytophage.

« Introduction » : Déplacement, par l'homme, d'une espèce hors de son aire de répartition naturelle, dont la conséquence est la persistance de celle-ci dans le site d'introduction (reformulé à partir de <http://www.larousse.fr/encyclopedie/>).

« Exotique » : Plusieurs définitions sont possibles, plus ou moins spécialisées. Littéralement, exotique se définit par « introduit d'un pays étranger » (<http://www.larousse.fr/encyclopedie/>). Cette définition étroite concerne les introductions d'espèces uniquement entre pays, comme *T. piniperda*, introduit d'Europe aux Etats-Unis ou encore l'épinette blanche, *Picea glauca*, ((MOENCH) VOSS), introduit de l'Ontario au Canada dans le Michigan aux Etats-Unis, séparé par seulement quelques kilomètres. Néanmoins, elle exclut toutes les introductions d'espèces au sein d'un même pays, séparés par des milliers de kilomètres telles que le pin argenté, *Pinus monticola* (DOUGLASEX D. DON), introduit au Michigan, à plus de 3 000 km de l'Idaho son lieu d'origine. C'est pourquoi, certains auteurs définissent le terme d'exotique comme une espèce « se développant en dehors de son aire naturelle de répartition ou de son aire potentielle, c'est à dire hors du domaine géographique qu'elle occupe naturellement ou peut occuper sans intervention humaine par introduction » (Wright, 1963; Zobel & Talbert, 1984). Dans notre travail, nous avons utilisé le terme exotique pour toute essence d'arbre n'appartenant ni à la gamme d'hôtes et/ou ni à l'aire de répartition naturelle de l'insecte susceptible de la coloniser. Nous l'avons aussi utilisé pour tout insecte introduit en dehors de la zone géographique qu'il occupe naturellement ou qu'il peut occuper sans intervention humaine par introduction.

« Autochtone » ou « indigène » : espèce originaire du pays ou de la zone biogéographique où elle se trouve (<http://www.larousse.fr/encyclopedie/>). Nous avons utilisé « autochtone » pour toute essence originaire d'une partie ou de la totalité de l'aire de répartition naturelle ainsi que de la gamme d'hôte connue de l'insecte étudié. Cependant, dans le chapitre II, pour faciliter l'étude de la comparaison de la diversité des insectes indigènes sur conifères autochtones et exotiques, nous avons considéré que le pin Sylvestre, l'épicéa commun et le sapin pectiné étaient des essences autochtones de France, bien qu'elles n'appartiennent pas toutes à la gamme d'hôtes connue de chacune des espèces d'insectes étudiées. Nous avons utilisé « indigène » pour toute espèce d'insecte originaire de la zone géographique étudiée.

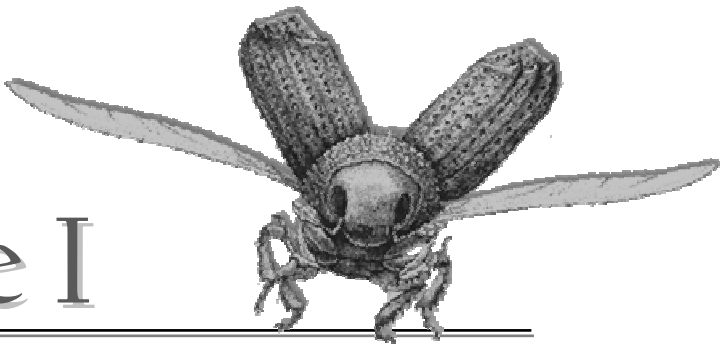
Les termes liés à l'étendue la gamme d'hôtes naturels d'un insecte sont souvent dépendant des auteurs et/ou de l'étude. Comme notre travail porte sur la gamme d'hôtes de diverses espèces d'insectes phytophages ainsi que sur la proximité taxonomique entre les essences hôtes, nous devons utiliser des définitions assez larges pour ne pas avoir une multitude de catégories mais toutefois assez précises pour discriminer les espèces d'insecte les unes par rapport aux autres. Ainsi, nous avons utilisé les définitions données par Lindelöw & Björkman (2001) :

« Polyphage » : insecte qui se nourrit d'essences appartenant à plusieurs familles d'arbres.

« Oligophage » : insecte qui se nourrit d'essences appartenant à la même famille d'arbres.

« Monophage » : insecte qui se nourrit d'essences appartenant au même genre d'arbres.

Chapitre I



1^{ère} échelle d'étude

Synthèse bibliographique sur l'adaptation des insectes forestiers à des hôtes nouveaux

Dans ce premier chapitre, nous nous sommes placés à une échelle d'étude taxonomique et géographique très large afin de tester l'effet de la proximité taxonomique entre les essences hôtes et de la spécificité d'hôte sur la capacité d'adaptation des insectes forestiers phytophages à de nouveaux hôtes. Nous avons d'abord réalisé un inventaire bibliographique pour recenser la **faune de Coléoptères et Lépidoptères, indigènes et exotiques**, associée aux **conifères exotiques en Europe**. Cette étude nous offrait l'opportunité de tester deux facteurs supplémentaires impliqués dans les mécanismes d'adaptation des insectes tels que l'intimité du contact insecte – arbre et l'ancienneté d'introduction de l'essence exotique. Nous nous sommes ensuite intéressés à l'effet des facteurs choisis sur la valeur sélective des insectes forestiers phytophages changeant d'hôte. Dans cette deuxième étude, correspondant à une synthèse réalisée sous la forme d'une méta-analyse, **les insectes forestiers phytophages**, aussi bien **indigènes** qu'**exotiques** et **les arbres hôtes, feuillus** comme **conifères**, présents dans le **monde entier** ont été pris en compte. Ainsi, les objectifs étaient, d'une part de comparer la valeur sélective des insectes phytophages sur leurs hôtes naturels et sur leurs nouveaux hôtes, d'autre part de connaître l'influence de l'étendue du spectre d'hôte des insectes et de la proximité taxonomique et phylogénétique entre hôtes naturels et nouveaux sur la valeur sélective des insectes suite à leur changement d'hôte. L'analyse a donné lieu à un article qui sera soumis pour publication dans *Ecology Letters*. Ainsi, sera présenté dans un premier temps l'inventaire bibliographique de la faune de Coléoptères et de Lépidoptères sur conifères exotiques en Europe, suivi d'une introduction sur les intérêts, les principes et les limites des synthèses sous forme de méta-analyse et enfin les résultats de la méta-analyse sous forme d'article.

I.1 Inventaire bibliographique sur la faune de Coléoptères et Lépidoptères associée aux conifères exotiques en Europe

Au départ de la thèse, nous avons souhaité synthétiser les connaissances actuelles sur les Coléoptères et Lépidoptères phytophages associés à divers conifères exotiques introduits en Europe. Cet inventaire avait trois objectifs : (1) Comparer la richesse spécifique des essences exotiques avec celles des essences autochtones ; (2) Comparer la richesse spécifique des essences exotiques dans leur aire d'introduction et dans celle d'origine ; (3) Tester les hypothèses relatives au rôle de la spécificité d'hôte, de la proximité taxonomique entre les essences, ainsi que celui de l'intimité du contact insecte – arbre et de l'ancienneté d'introduction de l'essence exotique.

Nous avons réalisé un inventaire bibliographique à partir de rapports (e.g. France : Legrand, 1990, 1997; Italie : Roversi et al., 1993 ; Pologne : Dominik, 1972; Borowski, 1997; Finlande : Annala et al., 1983), d'articles traitant de guildes d'insectes spécifiques ou de comparaisons faunistiques (e.g. Boyce, 1954; Annala, 1975; Lindelöw, 1975; Löyttyniemi et al., 1979; Austarå et al., 1983; Lindelöw & Iacobaeus, 1985 ; Hatcher & Winter, 1990; Du Merle et al., 1992; Peltonen et al., 1997; Lindelöw & Björkman, 2001; Roques, 1983; Thunes et al., 2004; Roques et al., 2006; Tykarski, 2006), de la base de données du Département de la Santé des Forêts, de catalogues et atlas faunistiques (e.g. Catalogue d'Alsace 1994 ; Catalogue 1 d'Alsace 1998 ; Catalogue 10 d'Alsace 1999, Catalogue 11 d'Alsace 2000), et à partir d'ouvrages divers (Balachowsky, 1949; Chararas, 1962; Carter & Hargreaves, 1988; Leraut, 1997; Chinery & Cuisin, 1994; Pfeffer, 1994; Fajcik & Slamka, 1996; Skinner, 1998; Mothiron, 2001; Leraut & Blanchot, 2003; Mironov, 2003; De Laclos, 2004), ainsi que des données CAB abstract sur la période 1975-2007.

Parallèlement, nous avons recensé la faune de Coléoptères et de Lépidoptères dans l'aire d'origine de cinq essences nord-américaines introduites en Europe : *Picea sitchensis*, *Pinus strobus*, *Pinus contorta*, *Abies grandis* et *Pseudotsuga menziesii*. Pour cela, nous avons synthétisé les données provenant d'ouvrages du Département de l'Agriculture des Etats-Unis, Service forestier, de catalogues (e.g. Bright, 1976; Wendel & Smith, 1990; Bright & Skidmore, 2002; Miller & Hammond, 2003), de la liste des insectes défoliateurs des conifères en Colombie Britannique (<http://www.pfc.forestry.ca>), des fiches de l'Organisation de la Protection des Plantes Européennes et méditerranéennes (EPPO, <http://www.eppo.org>), ainsi que des données sur les insectes et maladies des forêts du Canada (<http://imfc.cfl.scf.rncan.gc.ca>). Les données CAB abstract ont aussi été utilisées.

Pour ces deux études, seules les espèces associées à un hôte spécifique ont été relevées. Les expériences de laboratoire ainsi que les observations en arborétums n'ont pas été prises en compte. Afin de comparer le degré de spécialisation des insectes pour leurs hôtes, deux paramètres ont été associés à chacune des espèces d'insecte répertoriées : *l'étendue du spectre d'hôtes* et la *guilde* de l'insecte (*i.e.* phyllophage : insecte se nourrissant des feuilles et des structures reproductrices ; xylophage : insecte se nourrissant du liber ou de l'aubier d'arbres sains, affaiblis ou morts, et également des racines). Les années d'observation de chaque espèce d'insecte sur une essence exotique dans son aire d'introduction ont aussi été relevées, afin de tester si le nombre d'espèces d'insectes sur essences exotiques augmentait avec l'ancienneté de l'introduction.

Au total, 252 espèces de Coléoptères et 175 espèces de Lépidoptères ont été recensées sur 20 essences de conifères autochtones et 21 espèces de conifères exotiques (essentiellement originaires d'Amérique du Nord). De plus, 165 espèces de Coléoptères et 182 espèces de Lépidoptères ont été répertoriées sur les cinq espèces de Pinaceae nord-américaines dans leur aire d'origine, contre respectivement 127 et 174 en Europe. Divers biais liés à la méthode d'inventaire bibliographique sont cependant apparus :

- (1) Inventaire non exhaustif ;
- (2) Richesse des informations différente en Amérique du Nord et en Europe, conduisant à une différence artificielle en nombre espèces ;
- (3) Focalisation de la majorité des articles sur des insectes d'importance économique (*T. piniperda*, ou la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* (DENIS & SCHIF.), par exemple) ou sur des insectes exotiques devenus envahissants, avec au final des informations disproportionnées entre espèces ;
- (4) Erreurs d'identification, comme celle de *T. piniperda* et *Tomicus destruens* (WOLL.) longtemps considérées comme une seule et même espèce, faussant les données sur la gamme d'hôte. Certaines de ces confusions peuvent être corrigées aujourd'hui, mais pas toutes ;
- (5) Difficulté à connaître l'étendue du spectre naturel d'hôtes et la guilde de toutes les espèces répertoriées car certaines espèces d'insectes sont peu étudiées ;
- (6) Essences exotiques qualifiées en terme de biogéographie et non par rapport à la gamme hôte de l'insecte ;

Finalement, la poursuite de l'étude risquant de conduire à des interprétations faussées et l'élimination ou le contournement de tous les problèmes rapportés ci-dessus s'avérant trop compliqué voire impossible, il a été décidé de ne pas traiter cette approche pour réaliser une synthèse bibliographique sous la forme d'une méta-analyse.

I.2 Méta-analyse sur la valeur sélective des insectes forestiers sur hôtes nouveaux

I.2.1 Intérêt des articles de synthèse en Sciences

Analyser, comparer et synthétiser avec un esprit critique un ensemble d'études similaires est indispensable pour permettre l'évolution des connaissances scientifiques et constitue le moteur de la Recherche (Arnqvist & Wooster, 1995). La validité d'une hypothèse ne peut être basée sur les résultats d'une seule étude. Une étude unique a une faible valeur si elle n'est pas comparée et connectée à d'autres études similaires car typiquement, l'ampleur des effets testés et la présence de résultats significatifs diffèrent d'une étude à l'autre (Arnqvist & Wooster, 1995). Dans pratiquement toutes les disciplines en Science, beaucoup d'hypothèses sont abordées dans une multitude d'études. Il est donc nécessaire de résumer les données de l'ensemble des études portant sur le même thème, à partir de critères explicites, afin de généraliser une hypothèse et de créer des théories. Bien que la valeur heuristique des synthèses et le niveau auquel peut se faire une généralisation soit à débattre (Gurevitch & Hedges, 1993), les articles de synthèse en Recherche occupent une place prépondérante, assurant à la fois la base et le développement des connaissances scientifiques.

En écologie, les articles de synthèse sont d'une importance capitale. Les chercheurs sont en effet souvent face à des études qui traitent d'une seule ou d'un faible nombre d'espèces ou de situations, ne pouvant à elles seules résoudre des problèmes fondamentaux ou appliqués majeurs. Il devient alors nécessaire de synthétiser l'ensemble des résultats publiés traitant d'une même problématique pour élaborer des conclusions générales. Traditionnellement dans cette discipline, les chercheurs utilisent deux méthodes pour construire un article de synthèse. La première dite « narrative » dans laquelle les résultats sont simplement décrits et où un consensus émerge de cette description, et celle par « vote counting » où le nombre de résultats statistiquement significatifs, validant ou rejetant une hypothèse, est compté. Ainsi, les auteurs jugent de l'existence ou de l'importance d'un effet à partir de résultats publiés sans aucune technique statistique, même si, dans la synthèse par « vote counting » des tests statistiques pourraient être utilisés pour comparer le nombre d'études avec et sans résultats significatifs. Ces synthèses ont donc comme limites d'être très subjectives, car chaque auteur peut donner des conclusions différentes selon son point de vue. Cependant, depuis plusieurs années, l'augmentation et l'accumulation de données expérimentales rendent ces deux types de synthèses difficiles et inadéquats pour aboutir à des conclusions fiables (Hedge & Olkin, 1985; Hunter & Schmidt, 1990; Gates, 2002). Les chercheurs ont pris conscience de la nécessité de synthèses plus rigoureuses et objectives qui combinent l'ensemble des résultats traitant d'un même sujet de

manière quantitative afin de générer des conclusions générales sur des notions ou hypothèses spécifiques. Le développement récent des méta-analyses depuis une dizaine d'années a ainsi ouvert de nouvelles possibilités dans cette discipline.

I.2.2 Qu'est-ce qu'une méta-analyse ?

La méta-analyse, contrairement aux autres types de synthèse, est une démarche statistique qui applique des formules objectives et utilise un grand nombre d'études. Elle permet de combiner les résultats de plusieurs études indépendantes, réalisées dans des conditions variées, sur un problème donné : c'est une analyse d'analyses. Elle donne une vue globale sur le problème en produisant un résultat quantitatif et synthétique pouvant être validé par un test de significativité. Elle correspond en fait à une analyse plus générale d'un problème par l'augmentation du nombre de cas étudiés, où chaque étude indépendante correspond à une répétition, et propose une conclusion globale que chaque étude particulière ne suffit pas à étayer. De plus, que le résultat de chaque étude soit statistiquement significatif ou non, toutes les études contribuent à l'estimation de l'effet testé. La méta-analyse permet de répondre à quatre questions essentielles:

- (1) Quel est l'effet global d'un traitement lorsque l'on combine toutes les études publiées sur ce sujet ?
- (2) Cet effet est-il significatif ?
- (3) Certaines de ces études produisent-elles des résultats différents ?
- (4) Si oui, ces variations peuvent-elles résulter de l'effet d'autres facteurs que le traitement considéré ?

Ce type d'analyse permet donc tout d'abord d'identifier un effet commun aux différentes études mais aussi de déterminer les raisons des variations si l'effet en question varie d'une étude à l'autre.

La technique de la méta-analyse a été développée pour la première fois en Médecine en 1904 par Karl Pearson afin d'essayer de surmonter le problème de puissance statistique réduite dans les études d'échantillons de petites tailles. Il faut attendre 1955 pour voir l'édition de la première méta-analyse d'un traitement médical et le début de sa large utilisation dans les études cliniques. Dans les années 1970, à partir des travaux de Glass, Schmidt et Hunter, des techniques analytiques plus sophistiquées voient le jour. Le terme méta-analyse, dans son sens statistique, fut utilisé pour la première fois par Glass en 1976 et le premier article publié avec le terme méta-analyse n'est apparu qu'en 1977 pour tester l'effet des psychothérapies (Smith & Glass, 1977). Ce

n'est qu'en 1992 que la première méta-analyse en écologie fut publiée, dans un article de Gurevitch et al. intitulé "A meta-analysis of competition in field experiments" et paru dans *The American Naturalist*. Depuis cette date, le nombre de méta-analyses dans cette discipline n'a fait qu'augmenter (Figure I-1).

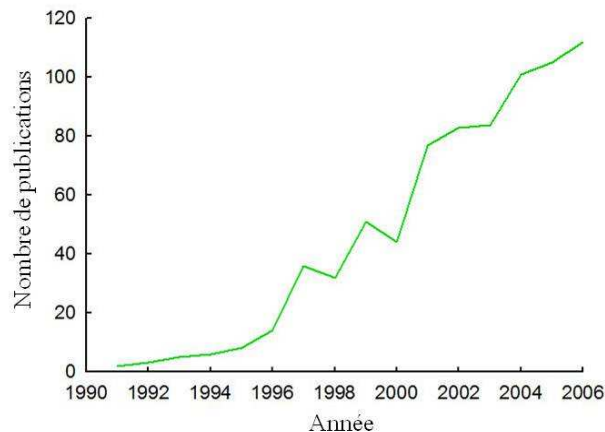


Figure I-1 : Evolution du nombre de méta-analyse publié en écologie et évolution (d'après Gurevitch et al., 2008).

Les principes, intérêts et limites des méta-analyses en écologie ont été présentés de manière très complète dans divers articles de Gurevitch et al. (Gurevitch et al., 1992; Gurevitch & Hedges, 1993, 1999; Scheiner & Gurevitch, 2001) ainsi que par d'autres auteurs (Arnqvist & Wooster, 1995; Møller & Jennions, 2001; Gates, 2002), considérations synthétisées ci-dessous.

I.2.2.1 Principe de la méta-analyse

Il est important avant toute chose de bien définir les objectifs de l'analyse et les hypothèses à tester, ainsi que les facteurs ou variables continues qui pourraient avoir une influence sur l'hypothèse. La méta-analyse se décompose alors en plusieurs étapes.

La première étape est une recherche bibliographique dans laquelle toutes les études qui traitent de l'hypothèse à tester doivent être rassemblées. Elle se fait grâce aux bases de données sur internet (Web of Science), listes de références en fin de publication, voire même littérature grise. Chaque publication sélectionnée doit comporter les informations statistiques de base telles que la taille de l'échantillon (N), les moyennes, variance, écart-type. Le rendement en publications " utiles " est généralement très faible, de l'ordre de 1 à 10%. Cependant, une même publication, nommée étude primaire, peut générer plusieurs " études individuelles ".

Ensuite, toutes les données statistiques provenant de chacune des études doivent être transformées en une valeur commune. Cette valeur commune, concept clé de la méta-analyse, est un indice nommé effet standardisé (« effect size » en anglais), qui mesure l'ampleur d'un effet traitement entre deux groupes indépendants « traitement et témoin ». L'effet standardisé transforme la relation entre la moyenne du traitement et la moyenne du témoin en une seule mesure standardisée sans unité. Par conséquent, les résultats statistiques (moyennes, variances) de chaque étude individuelle sont synthétisés sous forme d'une seule valeur d'effet standardisé, comparable entre études. Chaque étude individuelle est donc une répétition du test de comparaison entre traitements et témoins. L'effet standardisé devient donc la variable réponse. Dans les méta-analyses d'écologie, il existe trois principales catégories d'effets standardisés dépendants des variables utilisées. Dans le cas d'une dichotomie sur une variable continue, comme par exemple « succès ou échecs », les indices d'effet standardisé utilisés sont l'indice de Hedges ou le ratio de réponse. L'indice de Hedges' (d), le plus communément utilisé, est un effet standardisé ajusté tenant compte de la taille de l'échantillon (Hedge & Olkin, 1985). Il correspond à la différence entre la moyenne du traitement et celle du témoin divisée par l'écart type et le tout pondéré par la taille de l'échantillon comme le montre la formule ci-dessous :

$$d = J \frac{(\bar{X}_{TRT} - \bar{X}_{TEM})}{S} \quad \text{avec} \quad J = 1 - \frac{3}{4(N_{TEM} + N_{TRT} - 2) - 1}$$

$$S = \sqrt{\frac{(N_{TRT} - 1)(s_{TRT})^2 + (N_{TEM} - 1)(s_{TEM})^2}{N_{TRT} + N_{TEM} - 2}}$$

$$\text{et} \quad v_d = \frac{N_{TRT} + N_{TEM}}{N_{TRT} N_{TEM}} + \frac{d^2}{2(N_{TRT} + N_{TEM})}$$

Les intérêts de l'indice de Hedges sont qu'il n'est ni biaisé par des variances inégales entre groupes traités et témoins, ni par des petits échantillons ($N > 3$ si possible $N \geq 5$) et qu'il peut être calculé même si la moyenne du témoin est nulle. Un indice de Hedges inférieur à 0,5 montre que l'effet traitement est faible, entre 0,5 et 0,8 que l'effet est moyen et supérieur à 0,8 que l'effet est important. Le ratio de réponse $\ln R$, toujours basé sur des comparaisons de moyenne, donne une mesure directe de l'effet du traitement en proportion du niveau dans le groupe témoin (si $\ln R$ est nul, il n'y a pas d'effet traitement).

$$\ln R = \ln\left(\frac{\bar{X}_{TRT}}{\bar{X}_{TEM}}\right) = \ln(\bar{X}_{TRT}) - \ln(\bar{X}_{TEM})$$

La deuxième catégorie d'effet standardisé, est l'utilisation du tableau de contingence. Il repose sur des comparaisons de fréquences. Il est intéressant car il ne nécessite pas de statistique dans les études primaires (moyenne, variance, taille échantillon).

	Témoïn	Traitement	Total
Réponse	$N1$	$N3$	$N1+N3$
Non réponse	$N2$	$N4$	$N2+N4$
Total	$N1+N2$	$N3+N4$	$N1+N2+N3+N4$

$$F_{TEM} = \frac{N1}{N1+N2} \quad F_{TRT} = \frac{N3}{N3+N4}$$

$$DF = F_{TRT} - F_{TEM} \quad v_{DF} = \frac{F_{TRT}(1-F_{TRT})}{N3+N4} - \frac{F_{TEM}(1-F_{TEM})}{N1+N2}$$

Cependant, le ratio de réponse et le tableau de contingence ont des limites. Ils n'ont pas de correction du biais pour les tailles d'échantillons inégales ou faibles. De plus, le ratio de réponse ne peut pas être calculé quand la moyenne du témoin est nulle, tout comme pour le tableau de contingence où le calcul pose problème pour certains échantillons petits ou égaux à zéro.

La troisième catégorie d'effet standardisé est utilisée dans des études qui décrivent leurs conclusions avec des coefficients de corrélations, comme par exemple l'effet de la concentration d'un composé chimique sur l'attraction des scolytes. Dans ces cas, la corrélation elle-même est l'indicateur de l'ampleur de l'effet. Pour cela, on utilise la transformation de Fisher (Z) comme ci-dessous :

$$z = \frac{1}{2} \ln\left(\frac{1+r}{1-r}\right) \quad \text{avec } r = \text{coefficient de corrélation}$$

$$\text{et } v_z = \frac{1}{n-3}$$

L'intérêt de cet indice est qu'il permet de tester l'effet d'un gradient ou d'une variable continue. Cependant, il est impossible à calculer pour des tailles d'échantillons inférieures à 4 et il n'intègre pas de correction du biais pour des tailles d'échantillons faibles.

Chaque valeur de l'effet standardisé de chaque étude individuelle (E_i) est ensuite combinée afin de globaliser les résultats des différentes études impliquées et de tester la

principale hypothèse de la méta-analyse : on parle alors du calcul de l'effet global (E_{++} , « grand mean effect size »). C'est simplement le calcul de la moyenne générale des effets standardisés pour toutes les études individuelles pondérée en fonction de leur "qualité". Cette qualité est représentée par le poids w_i d'une étude individuelle, dépendant à la fois de la variance des moyennes et de la taille des échantillons (nombre de répétitions) dans l'étude individuelle.

$$E_{++} = \frac{\sum_{i=1}^n w_i E_i}{\sum_{i=1}^n w_i} \quad \begin{array}{l} \text{avec } E_i = \text{effet standardisé de l'étude } i \\ w_i = \text{poids de l'étude } i = 1/v_i \end{array}$$

Un intervalle de confiance de E_{++} est calculé afin de juger de la significativité de l'hypothèse principale (significatif si cet intervalle ne comprend pas 0).

Puis, il faut tester l'hétérogénéité des effets standardisés, c'est-à-dire le niveau de significativité de l'effet global. On cherche donc à savoir si l'ensemble des effets standardisés E_i est homogène. Les effets diffèrent-ils seulement en raison d'une variance aléatoire ou bien existe-t-il des différences significatives entre les effets standardisés des différentes études individuelles? L'hétérogénéité totale (Q_T) est donc testée par χ^2 (n-1) avec comme hypothèse nulle que tous les effets standardisés sont égaux.

$$Q_T = \sum_{i=1}^n w_i (E_i - E_{++})^2$$

Si le test est significatif, la variance entre les effets est plus grande qu'attendue, ce qui signifie que d'autres facteurs expliqueraient la variation des différents effets standardisés.

Ces facteurs, appelés également variables catégorielles, déterminés au début de l'étude, correspondant par exemple à un trait de vie de l'espèce ou à des conditions bioclimatiques, vont être testés de façon hiérarchique car il n'est possible de tester qu'un seul facteur à la fois. L'analyse va ainsi pouvoir déterminer si ces facteurs ont un effet. Pour cela, la moyenne pondérée des effets standardisés dans la catégorie testée (E_{+j}) est calculée, comme indiqué dans la formule ci-dessous, ainsi que son intervalle de confiance.

$$E_{+j} = \frac{\sum_{i=1}^{k_j} w_{ij} E_{ij}}{\sum_{i=1}^{k_j} w_{ij}} \quad \text{groupe } j \text{ avec } k_j \text{ études dans ce } j^{\text{ième}} \text{ groupe}$$

Un test d'hétérogénéité est à nouveau réalisé pour savoir si le facteur testé a un effet significatif ou non. C'est typiquement une analyse de variance. Pour cela on décompose la variance, ainsi la variance totale (Q_T) correspond à la somme de la variance due au modèle (Q_M) et de la variance due à l'erreur (Q_E). Q_M est testé par $\chi^2(m-1)$ et Q_E par $\chi^2(n-m)$.

$$Q_T = Q_M + Q_E$$

$$Q_M = \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^{k_j} w_{ij} (E_{+j} - E_{++})^2 \quad \text{avec } m \text{ catégories}$$

$$Q_E = \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^{k_j} w_{ij} (E_{ij} - E_{+j})^2$$

Si Q_M est significatif, cela signifie qu'il existe des différences significatives pour la moyenne cumulée des effets standardisés entre catégories. Si Q_E est significatif, c'est qu'il reste une hétérogénéité entre les effets standardisés non expliquée par le modèle donc il faut tester d'autres facteurs.

Remarque : Les tests d'hétérogénéité ont une faible puissance statistique. Quelquefois, s'ils concluent à une absence d'hétérogénéité, ce peut être parce qu'ils ne sont pas assez puissants pour la détecter. Analyser malgré tout les moyennes pondérées par catégorie peut être intéressant car certaines peuvent être significatives. Les intervalles de confiance des moyennes générales ou par catégorie peuvent être calculés (avec distribution du t de Student) ou estimés par bootstrapping⁶ si les conditions d'application du test t ne sont pas vérifiées (absence de normalité, variances inégales...). Des méthodes de randomisation⁷ peuvent également être utilisées pour tester la significativité de l'hétérogénéité des effets (Q_M).

1.2.2.2 Limites et problèmes des méta-analyses en écologie

Bien que la méta-analyse soit un outil puissant pour aborder un grand nombre de questions en écologie, comme d'autres approches statistiques, elle est sujette à beaucoup de controverses car elle connaît certaines limites (Arnqvist & Wooster, 1995; Gurevitch & Hedges,

⁶ Le bootstrapping est une procédure de rééchantillonnage où un nouveau jeu de données est établi à partir des données d'origine en réalisant un tirage aléatoire avec remise. Ce rééchantillonnage est répété de 100 à 1000 fois (Manly, 1997).

⁷ La randomisation est l'opération qui permet la répartition au hasard visant à réduire ou supprimer l'interférence de variables autres que celles qui sont étudiées (Manly, 1997).

1999; Møller & Jennions, 2001; Gates, 2002). Par conséquent, il faut être conscient des différents biais et les parer au mieux lors de l'analyse. Il existe différents points problématiques concernant les méta-analyses en Ecologie, cependant je ne citerai ici que les principaux:

Le premier est le manque de données statistiques dans les articles d'écologie (Gurevitch et al., 1992). Dans un grand nombre d'études, les auteurs oublient d'indiquer la taille des échantillons et les valeurs de variance, ce qui rend impossible la prise en compte de l'étude dans la méta-analyse. Pour palier à cela, il faut contacter les auteurs pour obtenir les informations manquantes. Cependant, Gurevitch & Hedges (1999) indiquent que la meilleure solution serait d'améliorer les règles de publication en alertant les auteurs, correcteurs et éditeurs pour que les articles dans lesquels il manque des informations fondamentales nécessaires aux lecteurs qui veulent évaluer les résultats, ne soient pas acceptés. Bien que cette solution soit un peu excessive, il est vrai que ce problème introduit un biais important puisqu'il entraîne une perte d'information dans la méta-analyse. Toutefois, comme il est préférable d'obtenir quelques informations d'une étude plutôt qu'aucune (Gurevitch & Hedges, 1999), différentes méthodes ont été développées pour palier à cela, telles les « unweighted standard parametric statistical tests » ou les « unweighted randomisation tests ».

Le biais de publications est également un problème important. Ils se produisent lorsque la littérature publiée ne reflète pas l'ensemble des travaux réalisés sur un thème particulier (Møller & Jennions, 2001). En effet, il existe une tendance à ne publier que les études qui montrent des résultats importants et statistiquement significatifs, soit par autocensure des auteurs ou par politique éditoriale des revues. De plus, les études réalisées sur des thématiques « à la mode » seront également privilégiées (Simmons et al., 1999). D'autres biais peuvent également intervenir ; les études présentant des résultats statistiquement significatifs seront davantage publiées dans des revues en anglais et indexées dans des bases de données électroniques, et donc plus facilement citées. Ces différents articles sont donc favorisés dans les méta-analyses, ce qui peut entraîner un risque de surestimation d'un effet. Pour obtenir une recherche non biaisée d'articles, il est important d'inclure tous les résultats publiés, quelque soit la langue, y compris la littérature grise telle que les comptes rendus de conférences, les thèses ou encore les rapports de projets, bien qu'en pratique il soit généralement très difficile d'obtenir ces informations. Le biais de publication peut également intervenir lors de la sélection des articles. La décision d'inclusion ou d'exclusion d'un article ne doit pas se faire selon les résultats obtenus. Il s'agit là d'un risque qui est d'autant plus marqué qu'il y a tendance à ne pas choisir l'hypothèse nulle au hasard ou à tester une hypothèse que l'on suppose juste à priori, ce qui conduit à une plus grande probabilité de trouver des résultats conforme à l'attendu. Un autre biais peut intervenir lors de l'analyse des données des articles retenus. Les observateurs peuvent, intentionnellement ou non, interpréter les

données de façon variée selon leur point de vue. Il est donc nécessaire que les résultats soient tirés de chaque article par plusieurs observateurs, à l'aveugle et sans interprétation par chacun.

Plusieurs méthodes de détection et de quantification des biais de publication sont disponibles, mais ne sont pas toutes idéales pour des données écologiques. Une première approche est basée sur la relation entre l'écart type et l'effet standardisé. Elle inclut des méthodes graphiques d'exploration des données telles que le « funnel plot » (Figure I-2) (Light & Pillemer, 1984) ou le « Normal Quantile plot » (Wang & Bushman, 1998) (Figure I-3) et des tests de corrélations entre la taille d'échantillon et l'effet standardisé (Begg & Mazumdar, 1994). Dans le « funnel plot », il n'y a pas de biais de publication lorsque la variance des effets standardisés est plus forte pour les petits échantillons et plus faible pour les grands (forme d'entonnoir) et que pour une taille donnée, la distribution des effets standardisés est normale (Figure I-2 A).

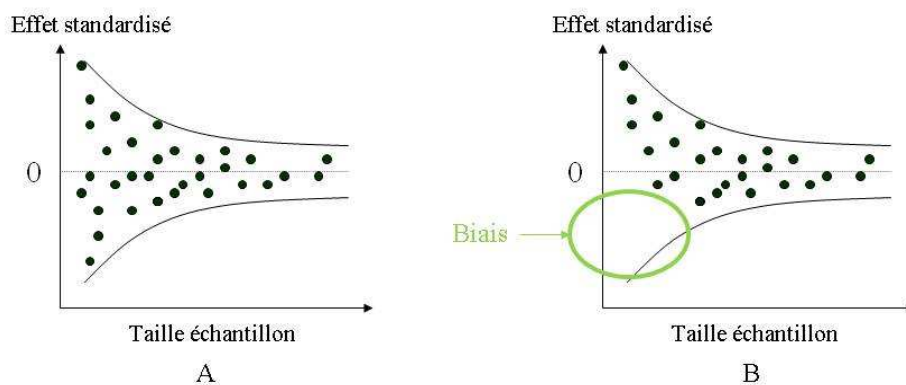


Figure I-2: Exemple de deux « funnel plot ». A : méta-analyse sans biais de publication, B : méta-analyse avec biais de publication.

Le « Normal Quantile plot » est une distribution des effets standardisés réduits en fonction de la distribution de la loi normale. Il n'existe pas de biais de publication si les points sont alignés et à l'intérieur des limites de l'intervalle de confiance (Figure I-3 A). Cependant, s'il y a absence de points dans la zone centrale ceci indique un risque de biais de publication (Figure I-3 B).

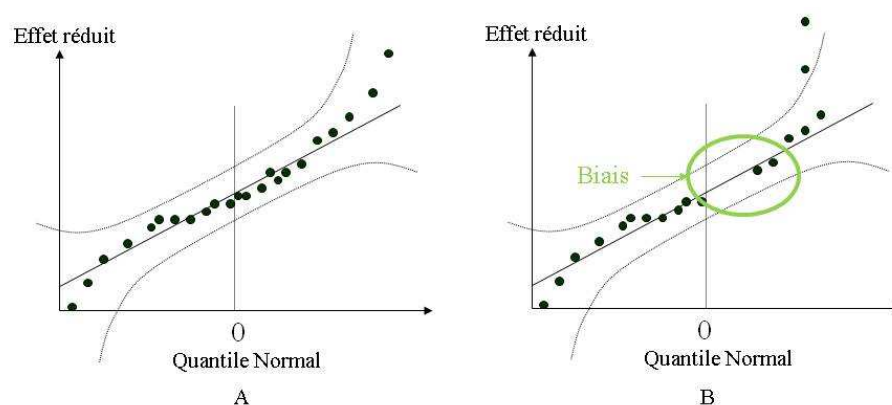


Figure I-3: Exemple de deux « Normal Quantile plot ». A : méta-analyse sans biais de publication, B : méta-analyse avec biais de publication.

Une deuxième approche, plus appropriée pour certaines situations en écologie, est basée sur des modèles plus élaborés (Hedges, 1992) et des procédures pour tester la robustesse des résultats comme la méthode de Rosenthal (1979) nommée « Fail-safe number ». Cette analyse nous donne le nombre d'études manquantes, non publiées ou sans effet significatif à ajouter à la méta-analyse pour passer d'une moyenne générale significative à non significative (N). Si ce nombre est supérieur à cinq fois le nombre d'études retenues dans la méta-analyse plus dix, il n'y a pas de biais de publication et il est raisonnable de penser que ces résultats sont fiables.

La non-indépendance entre les effets standardisés est également un problème fréquent dans les méta-analyses et encore ouvert à de nombreuses discussions. La non-indépendance peut se présenter tout d'abord entre études individuelles. Ainsi, dans un même article, lorsque le témoin est comparé à différents traitements, on crée pour chaque comparaison « témoin / traitement » une étude individuelle avec sa valeur d'effet standardisé. Cependant les différents effets standardisés peuvent être corrélés entre eux car les données sur lesquelles ces effets sont basés sont corrélées. Ce type de dépendance peut être éliminé en ne conservant qu'une seule comparaison « témoin / traitement » donc qu'une seule valeur d'effet standardisé. Cependant, cela entraîne également une perte d'information. Il n'existe donc pas de réelle solution pour ce problème, l'inclusion de différentes études individuelles provenant d'une même publication tend à réduire l'hétérogénéité des effets standardisés mais exclure des données pourrait sous-estimer l'effet standardisé global de la méta-analyse (Gurevitch & Hedges, 1999). Un autre problème de dépendance est la présence de variables de réponse redondante dans un même article. A l'échelle de la publication, il ne faut retenir qu'une seule variable, la mieux estimée (N_{max}) ou la plus standard c'est à dire celle qui est la plus fréquente dans chaque article étudié. Le problème de non-indépendance peut également se rencontrer entre études primaires. Ainsi, si l'on possède plusieurs valeurs d'effets standardisés à partir de données provenant d'un même laboratoire ou d'un même organisme, on incorpore un biais de dépendance et au final une mauvaise estimation de l'effet standardisé global dans la méta-analyse. Une approche pour palier à ce problème est la construction d'un modèle de dépendance hiérarchique des effets standardisés. Par exemple, si diverses expériences sont réalisées dans le même laboratoire, il faut tester l'effet « laboratoire ».

Un autre point critiqué dans la méta-analyse est le problème d'homogénéité des variables utilisées « don't mix apples and oranges » (Rosenthal, 1991). Seules différentes variables réponses cohérentes peuvent être incorporées dans une même méta-analyse. Il peut s'avérer cependant difficile de regrouper certaines variables entre elles. Dans de tels cas, une des solutions pour ne pas perdre d'information et avoir une étude homogène est de réaliser plusieurs méta-analyses sur différents groupes cohérents de variables.

La plupart des limites que rencontre la méta-analyse, limites également présentes dans les autres types de synthèse, peuvent néanmoins être contournées (1) en détaillant les méthodes de sélection des études pour la méta-analyse, (2) en testant la robustesse des conclusions, (3) en étant prudent vis à vis des problèmes de non indépendance et d'homogénéité.

1.2.2.3 Intérêt de la méta-analyse pour notre étude

Bien que de nombreux biais existent, la méta-analyse est une méthode puissante (Gurevitch & Hedges, 1993) pour réaliser des synthèses quantitatives et objectives issues d'un grand nombre d'études indépendantes. Elle peut apporter une aide considérable dans différent domaine en écologie, que ce soit pour résoudre des dilemmes sur des concepts clés, des théories ou sur des données appliquées ou pour trancher statistiquement sur les effets de certaines hypothèses, quand celles-ci sont sujettes à controverses (Arnqvist & Wooster, 1995).

Réaliser une méta-analyse sur les capacités de colonisation des insectes phytophages sur de nouveaux hôtes ainsi que sur l'effet de différents facteurs impliqués dans ces processus semblait tout à fait pertinent dans cette thèse. En effet, nous avons vu dans l'introduction générale que malgré les nombreuses connaissances acquises sur ce domaine, beaucoup de contradictions demeurent que ce soit sur la sensibilité des nouveaux hôtes face aux insectes phytophages (Degomez & Wagner, 2001; Dalin & Björkman, 2006), que sur l'importance de certains facteurs intervenant dans les mécanismes d'adaptation des insectes à de nouveaux hôtes. C'est pourquoi, nous avons souhaité réaliser deux méta-analyses sur les effets de deux variables complémentaires, la proximité taxonomique entre essences hôtes (naturels vs. nouveaux) et la spécificité d'hôte des insectes, sur d'une part la *richesse spécifique* des nouveaux arbres hôtes en insectes forestiers phytophages (première méta-analyse), d'autre part la *valeur sélective* des insectes forestiers phytophages changeant d'hôte (deuxième méta-analyse). Outre leur originalité, ces deux méta-analyses se placent à une échelle d'étude très large, encore jamais appréhendée. Elles s'intéressent aux insectes forestiers, aussi bien indigènes qu'exotiques, sur divers arbres hôtes, feuillus et conifères, dans le monde entier. En effet, les études et les synthèses portant sur les processus de colonisation des insectes phytophages sur de nouveaux hôtes s'intéressaient jusqu'à présent, soit aux insectes indigènes sur plantes exotiques soit aux insectes introduits sur plantes autochtones, mais, à l'exception de Lieutier (2006), elles ne traitaient jamais les deux situations en parallèle. Il paraissait donc intéressant d'étudier de manière globale les changements d'hôtes des insectes forestiers phytophages ainsi que les risques encourus par les nouveaux hôtes. Cette vision générale offrait l'opportunité de faire par la suite un parallèle entre la situation des insectes indigènes et celle des insectes exotiques face à de nouveaux hôtes.

Cependant, seule la méta-analyse sur la valeur sélective a pu être menée avec succès. Le trop faible nombre d'articles rassemblés comparant la richesse spécifique en insectes forestiers phytophages sur hôtes naturels et sur hôtes nouveaux, ne nous a pas permis de réaliser l'étude sur ce paramètre.

I.2.3 Présentation de l'article et principaux résultats

Le développement intensif de la sylviculture et du commerce international confrontent de plus en plus les insectes phytophages à de nouveaux hôtes, que se soit les insectes introduits sur des essences autochtones ou les insectes indigènes sur des essences exotiques. Il apparaissait donc important d'évaluer les risques encourus par ces nouveaux hôtes suite aux éventuelles installations des insectes phytophages sur ces derniers. D'après la littérature, la proximité taxonomique entre les essences hôtes ainsi que la spécificité d'hôtes des insectes, apparaissent comme deux facteurs importants qui faciliteraient le changement d'hôte des insectes phytophages. A ce jour, peu d'informations sont disponibles concernant l'effet du changement d'hôte sur la valeur sélective des insectes phytophages. Pourtant, ce paramètre est un bon estimateur de la capacité d'adaptation des insectes sur de nouveaux hôtes.

Les objectifs de cette étude ont donc été d'une part de comparer la valeur sélective des insectes forestiers phytophages sur leurs arbres-hôtes naturels et nouveaux, d'autre part de connaître l'influence de l'étendue du spectre d'hôte des insectes et de la proximité taxonomique et phylogénétique entre hôtes (naturels et nouveaux) sur la valeur sélective des insectes suite à leur changement d'hôte.

Afin d'obtenir une évaluation complète et objective du rôle de ces facteurs, nous avons mené une synthèse sous la forme d'une méta-analyse. Un examen exhaustif de la littérature scientifique publiée entre 1986 et 2009, à partir des bases de données disponibles sur internet, des listes de références en fin de publication voire même dans la littérature grise a ainsi été réalisé. Au final, nous disposons de 400 études individuelles issues de 32 publications, associant 121 essences d'arbres (feuillus et conifères confondus) et 25 espèces d'insectes forestiers.

Dans un premier temps, la méta-analyse montre que la valeur sélective des insectes forestiers est, en général, significativement plus faible sur le nouvel hôte que sur l'hôte naturel (Figure I-4).

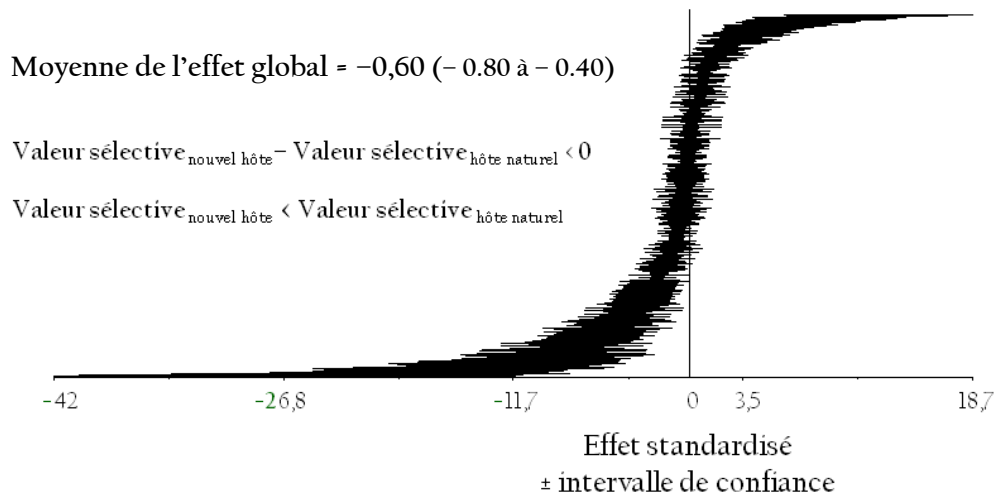


Figure I-4 : Représentation des 400 valeurs des effets standardisés obtenus et de leur intervalle de confiance.

Cependant, ce résultat varie énormément avec l'étendue du spectre d'hôte des insectes (Figure I-5). En effet, les insectes monophages, se nourrissant d'essence appartenant à un même genre d'arbres, montrent la plus grande perte de valeur sélective quand ils se développent sur un nouvel hôte. Au contraire, la perte de la valeur sélective est plus faible chez les oligophages, se nourrissant d'essence appartenant à une même famille d'arbres et chez les polyphages, se nourrissant d'essence appartenant à plus d'une famille d'arbres. Ainsi, la perte de la valeur sélective des insectes sur de nouveaux hôtes augmente avec le degré de spécificité d'hôte des insectes.

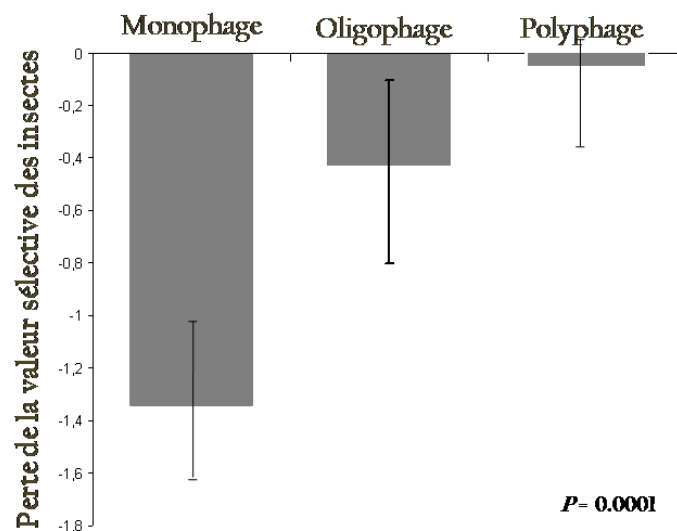


Figure I-5 : Perte de la valeur sélective des insectes phytophages se développant sur un nouvel hôte en fonction de l'étendue de leur gamme d'hôte.

L'effet du changement d'hôte dépend également de la proximité taxonomique entre les essences hôtes naturelles et nouvelles. Pour les insectes monophages et oligophages, la perte de valeur sélective sur le nouvel hôte augmente avec la distance taxonomique entre l'hôte naturel et l'hôte nouveau. De plus, nous pouvons observer que les oligophages sont sensibles à de plus grands écarts taxonomiques entre l'hôte naturel et le nouvel hôte que les monophages. Pour les polyphages, aucun effet de la proximité taxonomique n'a été mis en évidence. De plus, il a également été montré que pour les insectes monophages, la proximité phylogénétique entre l'hôte naturel et le nouvel hôte avait un effet significatif sur la perte de leur valeur sélective ($P = 0.02$). En effet, cette perte est plus importante lorsque que le nouvel hôte n'appartient pas au même clade que l'hôte naturel de l'insecte.

Notre étude fournit pour la première fois un aperçu complet de l'évolution des performances des insectes forestiers phytophages sur de nouveaux arbres-hôtes, ainsi que du rôle de l'étendue du spectre d'hôte des insectes et de la proximité taxonomique et phylogénétique entre hôtes (naturels et nouveaux) sur les performances de ces insectes. Ainsi, nous avons pu mettre en évidence qu'il y avait une perte significative de la valeur sélective des insectes forestiers phytophages lorsqu'ils colonisaient un nouvel hôte. Cette perte observée était plus faible pour les insectes à large spectre d'hôtes et lorsque le changement d'hôte avait lieu entre essences hôtes proches taxonomiquement et phylogénétiquement. Ces résultats suggèrent que le succès du développement d'un insecte sur un nouvel arbre hôte dépend de sa plasticité vis-à-vis de ses hôtes ainsi que de ses capacités d'adaptation face aux mécanismes de résistance des arbres-hôtes. Ils apportent également des outils prédictifs intéressants à prendre en compte pour la gestion phytosanitaire des forêts, en particulier pour estimer les risques de dommages encourus par les nouveaux hôtes.

ARTICLE 1

NOVEL INSECT-TREE ASSOCIATIONS RESULTING FROM ACCIDENTAL AND 'PLANNED' BIOLOGICAL INVASIONS: EFFECTS ON INSECT FITNESS.

An increasing number of forest insect species are exhibiting host shifts, with native insects colonising exotic trees or alien insects infesting native trees. There is therefore an urgent need to evaluate the risk of insect establishment on novel host trees. We conducted a meta-analysis of a worldwide data set of 400 studies, involving 121 tree species and 25 insect species, to compare forest insect fitness on ancient vs. novel host tree species. This showed a significant reduction of forest pest insects' fitness when they are feeding on new tree species. However, this outcome greatly varies with the genetic relatedness between new and ancient host tree species as well as with insect's host specificity. These findings provide important information both on mechanisms of insect adaptation to novel hosts and for forest managers, providing clues to predict the risk of pest insect establishment on novel host trees.

*Prochainement soumis dans Ecology Letters. C. Bertheau, E. G. Brockerhoff, G. Roux-Morabito
F. Lieutier and H. Jactel. Novel insect-tree associations resulting from accidental and 'planned' biological
invasions: effects on insect fitness.*

Introduction

With the intensification of global trade, the establishment of exotic pest insects affecting trees and other plants has significantly increased in the last few decades (e.g., Roques et al., 2009; Mc Cullough et al., 2006), sometimes resulting in widespread, dramatic outbreaks (Niemelä & Mattson, 1996; Lieutier, 2006). In the North America alone, the Asian longhorn beetle (*Anoplophora glabripennis* Motchulsky), the emerald ash borer (*Agrilus planipennis* Fairmaire), the brown spruce longhorn beetle (*Tetropium fuscum* (F.)), introduced from Asia, and numerous other invaders have already killed millions of native trees and caused significant environmental and economic impacts (e.g., Pimentel et al., 2000; Colautti et al., 2006; Poland & McCullough, 2006; Haack et al., 2010). Likewise, exotic trees are used more and more in plantation forestry and as ornamentals and are therefore increasingly exposed to phytophagous insects native to the areas where they have been introduced (Auerbach & Simberloff, 1988; Fraser & Lawton, 1994; Degomez & Wagner, 2001; Frenzel & Brandl, 2003; Novotny et al., 2003). For example, the European pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.) causes serious damage to plantations of the North American Monterey pine, *Pinus radiata* D. Don., in southern Europe (Brockerhoff et al., 2006b; Baraza et al., 2007). Although the invasion of tree-feeding insects differs in several aspects from the colonisation of introduced trees by native insects, both usually lead to new associations between an insect and a tree; that is, there has not been any prior experience of these interacting species and there has not been sufficient time for the development of adaptations such as specific defence mechanisms (Gardner & Agrawal, 2002).

Several authors have compared the relative susceptibility to native phytophagous insects of novel host trees and ancient (i.e., natural) host tree species, with apparently conflicting results (e.g., Degomez & Wagner, 2001; Dalin & Björkman, 2006). For example, it has been suggested that some native European insects perform particularly well, and cause major damage, on tree species introduced from North America such as *Pinus contorta* (Esbjerg & Feillberg, 1971; Långström et al., 1995; Roques et al., 2002) and *Picea sitchensis* (Evans, 1987; Fraser & Lawton, 1994). By contrast, other exotic trees that are widely planted in Europe, such as *Pseudotsuga menziesii* (native to North America) and *Cedrus atlantica* (native to North Africa), have so far not exhibited any significant damage from native European insects (Lieutier, 2006; Roques et al., 2006).

Previous attempts to identify factors that predispose tree species to colonisation by insects have shed some light on this problem (Niemelä & Mattson, 1996; Lieutier, 2006). The probability of colonisation of novel host trees has been found to be correlated with their

abundance in the introduced range (e.g., Strong, 1974 b,c; Neuvonen & Niemelä, 1981), as well as with the duration of their presence (Kennedy & Southwood, 1984). Others have identified certain aspects of size and structural complexity of plants that make them more susceptible to colonisation (Lawton & Schroeder, 1977). An important factor that is often considered to be responsible for the higher impact of introduced insects is the typically lower effect of natural enemies in newly colonised areas. This is due to the fact that most invaders leave their antagonists behind and have acquired fewer new natural enemies. This phenomenon is widely known as the “enemy release hypothesis” (Keane & Crawley, 2002; Mitchell & Power, 2003; Colautti et al., 2004; DeWalt et al., 2004).

A key factor that applies to both types of new insect-tree associations is the phylogenetic relationship between ancient and novel host tree species of an insect. A phytophagous insect is generally expected to preferentially accept a novel host tree which is more closely related to its ancient host than a more distantly related, and therefore less similar, tree species (Connor et al., 1980; Strong et al., 1984; da Ros et al., 1993; Niemelä & Mattson, 1996; Degomez & Wagner, 2001; Roques et al., 2006). Closely related tree species are likely to share certain biochemical, morphological and phenological traits that make them similarly susceptible to a particular phytophagous insect (Connor et al., 1980; Strong et al., 1984; Kergoat et al., 2007; Poore et al., 2008). However, in some cases phylogenetically distant plants can have similar secondary compounds which are often involved in determining the host range of insects (Strong et al., 1984; Becerra, 1997; Wahlberg, 2001). Ultimately, an insect's ability to colonise a new tree also depends on its level of host specificity which is a strong determinant of which and how many plants can be colonised (Strong et al., 1984; Fraser & Lawton, 1994). Compared with specialist insects, generalists often are more flexible in their host selection and their larvae may be better adapted to feeding on a wider range of plants. However, if a novel host tree is closely related to the ancient host of an insect, even a specialist that discriminates more among potential host species, may extend its host range and colonise a new host (Dalin & Björkman, 2006; Lieutier, 2006).

Predicting the impact of a new insect invader and of the native insects that may attack a newly introduced species is difficult as this depends on numerous factors and their interactions, and our understanding of these remains inadequate. To date, these factors have mostly been studied through experiments and reviews assessing differences in insect abundance or damage on new vs. ancient host species whereas comparatively little information is available on the effects of host shifting on insect fitness *per se*. Yet, fitness is probably a better estimator of insect adaptation to a new host since it typically indicates the ability to produce viable, abundant and fertile offspring. Therefore, to obtain a comprehensive and objective assessment of the role of host-plant phylogeny and host range on insect fitness, we have conducted a meta-analysis of 400 studies

comparing forest insect fitness on novel and ancient host tree species. The review was restricted to comparisons made in the absence of natural enemies to enable a clear focus on direct insect-plant relationships. The results show that, overall, fitness of forest insects is significantly reduced when they are developing on novel host tree species. However, this outcome greatly varies with the phylogenetic relatedness between new and ancient host tree species and with the degree of insect host specificity. These findings provide important information for our understanding of both basic aspects of forest ecology and insect-plant interaction, regarding the mechanisms of insect adaptation to novel hosts, and for risk assessment of invasive insects and exotic tree plantations.

Materials and Methods

Data collection

Published studies that compared the fitness of forest insects on novel vs. ancient host tree species were compiled using bibliographic databases including ISI Web of Science and CAB Abstracts. Keyword searches were conducted using various combinations of relevant terms such as: (*native* or *indigenous* or *local* or *natural* or *ancient*) and (*exotic* or *alien* or *introduced* or *new* or *novel*) and (*insect* or *pest*) and (*tree* or *forest*). We also surveyed the cited references in relevant articles we retrieved. Studies were included in the meta-analysis if they met the following three specific criteria:

1. The fitness of an insect species was always compared between pairs of one ancient and one novel host tree species. Tree species were qualified as "ancient hosts" if they belong to the host range of an insect species in its native area. For an exotic insect species in a given country, an exotic tree species in the same country was considered as "ancient host" if it was a host in the native range of the insect. Tree species were qualified as "novel host" if they were not recorded as ancient hosts in the native area of the insect. In a given country, a novel host could either be an exotic tree that was attacked by a native insect or a native tree attacked by an exotic insect. Fitness is usually quantified as the number of surviving progeny of a given female genotype (Henri, 2006) or correlated characteristics such as adult female size or weight. We considered as fitness variables all variables that are likely to be positively correlated with the ability of adult female insects to produce large and viable offspring, such as measures of maturation feeding, fecundity, fertility or other measures that directly accounted for progeny features such as number, rate of survival, and weight of offspring (see

the list of retrieved variables in Appendix 1). We excluded studies that reported only on damage or the abundance of adult insects during the selection or colonisation phase on the host tree because these measures are often indicators of tree resistance and they cannot be transformed into estimates of fitness of individual insects.

2. The mean of the response (fitness) variable, a measure of the variance (standard deviation, standard error, or confidence interval) and the sample size were reported (in the text, tables or graphs) to allow calculation of effect sizes;
3. The reported paired comparison between novel and ancient host trees was made under the same experimental conditions, on the same date and in the same locality.

Our literature search yielded 421 individual studies. Among these were only 21 studies (5%) that had been conducted in the potential presence of natural enemies (*i.e.*, in the field and with no protection from insect herbivore). These 21 studies were too few to allow testing the effect of enemy release on the fitness of their prey, and they were therefore removed from the dataset to restrict the focus on direct tree – insect relationships. Hence, this meta-analysis is based on 400 individual studies derived from 32 publications and reports that appeared between 1986 and 2009. They involved 121 tree species and 25 insect species (a list of all these studies is shown in Appendix 1).

Calculating the effect sizes and documenting explanatory variables

The effect of host tree shift on forest insect fitness was estimated by computing Hedges' effect size (d) (eqn 1). d corresponds to the difference between the mean value of fitness in the experimental group ($\bar{X}^{Nov}$, novel host) and the mean man value of fitness in the control group ($\bar{X}^{Anc}$, ancient host) divided by the pooled standard deviation (S , eqn 2), and multiplied by a corrector factor (J , eqn 3) to remove bias due to small sample size (Hedges & Olkin, 1985).

$$d = J \frac{(\bar{X}^{Nov} - \bar{X}^{Anc})}{S} \quad (1)$$

$$S = \sqrt{\frac{(N^{Nov} - 1)(s^{Nov})^2 + (N^{Anc} - 1)(s^{Anc})^2}{N^{Nov} + N^{Anc} - 2}} \quad (2)$$

$$J = 1 - \frac{3}{4(N^{Nov} + N^{Anc} - 2) - 1} \quad (3)$$

A negative value of Hedges' effect size (d) indicates lower fitness of forest insects on novel host than on ancient host.

When several fitness variables (response variables) were available, we selected only one variable per comparison between ancient and novel host in order to avoid pseudo-replication. We selected as response variable the variable documented with the largest sample size or the variable that allowed the highest number of possible paired comparisons. When several variables corresponded to several life stages preference was given to using data for the adult stage. When results for a response variable were reported for several years in the same sample we only used data from the first year. When results of an experiment were reported for two years but from two different tree samples, data for each year were used as two separate studies. Likewise, two independent experiments (different sites, insects or tree species) reported in the same paper were considered as two separate studies.

In many cases, several novel host species were compared to the same ancient host species. This means these particular comparisons do not represent truly independent individual studies. The inclusion of several individual 'sub-studies' from the same paper tends to reduce the overall heterogeneity in effect size, but excluding multiple results from a paper could underestimate effect size (Gurevitch & Hedges, 1999). However, in the case of multi comparisons, there was no objective way to select one sub-study over another, and limiting the selection to one would have resulted in much loss of information. We therefore used all comparisons.

Effect sizes across all studies were combined using the random effects model (Gurevitch & Hedges, 1993) to provide the grand mean effect size (d_{+}). The effect was considered as statically significant if the bootstrap confidence interval, calculated with 9999 iterations, did not bracket zero. The so-called "file drawer problem", which refers to the potential publication bias resulting from the reduced likelihood of publication of studies that did not show any significant effects, was addressed by calculating a fail-safe sample size which represents an estimate of the number of non-significant, unpublished or missing studies that would need to be added to the analysis in order to make the overall test of an effect statistically non-significant.

Because effect sizes were significantly heterogeneous (according to Q -statistics, Cooper, 1998) we split the data set into subsets of classes of different categories of forest insects and novel hosts tree species. Firstly, forest insects were classified according to their host specificity, whereby those that are host specific within a tree genus were categorized as "monophagous," those host specific within a tree family were categorized as "oligophagous," and those that feed on trees from more than one family were categorized as "polyphagous." Secondly, for each individual study, the novel host tree species was classified according to its phylogenetic relatedness to the ancient host tree species with which it was compared. We defined three categories: 'SG-SF' if the novel host belonged to the same genus (and therefore also to the same family) as the ancient host, 'DG-SF' if the novel host belonged to a different genus within the same

family, and 'DG-DF' if the novel host belonged to a different family (and necessarily to a different genus) than the ancient host. Furthermore, in the subset of data on *Pinus* species, we defined two categories: 'SC' if the novel host belonged to the same clade as the ancient host pine species and 'DC' if the novel host belonged to a different clade than the ancient host pine species. To define clades of pine species within the genus *Pinus* we calculated genetic distances between the 23 *Pinus* species that were considered in our dataset using the 23 DNA sequences of the *matK* gene extracted from GENBANK (Eckert & Hall, 2006). The sequences were aligned with CLUSTAL W (Thompson et al., 1994) as implemented in BIOEDIT. The best-fit model of sequence evolution was estimated using hierarchical likelihood-ratio tests with MODELTEST version 3.7 (Posada & Crandall, 1998). The most appropriate model of sequence evolution was K81uf + I + G model, with unequal base frequencies (freqA = 0.3140; freqC = 0.1805; freqT = 0.3314; freqG = 0.1741). A neighbour joining phylogenetic reconstruction was performed with PAUP*4b10 (Swofford, 2000). The robustness of branches in the phylogenetic tree was tested with 500 cycles of bootstrap resampling. We then grouped the ancient and novel *Pinus* host species into three clades according to the neighbour joining phylogenetic reconstruction (Fig. 2a).

The mean effect size (d .) and bias-corrected bootstrap confidence interval were calculated for each class. We used a mixed effect model to test the between-classes heterogeneity and evaluate the significance of the class effect (Gurevitch & Hedges, 1999). When multiple tests were conducted with the same data set, the resulting P -values were assessed against a Bonferroni-adjusted alpha level. All analyses were carried out using METAWIN 2.0 software (Rosenberg et al., 2000).

Results

Our meta-analysis clearly showed that, overall, forest insect fitness is significantly lower on novel host tree species than on ancient host species. The grand mean effect size equalled -0.60 and was significantly different from zero (CI = -0.80 to -0.40 ; $P < 0.0001$). According to Cohen (1988), an effect size of $0.5 - 0.8$ shows a medium effect (as in this case). The weighted fail-safe sample size was 16 808, thus a much greater value than the conservative critical values of 2010 ($5 \times 400 + 10 = 1940$) or ca. 40 times the number of studies included in the meta-analysis. Furthermore, the normal quantile plot did not reveal any outliers, with no gap in the lower values of the effect size and no departure from the normal distribution. Thus these results are unlikely to be affected by the "file drawer problem".

Table 1: Effect of forest insect host specificity on Hedges's effect size

Class variable	Sample size	Hedges' effect size §	Bias corrected Bootstrap Confidence Interval
All tree species $n = 400$, $P = 0.0001$			
Monophagous insects	119	-1.34	-1.67 to -1.04
Oligophagous insects	86	-0.46	-0.83 to -0.16
Polyphagous insects	195	-0.07	-0.40 to +0.25
<i>Pinus</i> tree species $n = 113$, $P = 0.004$			
Monophagous insects	80	-1.41	-1.82 to -1.02
Oligophagous insects	26	-0.12	-0.48 to +0.27
Polyphagous insects	7	-1.04	-3.66 to +0.48

§ In bold: Hedges' d effect size significantly differs from zero

Effect of insect host specificity

We were able to determine the type of insect host specificity for all the 400 individual studies we analysed (Appendix 1). The degree of host specificity had a highly significant effect on the difference between insect fitness on ancient and new host trees (d.f. = 2, $Q_B = 55.8$, $P = 0.0001$). For monophagous insects, the mean effect size was -1.35 (a large effect) (Table 1). For oligophagous insects the effect was also negative but small (-0.46), and for polyphagous insects the effect was smaller again and non-significant. Similar results were obtained for the subset of 113 studies involving only *Pinus* species (considering 13 different insect species on 23 pine species). The effect of insect host specificity was highly significant ($P = 0.004$) (i.e., responses varied significantly between groups of insects that were either more or less host specific). The mean effect size was largest for monophagous insects and only statistically significant for this group (although the sample sizes for oligophagous and polyphagous insects were perhaps too small to determine significant differences). These results unequivocally indicate that the loss in insect fitness on novel host trees increased with insect host specificity, with the highest loss for the most specialised insects (monophagous) herbivores and the lowest for the most generalist (polyphagous) species, as expected.

Effect of host tree phylogenetic relatedness

Using the complete dataset we tested the effect of host tree relatedness for each level of insect host specificity. For monophagous insects, the effect of tree relatedness on fitness loss was not significant ($P = 0.059$, against the alpha value of $0.05/3 = 0.017$ after Bonferroni correction). However, the magnitude of the effect size increased consistently with the phylogenetic distance between ancient and novel host trees (Fig.1).

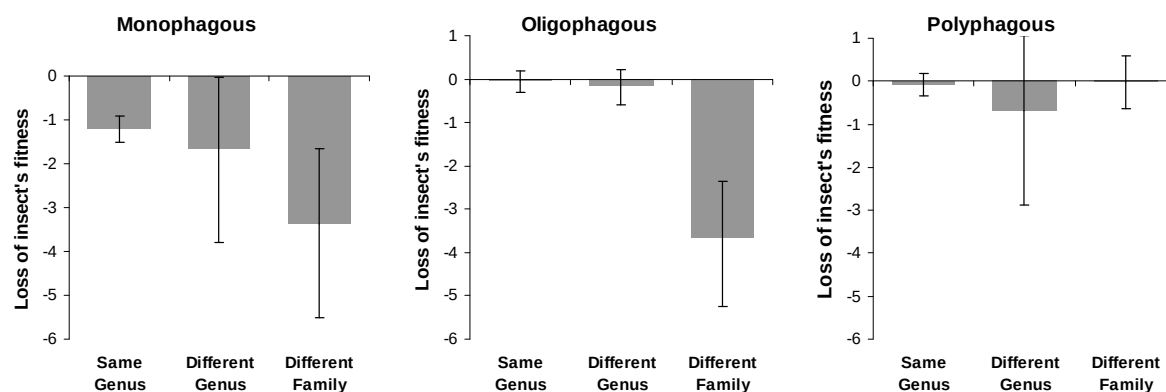


Figure 1: Mean Hedges's effect size ($d \pm$ bias corrected bootstrap CI) per phylogenetic distance covered during the host shift (within the same tree genus, between different genera of the same family, between two different families) for monophagous, oligophagous and polyphagous insects.

The loss in fitness increased by a factor of 1.5 or 3 when host shifts involved trees from different genera or different families, respectively, than when it occurred within the same tree genus. For oligophagous insects, tree relatedness significantly affected insect fitness ($P = 0.0001$). The loss in fitness was not significantly different from zero when the host shift occurred within the same genus or family whereas a large, significant effect was observed when the novel host belonged to a family that was different from that of the ancient host (Fig.1). For polyphagous insects the effect of tree relatedness was not significant ($P = 0.27$), and the apparent loss in fitness was not significantly different from zero (i.e., non-significant) (Fig.1). Overall, these results indicate that the loss in insect fitness associated with host shifts increased with the phylogenetic distance between novel and ancient hosts. However, this relationship was strongest for monophagous, specialist species whereas for generalists the phylogenetic distance between host trees needed to be much greater before a significant loss in insect fitness could be observed.

Outcomes obtained with the subset of data on *Pinus* trees confirmed this trend. For monophagous insects, there was a significant effect of host tree relatedness on loss in insect fitness ($P = 0.02$, against the alpha value of $0.05/2 = 0.025$ after Bonferroni correction). The loss in fitness was greater when the shift occurred between different clades of *Pinus* species than within the same clade (Fig. 2b). For oligophagous insects there was no significant effect of phylogenetic relatedness on fitness ($P = 0.1$). However, there were not enough data to test the same effect with polyphagous insects.

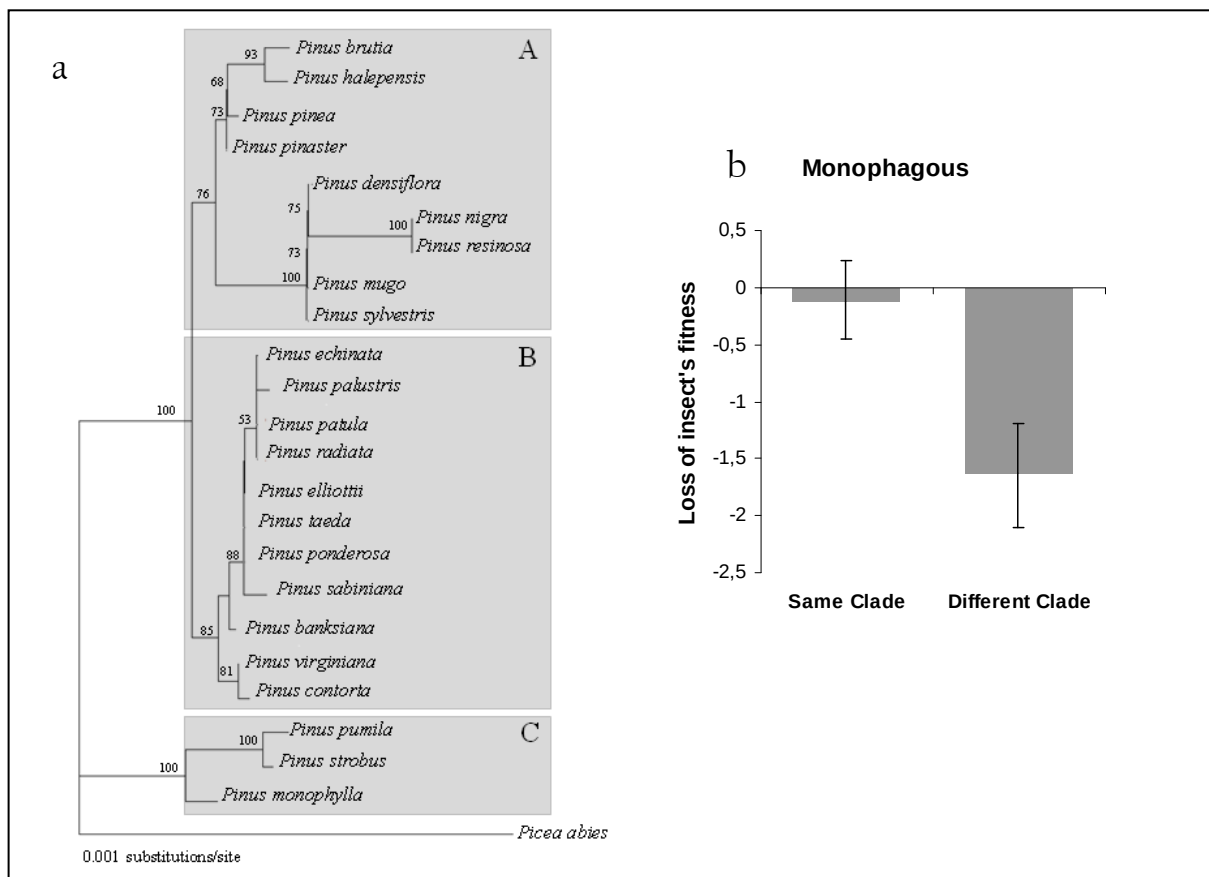


Figure 2: a. Phylogenetic tree of *Pinus* species included in the meta-analysis showing three clades of species. b. Mean Hedges's effect size ($\pm$ bias corrected bootstrap CI) per phylogenetic distance covered during the host shift (within the same clade of pine species, between different clades of pine species) for monophagous insects (species feeding only within the *Pinus* genus).

Occurrence of gain in insect's fitness

Although the overall effect size was significantly negative, in 61 studies out of 400 (15%), the insects' fitness was significantly higher on novel than on ancient host tree species (Fig. 3). When split according to all nine combinations of the three types of insect host specificity by three types of phylogenetic relatedness between host trees, no cases of gain in fitness were observed for monophagous insect on novel host trees belonging to a different genus or family, and neither for oligophagous insects on novel host trees belonging to a different family (Tables 2, 3). This clearly shows that a significant gain in insect fitness is more likely to occur when the phylogenetic distance between ancient and novel host trees is short and the insect herbivore has a low level of host specificity.

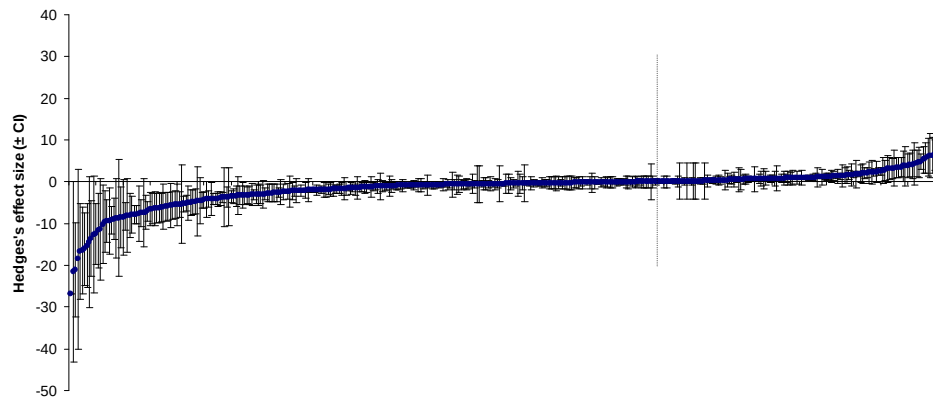


Figure 3: Hedges' effect size ($d \pm CI$) of the 400 cases studies included in the meta-analysis. A negative effect size indicates lower forest insect's fitness on novel host tree species compared to its fitness on ancient host tree species (the vertical dashed line shows where studies are separated into either negative or positive d).

Table 2: Contingency table with the number of individual cases studies showing significantly positive effect sizes (when an insect's fitness on the novel host tree was greater than on the ancient host, in bold) out of the total number of cases studies for each combination of insect host specificity types $\times$ phylogenetic relatedness between ancient and novel host tree. The name of insect species exhibiting significantly higher fitness on novel host trees is shown in italics.

Insect host specificity	Host trees relatedness			Overall
	SG-SF	DG-SF	DG-DF	
Monophagous	2 / 107	0 / 7	0 / 5	2 / 119
	<i>Pineus boernerii</i> <i>Orthotomicus erosus</i>			2%
Oligophagous	2 / 41	9 / 36	0 / 9	11 / 86
	<i>Thaumetopoea pityocampa</i> <i>Pissodes strobi</i>	<i>Hylastes ater</i> <i>Pissodes strobi</i> <i>Dendrolimus sibiricus</i>		13%
Polyphagous	13 / 66	3 / 20	32 / 109	48 / 195
	<i>Nematus pavidus</i>	<i>Lymantria monacha</i>	<i>Lymantria monacha</i> <i>Lymantria mathura</i> <i>Lymantria dispar</i>	25%

SG-SF: Same Genus-Same Family; DG-SF: Different Genus-Same Family; DG-DF: Different Genus-Different

Table 3: Comparison of proportion of individual cases studies showing significantly positive effect sizes (better fitness on novel host than on ancient host) according to insect host specificity.

Insect host specificity	Host trees relatedness					
	SG-SF		DG-SF		DG-DF	
Monophagous	2%	a	0%	a	0%	a
Oligophagous	5%	a	25%	a	0%	a
Polyphagous	20%	b	15%	a	29%	b
	Chi ²	18,4		2,69		5,6
	P	< 0,0001		0,29		0,05

Chi² test with Monte-Carlo procedure (5000 iteration).

Paired comparison of proportions with Marascuilo procedure

Discussion

Forest insects perform worse on novel host trees

Our review provides the first comprehensive overview of effects of host tree shifts on insect performance, and how these are influenced by host specificity and host-plant phylogenetic relationships. Our meta-analysis has considerable statistical power because it is based on a large data set compiled from 400 comparative studies involving 121 tree species (from 22 families) and 25 forest insect species from a wide range of feeding guilds. Furthermore, the data set was assembled in an objective way, without any bias in data selection that can occur with conventional, narrative reviews. The first striking result of the meta-analysis is that most forest insects lose fitness when they are feeding on a novel host tree, in *ca.* 65% of all cases we analysed. Several authors previously reported on the reduced performance of insects on newly colonised host trees planted outside their natural range. For example, in Galicia, Spain, attacks by the bark beetle *Tomicus piniperda* were twice as great in stands of *Pinus pinaster* (ancient host) compared to *Pinus radiata* (a novel host) (Lombardero et al., 2008). Likewise, in Sweden, *Ips typographus* is considered to be a major pest on *Picea abies* (ancient host) whereas it is a minor pest on *Pinus contorta* (novel host) (Lindelöw & Björkman, 2001). Similar cases have been reported for invading insects that have encountered novel hosts. For instance, larvae of *Anoplophora glabripennis* developed better on Chinese elm (ancient host) than on American elm (novel host) (Bancroft et al., 2002). Finally, larvae of the emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) appear unable to survive on trees other than ash, their ancient hosts (Anulewicz et al., 2008).

This general outcome is consistent with patterns of herbivory observed on most introduced plants that can be considered as potential novel hosts for the local pool of insect species. Most recent studies on invasive plants reported higher insect species richness of herbivores and higher levels of herbivory in the native range of plants than in their area of introduction (e.g., Colautti et al., 2004; Hinz & Schwarzlaender, 2004; Cripps et al., 2006; Liu & Stiling, 2006) indicating that colonisation of novel host plants is not a given, and not generally a spontaneous process. Interestingly, the same studies showed that the proportion of specialised herbivores was higher in the native range of plants than in the invaded area, indicating that generalists are over-represented among the insects that are successful colonisers. Several studies noted that the majority of recruited species on exotic trees are generalist herbivores (Fraser & Lawton, 1994; Roques et al., 2006). For example, among the British angiosperm-feeding moths that were able to shift to introduced conifers, generalists were more common than among non-shifting species (Fraser & Lawton, 1994). Novotny et al. (2003) showed that the probability that

a species of Lepidoptera colonised alien *Piper* spp. in Papua New Guinea increases from 3% for specialists feeding on a single plant family to 92% for species with a host range greater than 10 families. These findings are consistent with the results of our review which revealed that specialist insects commonly experience greater losses in fitness on novel host trees than generalists. This can partly explain the general pattern of colonisation whereby generalists tend to be more successful than specialists which are more constrained in their exploitation of novel hosts.

Are generalist herbivores superior colonisers?

Insect host specificity emerged as a key factor in our review, whereby polyphagous insects featured strongly among the colonisers. Not only did these generalists experience lower average losses of fitness than specialists (as shown in Table 1) they also represented by far the majority of cases where fitness gains occurred (48 out of 61 cases, *ca.* 80%) (Table 2). These findings suggest that the success of such insects in their ability to develop on novel host trees is related to their plasticity in terms of tolerance to a wide range of diets and the capacity to withstand a variety of tree defences. The greater ability of polyphagous insects to colonise, feed and develop on new hosts (Strong et al., 1984; Fraser & Lawton, 1994; Novotny et al., 2003) is probably explained by several ultimate reasons including: (1) the low specificity in host location and oviposition site selection, (2) the ability to detoxify various allelochemicals which may be due to the presence of oxidase enzymes in their gut, and (3) larval dispersal behaviours such as ballooning, allowing the shift on new host more suitable for development (these may include the possibility of mixing foods to improve nutrient balance or to reduce exposure to high levels of particular allelochemicals), (Fraser & Lawton, 1994; Bernays & Minkenberg, 1997). Several polyphagous forest insects have shown even higher performance on novel host trees than on ancient hosts such as the exotic geometrid moth *Isturgia deeraria* on Australian acacias (Palmer & McLennan, 2006) or *Lymantria dispar* on certain native Australian trees and shrubs (Matsuki et al., 1991).

A large proportion of herbivorous insects are specialised on few host plants (Bernays & Graham, 1988; Symons & Beccaloni, 1999; Schoonhoven et al., 2005). One main explanation for this pattern is the trade-off explanation for food specialisation (Agrawal, 2000; Futuyama, 2008) which predicts that increases in insect fitness on certain primary host plant come at a cost and result in decreased performance on other host plants. However, such specialization can be advantageous since herbivorous species specialised on a particular host can develop specific detoxification mechanisms that enable them to deal more effectively with particular plant defences (Roslin & Salminen, 2008). This is corroborated by the fact that specialists tend to

perform better than generalists when they face the particular phytochemicals present in their ancient host (Cornell & Hawkins, 2003). But the counterpart of this benefit is that specialist herbivores are typically less capable to cope with other defensive compounds (Dalin & Björkman, 2006; Lieutier, 2006) and therefore perform worse on novel host plants that are more distant from their normal hosts, as observed in our review. However, two recent studies have shown that a wide host range is not necessarily associated with a cost (Wee & Singer, 2007; Friberg & Wiklund, 2009), which may explain why some polyphagous species perform equally well on ancient and novel host plants.

The disadvantage of being congeneric tree species

Plants and herbivores are continuously involved in co-adaptation processes. Herbivores depend on plant tissues for food while plants evolve defences such as noxious chemicals to deter them (Schoonhoven et al., 2005). Plants may then contain toxic compounds that have evolved with naturally associated insect herbivores but which are novel to insect species that are not familiar with this new host plant. Because of a lack of co-evolution, these new consumers are likely to lack adaptive response to these resistance traits. This would explain the advantage of introduced plants in their interactions with indigenous herbivores (Callaway & Aschehoug, 2000; Vivanco et al., 2004; Verhoeven et al., 2009). Conversely it has been observed that introduced plants that experienced a higher impact of native herbivores either share defence compounds with native plants (Cappuccino & Arnason, 2006; Lieutier, 2006) or are phylogenetically closely related to native plants (Connor et al., 1980; da Ros et al., 1993; Louda & Rand, 2003). Furthermore, adaptation of introduced forest insect species to resistance processes in indigenous host tree is more likely to occur when such adaptation already exist in the native range of the insect (Mattson et al., 1988; Wagner & Raffa, 1993; Wagner et al., 2002). Verhoeven et al. (2009) stressed the advantage of being a novel host for plants as indigenous herbivores have not yet been selected to resist the novel plant defences. Studies comparing behaviour of butterflies on ancient vs. novel host plants have also demonstrated that host-finding and oviposition were well adapted to the ancient host but maladapted to the novel host (Singer, 1994; Parmesan et al., 2005). Actually several studies have shown that successful host shifts in insect herbivores occur more frequently between plants with a close phylogenetic relationship (Futuyama et al., 1995; Janz & Nylin, 1998; Lopez-Vaamonde et al., 2003). Roques et al. (2006) also observed that exotic conifers with native congeners had recruited most of the indigenous insect fauna. These findings and hypotheses are well corroborated by our meta-analysis which indicates decreasing fitness of insects on novel host trees with increasing phylogenetic distance covered during the host shift and conversely higher chance of fitness gain when the new host

belongs to the same genus as the ancient host. This is well illustrated by the example of the European green spruce aphid, *Elatobium abietinum*, which causes more damage on the introduced Sitka spruce than on its ancient host the Norway spruce (Nichols, 1987), and which has turned to be invasive pests after its introduction in North America, causing considerable damage on the local Engelmann spruce and Blue spruce (Lynch, 2004).

Why spectacular cases of high damage caused by introduced forest insect species?

Although our quantitative review clearly shows that in general forest insect experience loss of fitness on novel host trees there are many reports of dramatic damage caused by indigenous pests on exotic trees or by introduced insects on native trees (Langström et al., 1995; Liebhold et al., 1995; Roques et al., 2002; Frenzel & Brandl, 2003; Liu et al., 2003; Lynch, 2004; Gao et al., 2005; Brockerhoff et al., 2006c). These reports appear to contradict the outcome of our meta-analysis. First, several very damaging introduced pests are among the most polyphagous species such as *Lymantria dispar* and *Anoplophora glabripennis* which feed on many different broadleaved trees. Second some severe oligophagous species such as the emerald ash borer (*A. planipennis*) or the pine processionary moth (*T. pityocampa*) have found in the area of introduction a large resource of host trees that are congeneric to their ancient host tree species. Third beside the direct effects of host plant quality or quantity other factors can drive insect performances on novel hosts. In particular, the enemy release hypothesis (ERH) predicts that introduced species are successful because they left their natural enemies behind (Crawley, 1997). This hypothesis has been extensively tested for invasive plants (Keane & Crawley, 2002; Liu & Stiling, 2006) but we are not aware of any review that has been made so far on introduced insects specifically exploring insect fitness, and we found only 5% of the papers that considered this explanation to interpret quantitative difference of forest insect fitness on ancient vs. novel host tree. However it is likely that, at least in some cases, forest pests have been introduced without their native specialist enemies, are difficult to locate and exploit by specialist parasitoids of native congeners in the area of introduction and are poorly impacted by indigenous generalist predators, the three main assumptions of the ERH (Keane & Crawley, 2002).

Towards better prediction of pest insect establishment on novel host trees

Insect host specificity and taxonomic proximity between ancient and new host trees clearly are two important predictors of forest insect fitness on novel host trees. We therefore propose to use a combination of these two parameters to assess the potential risk of phytophagous insects' impact on new host trees. As shown by the figure 4, polyphagous insects

would be the most dangerous pests for introduced trees as they rarely lose (and sometime gain) in fitness after they have shifted on new host trees, irrespective of the phylogenetic relationships of the introduced tree with the indigenous flora. For oligophagous and monophagous insects, the risk is less important than for polyphagous insects, but they could well perform on novel host if it is closely related to their ancient host. Logically, for oligophagous insect that can feed on different genera of the same tree family, the risk of impact would be lower when the host shift occurs between trees of different families whereas for monophagous the risk is low when the shift involved tree species that are not congeneric.

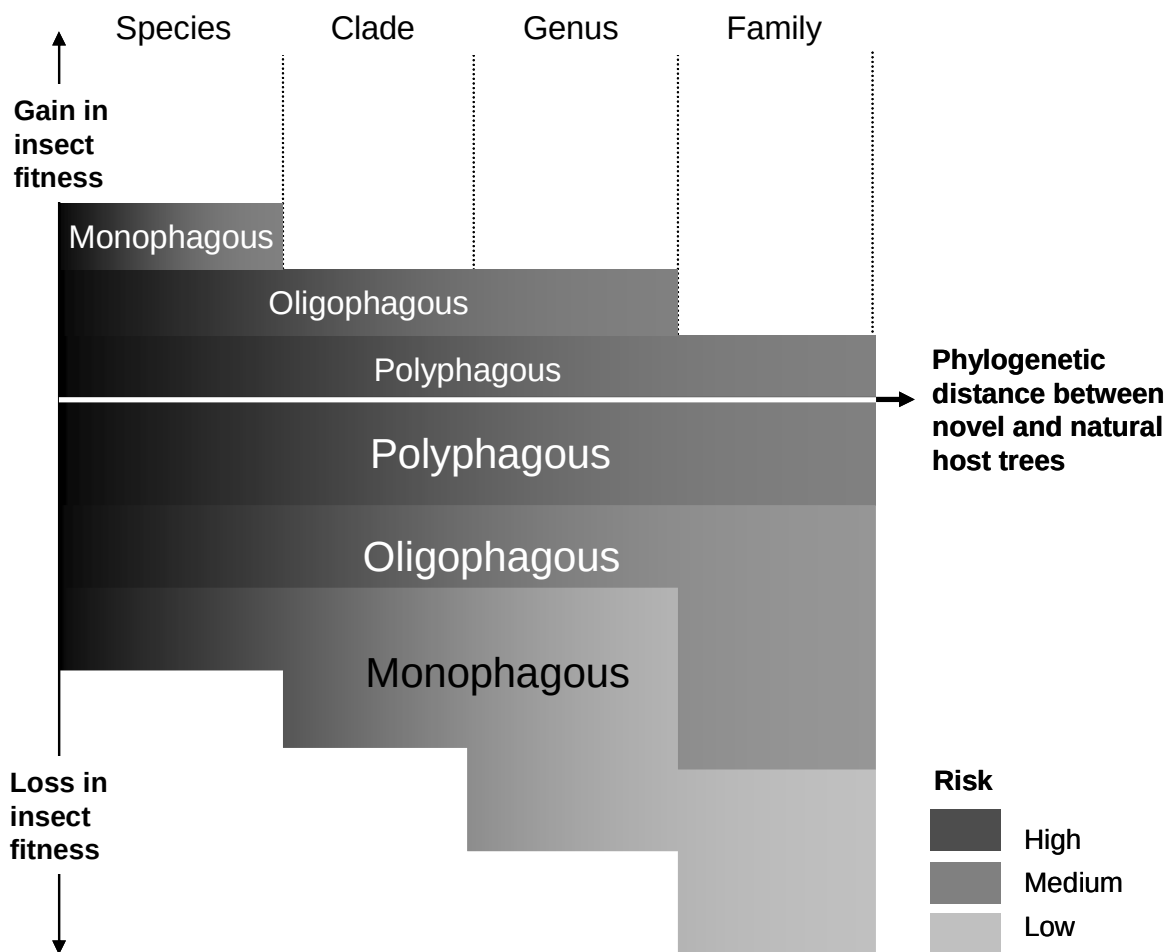


Figure 4: Conceptual diagram showing that the risk of impact due to higher gain or lower loss in forest insect fitness depends on both insect host specificity (higher impact for more generalist species) and phylogenetic distance covered during the host shift (higher impact when the distance between novel and natural host is short).

As a result, should exotic trees be planted for intensive forestry purposes? One would argue to introduce species that have no closely taxonomically related species in the indigenous flora. This is the option that has been taken in New Zealand and other southern hemisphere countries. So far, the extensive use of *Pinus radiata*, which has no congeneric species in the

southern hemisphere, has not come along with particular problem with native herbivorous insects. But during and after the introduction of exotic trees, all precautions should be taken to avoid any introduction of specialised insect from the native range of the tree because they would benefit from a release of natural enemies and from the lack of competitors to build up their population and eventually cause significant damage.

Acknowledgments

This work is part of the PhD thesis of C. Bertheau. It was supported by grants from the French Ministry for Agriculture, Fisheries and Rural Affairs (General Directorate of Forests and Rural Affairs) and from the French Ministry of Research and Education.

Appendix 1: Summary of data included in the meta-analyses.

Individual study	Authors	Ancient host tree	Novel host tree	Insect species	Fitness variables	Insect host specificity	Tree genetic relatedness	Hedges'd	Var(d)
1	Amezaga (1996)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Tomicus piniperda</i>	Weight gain	M	SG-SF	-0.02	0.01
2	Avtzis (1986)	<i>Pinus brutia</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Larval surviving	O	SG-SF	1.11	0.58
3	Avtzis (1986)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Larval surviving	O	SG-SF	1.41	0.62
4	Avtzis (1986)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Larval surviving	O	SG-SF	0.77	0.54
5	Avtzis (1986)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Larval surviving	O	SG-SF	7.25	3.79
6	Bertheau <i>et al.</i> (In press)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Picea sitchensis</i>	<i>Pityogenes chalcographus</i>	Survival rate	O	DG-SF	0.77	0.15
7	Bertheau <i>et al.</i> (In press)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Pityogenes chalcographus</i>	Survival rate	O	DG-SF	0.40	0.15
8	Bertheau <i>et al.</i> (In press)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Pityogenes chalcographus</i>	Survival rate	O	SG-SF	0.00	0.14
9	Bertheau <i>et al.</i> (In press)	<i>Picea abies</i>	<i>Picea sitchensis</i>	<i>Pityogenes chalcographus</i>	Survival rate	O	SG-SF	-0.16	0.14
10	Bertheau <i>et al.</i> (In press)	<i>Picea abies</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Pityogenes chalcographus</i>	Survival rate	O	DG-SF	-0.67	0.15
11	Bertheau <i>et al.</i> (In press)	<i>Picea abies</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Pityogenes chalcographus</i>	Survival rate	O	DG-SF	-0.84	0.16
12	Boucher <i>et al.</i> (2001)	<i>Picea glauca</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Pissodes strobi</i>	Survival rate	O	SG-SF	0.22	0.04
13	Boucher <i>et al.</i> (2001)	<i>Picea rubens</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Pissodes strobi</i>	Survival rate	O	SG-SF	0.95	0.07
14	Boucher <i>et al.</i> (2001)	<i>Pinus banksiana</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Pissodes strobi</i>	Survival rate	O	DG-SF	1.29	0.08
15	Boucher <i>et al.</i> (2001)	<i>Pinus strobus</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Pissodes strobi</i>	Survival rate	O	DG-SF	0.70	0.04
16	Bratt <i>et al.</i> (2001)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Hylobius abietis</i>	bark area consumed	P	SG-SF	-0.88	0.11
17	DeLoach <i>et al.</i> (2003)	<i>Tamarix chinensis</i>	<i>Tamarix canariensis</i>	<i>Diorhabda elong. deserticola</i>	Larval surviving	O	SG-SF	1.30	0.48
18	DeLoach <i>et al.</i> (2003)	<i>Tamarix chinensis</i>	<i>Tamarix parviflora</i>	<i>Diorhabda elong. deserticola</i>	Larval surviving	O	SG-SF	1.23	0.44
19	DeLoach <i>et al.</i> (2003)	<i>Tamarix chinensis</i>	<i>Tamarix aphylla</i>	<i>Diorhabda elong. deserticola</i>	Larval surviving	O	SG-SF	0.87	0.40
20	DeLoach <i>et al.</i> (2003)	<i>Tamarix chinensis</i>	<i>Xylosma flexuosa</i>	<i>Diorhabda elong. deserticola</i>	Larval surviving	O	DG-DF	-0.53	0.47
21	DeLoach <i>et al.</i> (2003)	<i>Tamarix ramosissima</i>	<i>Tamarix canariensis</i>	<i>Diorhabda elong. deserticola</i>	Larval surviving	O	SG-SF	-0.28	0.40
22	DeLoach <i>et al.</i> (2003)	<i>Tamarix ramosissima</i>	<i>Tamarix parviflora</i>	<i>Diorhabda elong. deserticola</i>	Larval surviving	O	SG-SF	-0.29	0.37
23	DeLoach <i>et al.</i> (2003)	<i>Tamarix ramosissima</i>	<i>Tamarix aphylla</i>	<i>Diorhabda elong. deserticola</i>	Larval surviving	O	SG-SF	-0.62	0.38
24	DeLoach <i>et al.</i> (2003)	<i>Tamarix ramosissima</i>	<i>Xylosma flexuosa</i>	<i>Diorhabda elong. deserticola</i>	Larval surviving	O	DG-DF	-2.28	0.74
25	DeLoach <i>et al.</i> (2003)	<i>Tamarix austromongolica</i>	<i>Tamarix canariensis</i>	<i>Diorhabda elong. deserticola</i>	Larval surviving	O	SG-SF	-0.55	0.41
26	DeLoach <i>et al.</i> (2003)	<i>Tamarix austromongolica</i>	<i>Tamarix parviflora</i>	<i>Diorhabda elong. deserticola</i>	Larval surviving	O	SG-SF	-0.55	0.38
27	DeLoach <i>et al.</i> (2003)	<i>Tamarix austromongolica</i>	<i>Tamarix aphylla</i>	<i>Diorhabda elong. deserticola</i>	Larval surviving	O	SG-SF	-0.88	0.40
28	DeLoach <i>et al.</i> (2003)	<i>Tamarix austromongolica</i>	<i>Xylosma flexuosa</i>	<i>Diorhabda elong. deserticola</i>	Larval surviving	O	DG-DF	-2.72	0.86
29	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus mugo</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	0.81	0.54
30	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	0.73	0.71
31	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus leucodermis</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	0.37	0.68
32	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus pumila</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	-0.20	0.67
33	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus densiflora</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	-0.42	0.68
34	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus resinosa</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	-0.58	0.69

Appendix 1 (Continued)

35	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus ponderosa</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	-0.66	0.70
36	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Pinus mugo</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	-0.28	0.50
37	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	-0.46	0.68
38	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Pinus leucodermis</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	-0.48	0.69
39	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Pinus pumila</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	-1.67	0.90
40	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Pinus densiflora</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	-1.19	0.78
41	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Pinus resinosa</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	-2.06	1.02
42	Devkota & Schmidt (1990)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Pinus ponderosa</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Weight of adult	O	SG-SF	-1.51	0.86
43	Eager <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus echinata</i>	<i>Tomicus piniperda</i>	Beetles per cm of egg gallery	M	SG-SF	-0.92	0.18
44	Eager <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus elliotii</i>	<i>Tomicus piniperda</i>	Beetles per cm of egg gallery	M	SG-SF	-1.05	0.19
45	Eager <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus palustris</i>	<i>Tomicus piniperda</i>	Beetles per cm of egg gallery	M	SG-SF	-0.53	0.17
46	Eager <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus taeda</i>	<i>Tomicus piniperda</i>	Beetles per cm of egg gallery	M	SG-SF	-0.29	0.17
47	Eager <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus echinata</i>	<i>Tomicus piniperda</i>	Beetles per cm of egg gallery	M	SG-SF	-1.77	0.23
48	Eager <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus elliotii</i>	<i>Tomicus piniperda</i>	Beetles per cm of egg gallery	M	SG-SF	-3.57	0.43
49	Eager <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus palustris</i>	<i>Tomicus piniperda</i>	Beetles per cm of egg gallery	M	SG-SF	-3.10	0.37
50	Eager <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus taeda</i>	<i>Tomicus piniperda</i>	Beetles per cm of egg gallery	M	SG-SF	-5.33	0.76
51	Eager <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus virginiana</i>	<i>Tomicus piniperda</i>	Beetles per cm of egg gallery	M	SG-SF	-7.33	1.29
52	Eager <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Tomicus piniperda</i>	Brood production	M	SG-SF	-5.39	0.77
53	Eager <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus ponderosa</i>	<i>Tomicus piniperda</i>	Brood production	M	SG-SF	-1.77	0.23
54	Faccoli (2007)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus nigra nigra</i>	<i>Tomicus destruens</i>	breeding performance	M	SG-SF	-0.25	0.34
55	Faccoli (2007)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus nigra nigra</i>	<i>Tomicus destruens</i>	breeding performance	M	SG-SF	-0.51	0.34
56	Faccoli (2007)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus nigra nigra</i>	<i>Tomicus destruens</i>	breeding performance	M	SG-SF	0.07	0.33
57	Glynn & Lindelöw (2002)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Thecodiplosis brachyntera</i>	Defoliation	M	SG-SF	-1.57	0.44
58	Horn (2006)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Tomicus destruens</i>	Number of larval galleries	M	SG-SF	0.33	0.18
59	Horn (2006)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus nigra</i>	<i>Tomicus destruens</i>	Number of larval galleries	M	SG-SF	-0.13	0.18
60	Horn (2006)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Tomicus destruens</i>	Number of larval galleries	M	SG-SF	-0.30	0.18
61	Horn (2006)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus nigra</i>	<i>Tomicus destruens</i>	Number of larval galleries	M	SG-SF	-0.92	0.20
62	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Betula populifolia</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	7.65	3.75
63	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Carpinus caroliniana</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-9.43	8.07
64	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Carya ovata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-1.04	0.76
65	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Juniperus virginiana</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-21.09	45.32
66	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Larix occidentalis</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	SG-SF	-5.48	3.17
67	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Picea glauca</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	1.90	0.84
68	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Pinus ponderosa</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	-2.56	1.21
69	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	-21.55	23.69
70	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Pinus taeda</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	-26.76	60.35
71	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Populus grandidentata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-15.27	24.16

Appendix 1 (Continued)

72	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Prunus serotina</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-3.15	1.16
73	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Quercus alba</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-11.70	14.52
74	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Quercus lobata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	1.68	0.90
75	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Quercus rubra</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	5.27	2.27
76	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Quercus velutina</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	3.38	1.05
77	Keena (2003)	<i>Larix kaempferi</i>	<i>Tsuga canadensis</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	-12.57	11.86
78	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Betula populifolia</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	6.27	3.13
79	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Carpinus caroliniana</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-4.65	2.99
80	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Carya ovata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-1.14	0.96
81	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Juniperus virginiana</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-5.46	4.73
82	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Larix occidentalis</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-3.42	2.00
83	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Picea glauca</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	1.32	0.90
84	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Pinus ponderosa</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-2.33	1.37
85	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-12.69	9.59
86	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Pinus taeda</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-8.52	8.09
87	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Populus grandidentata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-4.67	3.73
88	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Prunus serotina</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	-3.28	1.47
89	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Quercus alba</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-3.74	2.75
90	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Quercus lobata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	0.68	0.88
91	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Quercus rubra</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	4.38	2.07
92	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Quercus velutina</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	2.67	1.04
93	Keena (2003)	<i>Malus domestica</i>	<i>Tsuga canadensis</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-5.91	3.66
94	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Betula populifolia</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	3.13	1.04
95	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Carpinus caroliniana</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-8.70	6.97
96	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Carya ovata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-4.16	2.11
97	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Juniperus virginiana</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-8.95	8.85
98	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Larix occidentalis</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	-7.79	5.72
99	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Picea glauca</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	SG-SF	-0.64	0.61
100	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Pinus ponderosa</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	-6.21	3.88
101	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	-16.51	14.11
102	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Pinus taeda</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	-11.37	11.44
103	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Populus grandidentata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-8.31	7.73
104	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Prunus serotina</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-8.12	4.65
105	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Quercus alba</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-7.49	6.45
106	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Quercus lobata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-2.98	1.41
107	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Quercus rubra</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	3.06	1.12
108	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Quercus velutina</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-0.10	0.48

Appendix 1 (Continued)

109	Keena (2003)	<i>Picea abies</i>	<i>Tsuga canadensis</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	-10.22	8.04
110	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Betula populifolia</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	11.70	7.26
111	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Carpinus caroliniana</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	8.30	5.51
112	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Carya ovata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	2.12	0.90
113	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Juniperus virginiana</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-4.35	2.33
114	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Larix occidentalis</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	9.21	6.64
115	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Picea glauca</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	4.31	1.66
116	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Pinus ponderosa</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	SG-SF	2.27	0.95
117	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	SG-SF	0.00	0.39
118	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Pinus taeda</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	SG-SF	-5.11	2.45
119	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Populus grandidentata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	0.51	0.77
120	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Prunus serotina</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	3.24	1.03
121	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Quercus alba</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	5.93	3.68
122	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Quercus lobata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	6.97	4.05
123	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Quercus rubra</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	7.54	3.61
124	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Quercus velutina</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	6.40	2.25
125	Keena (2003)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Tsuga canadensis</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	12.42	10.14
126	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Betula populifolia</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	8.96	5.68
127	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Carpinus caroliniana</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	1.72	1.13
128	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Carya ovata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	0.78	0.89
129	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Juniperus virginiana</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-8.77	10.62
130	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Larix occidentalis</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	3.20	1.86
131	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Picea glauca</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	2.78	1.39
132	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus ponderosa</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	SG-SF	0.50	0.86
133	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	SG-SF	-6.44	2.95
134	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus taeda</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	SG-SF	-13.63	19.42
135	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Populus grandidentata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-3.67	2.68
136	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Prunus serotina</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	1.05	0.78
137	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Quercus alba</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-0.50	1.03
138	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Quercus lobata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	3.72	2.22
139	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Quercus rubra</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	5.64	2.97
140	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Quercus velutina</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	4.81	1.93
141	Keena (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Tsuga canadensis</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-SF	3.47	1.75
142	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Betula populifolia</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	11.21	7.48
143	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Carpinus caroliniana</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	11.08	10.89
144	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Carya ovata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	2.18	1.06
145	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Juniperus virginiana</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-0.66	0.88

Appendix 1 (Continued)

146	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Larix occidentalis</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	10.59	10.06
147	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Picea glauca</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	4.07	1.77
148	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Pinus ponderosa</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	2.55	1.21
149	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	3.42	1.06
150	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Pinus taeda</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	-0.83	0.72
151	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Populus grandidentata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	4.13	2.54
152	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Prunus serotina</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	3.77	1.42
153	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Quercus alba</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	10.29	11.43
154	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Quercus lobata</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	6.53	4.22
155	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Quercus rubra</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	7.04	3.63
156	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Quercus velutina</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	6.31	2.47
157	Keena (2003)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Tsuga canadensis</i>	<i>Lymantria monacha</i>	Weight gain	P	DG-DF	19.21	26.94
158	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Picea abies</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	-1.44	0.17
159	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Picea abies</i>	<i>Abies grandis</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	-1.17	0.16
160	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Picea abies</i>	<i>Cedrus atlantica</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	0.12	0.13
161	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Picea abies</i>	<i>Cupressus sempervirens</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-DF	-7.82	1.15
162	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Picea abies</i>	<i>Picea sitchensis</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	SG-SF	-0.11	0.13
163	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Picea abies</i>	<i>Pinus nigra</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	-2.66	0.25
164	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Picea abies</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	-0.22	0.13
165	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Picea abies</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	0.26	0.13
166	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Picea abies</i>	<i>Taxus baccata</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-DF	-7.82	1.15
167	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Picea abies</i>	<i>Tsuga canadensis</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	-0.99	0.15
168	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	-0.55	0.14
169	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Abies grandis</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	-0.30	0.13
170	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Cedrus atlantica</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	0.99	0.15
171	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Cupressus sempervirens</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-DF	-4.13	0.42
172	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Picea sitchensis</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	0.77	0.14
173	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus nigra</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	SG-SF	-1.56	0.17
174	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	SG-SF	0.66	0.14
175	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Taxus baccata</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-DF	-4.13	0.42
176	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Tsuga canadensis</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	-0.12	0.13
177	Kirichenko <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	1.13	0.15
178	Kirichenko <i>et al.</i> (2009)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Larix decidua</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	1.81	0.14
179	Kirichenko <i>et al.</i> (2009)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	1.31	0.12
180	Kirichenko <i>et al.</i> (2009)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	1.12	0.12
181	Kirichenko <i>et al.</i> (2009)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Abies nordmanniana</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	0.98	0.11
182	Kirichenko <i>et al.</i> (2009)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus nigra</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	SG-SF	-0.37	0.10

Appendix 1 (Continued)

183	Kirichenko <i>et al.</i> (2009)	<i>Picea abies</i>	<i>Larix decidua</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	0.50	0.10
184	Kirichenko <i>et al.</i> (2009)	<i>Picea abies</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	0.05	0.10
185	Kirichenko <i>et al.</i> (2009)	<i>Picea abies</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	-0.09	0.10
186	Kirichenko <i>et al.</i> (2009)	<i>Picea abies</i>	<i>Abies nordmanniana</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	-0.21	0.10
187	Kirichenko <i>et al.</i> (2009)	<i>Picea abies</i>	<i>Pinus nigra</i>	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Larval surviving	O	DG-SF	-1.94	0.15
188	Leahy <i>et al.</i> (2007)	<i>Picea abies</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Hylastes ater</i>	Area of feeding mm ²	O	DG-SF	2.01	0.33
189	Leahy <i>et al.</i> (2007)	<i>Picea abies</i>	<i>Betula pendula</i>	<i>Hylastes ater</i>	Area of feeding mm ²	O	DG-DF	-1.99	0.33
190	Leahy <i>et al.</i> (2007)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Hylastes ater</i>	Area of feeding mm ²	O	SG-SF	0.31	0.22
191	Leahy <i>et al.</i> (2007)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Betula pendula</i>	<i>Hylastes ater</i>	Area of feeding mm ²	O	DG-DF	-4.11	0.69
192	Leahy <i>et al.</i> (2007)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Hylastes ater</i>	Area of eaten mm ²	O	SG-SF	-0.81	0.22
193	Leather <i>et al.</i> (1998)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Panolis flammea</i>	Weight of adult (mg)	M	SG-SF	-0.93	0.20
194	Leather <i>et al.</i> (1998)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Panolis flammea</i>	Weight of adult (mg)	M	SG-SF	-0.58	0.17
195	Lee <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus banksiana</i>	<i>Orthotomicus erosus</i>	number of progeny	M	SG-SF	3.83	1.41
196	Lee <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Orthotomicus erosus</i>	number of progeny	M	SG-SF	1.83	0.71
197	Lee <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Picea mariana</i>	<i>Orthotomicus erosus</i>	number of progeny	M	DG-SF	0.94	0.56
198	Lee <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus resinosa</i>	<i>Orthotomicus erosus</i>	number of progeny	M	SG-SF	0.88	0.55
199	Lee <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus sabiniana</i>	<i>Orthotomicus erosus</i>	number of progeny	M	SG-SF	0.86	0.49
200	Lee <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Picea glauca</i>	<i>Orthotomicus erosus</i>	number of progeny	M	DG-SF	0.72	0.53
201	Lee <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Orthotomicus erosus</i>	number of progeny	M	SG-SF	0.39	0.46
202	Lee <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Larix laricina</i>	<i>Orthotomicus erosus</i>	number of progeny	M	DG-SF	-3.07	1.09
203	Lee <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus monophylla</i>	<i>Orthotomicus erosus</i>	number of progeny	M	SG-SF	0.74	0.48
204	Lee <i>et al.</i> (2008)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Sequoia sempervirens</i>	<i>Orthotomicus erosus</i>	number of progeny	M	DG-DF	-3.42	1.10
205	McClure (1990)	<i>Pinus thunbergiana</i>	<i>Pinus resinosa</i>	<i>Pineus boernerii</i>	Fecundity	M	SG-SF	4.63	0.74
206	McEwan <i>et al.</i> (2009)	<i>Asimina triloba</i>	<i>Euonymus alatus</i>	<i>Lymantria dispar</i>	Relative consumptive rate	P	DG-DF	0.13	0.11
207	McEwan <i>et al.</i> (2009)	<i>Asimina triloba</i>	<i>Lonicera maackii</i>	<i>Lymantria dispar</i>	Relative consumptive rate	P	DG-DF	-3.98	0.33
208	McEwan <i>et al.</i> (2009)	<i>Lindera benzoin</i>	<i>Euonymus alatus</i>	<i>Lymantria dispar</i>	Relative consumptive rate	P	DG-DF	1.21	0.13
209	McEwan <i>et al.</i> (2009)	<i>Lindera benzoin</i>	<i>Lonicera maackii</i>	<i>Lymantria dispar</i>	Relative consumptive rate	P	DG-DF	-0.33	0.11
210	Naves <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Cupressus lusitanica</i>	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	number of eggs laid per bold	M	DG-DF	-3.19	0.91
211	Naves <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	number of eggs laid per bold	M	SG-SF	-1.14	0.46
212	Naves <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	number of eggs laid per bold	M	DG-SF	-3.05	0.87
213	Naves <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Cupressus lusitanica</i>	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	number of eggs laid per bold	M	DG-DF	-7.42	3.15
214	Naves <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	number of eggs laid per bold	M	SG-SF	-0.86	0.44
215	Naves <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	number of eggs laid per bold	M	DG-SF	-6.39	2.44
216	Naves <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Cupressus lusitanica</i>	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	number of eggs laid per bold	M	DG-DF	-0.85	0.44
217	Naves <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	number of eggs laid per bold	M	DG-SF	-0.20	0.40
218	Naves <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	number of eggs laid per bold	M	SG-SF	0.91	0.44
219	Naves <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Cupressus lusitanica</i>	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	number of eggs laid per bold	M	DG-DF	-5.92	2.16

Appendix 1 (Continued)

220	Naves <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	number of eggs laid per bold	M	SG-SF	-2.47	0.71
221	Naves <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	number of eggs laid per bold	M	DG-SF	-5.71	2.03
222	Olckers & Borea (2009)	<i>Solanum mauritianum</i>	<i>Solanum aviculare</i>	<i>Gargaphia decoris</i>	Number of eggs per female	M	SG-SF	-2.20	1.07
223	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia farnesiana</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	0.17	1.00
224	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia decurrens</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	0.11	1.00
225	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Delonix regia</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	DG-DF	0.10	1.00
226	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia deanei</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	0.08	1.00
227	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia bidwillii</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	0.07	1.00
228	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia mearnsii</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	0.02	0.42
229	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia decurrens</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	0.01	0.42
230	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia conferta</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.02	1.00
231	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia deanei</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.02	0.42
232	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia irrorata</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.02	0.42
233	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia glaucocarpa</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.03	0.42
234	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Delonix regia</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	DG-DF	-0.04	0.33
235	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia pallidifolia</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.04	0.42
236	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia sutherlandii</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.06	0.28
237	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia conferta</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.10	0.42
238	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia aneura</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.14	0.42
239	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia macradenia</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.15	0.42
240	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia bidwillii</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.15	0.28
241	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia spectabilis</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.15	0.42
242	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia farnesiana</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.16	0.25
243	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia flavescens</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.19	0.42
244	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia simsii</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.24	0.42
245	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Entada phaseoloides</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	DG-SF	-0.28	0.59
246	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia angustissima</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.28	0.59
247	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Cassia brewsteri</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	DG-DF	-0.28	0.42
248	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Bauhinia hookeri</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	DG-DF	-0.30	0.42
249	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Erythrina vespertilio</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	DG-DF	-0.30	0.42
250	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia plectocarpa</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.30	0.42
251	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia flavescens</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.40	1.02
252	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia simsii</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.43	0.85
253	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia plectocarpa</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.57	1.04
254	Palmer & McLennan (2006)	<i>Acacia nilotica</i>	<i>Acacia angustissima</i>	<i>Isturgia deerraria</i>	Larval surviving	P	SG-SF	-0.57	1.04
255	Pimentel <i>et al.</i> (2000)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Number of eggs per female	O	SG-SF	0.04	0.06
256	Pimentel <i>et al.</i> (2000)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Number of eggs per female	O	SG-SF	-0.49	0.07

Appendix I (Continued)

257	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix caprea</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Larval feeding	P	SG-SF	0.90	0.04
258	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix caprea</i>	<i>Salix viminalis</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Larval feeding	P	SG-SF	0.67	0.04
259	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix nigricans</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Larval feeding	P	SG-SF	1.08	0.04
260	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix nigricans</i>	<i>Salix viminalis</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Larval feeding	P	SG-SF	0.93	0.04
261	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Larval feeding	P	SG-SF	0.99	0.04
262	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix viminalis</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Larval feeding	P	SG-SF	0.80	0.04
263	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix phylicifolia</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Larval feeding	P	SG-SF	0.96	0.04
264	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix phylicifolia</i>	<i>Salix viminalis</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Larval feeding	P	SG-SF	0.75	0.04
265	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix fragilis</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus salicis</i>	Larval feeding	M	SG-SF	-2.19	0.05
266	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix fragilis</i>	<i>Salix caprea</i>	<i>Nematus salicis</i>	Larval feeding	M	SG-SF	-2.43	0.06
267	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix fragilis</i>	<i>Salix nigricans</i>	<i>Nematus salicis</i>	Larval feeding	M	SG-SF	-1.97	0.05
268	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix fragilis</i>	<i>Salix phylicifolia</i>	<i>Nematus salicis</i>	Larval feeding	M	SG-SF	-2.13	0.05
269	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus salicis</i>	Larval feeding	M	SG-SF	0.00	0.03
270	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix caprea</i>	<i>Nematus salicis</i>	Larval feeding	M	SG-SF	0.00	0.03
271	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix nigricans</i>	<i>Nematus salicis</i>	Larval feeding	M	SG-SF	0.35	0.03
272	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix phylicifolia</i>	<i>Nematus salicis</i>	Larval feeding	M	SG-SF	0.09	0.03
273	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix caprea</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Oviposition	P	SG-SF	2.25	0.16
274	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix caprea</i>	<i>Salix viminalis</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Oviposition	P	SG-SF	-0.76	0.11
275	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix nigricans</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Oviposition	P	SG-SF	2.36	0.17
276	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix nigricans</i>	<i>Salix viminalis</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Oviposition	P	SG-SF	-0.31	0.10
277	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Oviposition	P	SG-SF	1.69	0.14
278	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix viminalis</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Oviposition	P	SG-SF	-0.53	0.10
279	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix phylicifolia</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Oviposition	P	SG-SF	2.49	0.18
280	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix phylicifolia</i>	<i>Salix viminalis</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Oviposition	P	SG-SF	-0.49	0.10
281	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix fragilis</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus salicis</i>	Oviposition	M	SG-SF	-0.88	0.06
282	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix fragilis</i>	<i>Salix caprea</i>	<i>Nematus salicis</i>	Oviposition	M	SG-SF	-0.88	0.06
283	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix fragilis</i>	<i>Salix nigricans</i>	<i>Nematus salicis</i>	Oviposition	M	SG-SF	-0.79	0.06
284	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix fragilis</i>	<i>Salix phylicifolia</i>	<i>Nematus salicis</i>	Oviposition	M	SG-SF	-0.88	0.06
285	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus salicis</i>	Oviposition	M	SG-SF	-2.01	0.09
286	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix caprea</i>	<i>Nematus salicis</i>	Oviposition	M	SG-SF	-2.01	0.09
287	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix nigricans</i>	<i>Nematus salicis</i>	Oviposition	M	SG-SF	0.11	0.06
288	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix phylicifolia</i>	<i>Nematus salicis</i>	Oviposition	M	SG-SF	-2.01	0.09
289	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix caprea</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Weight of prepupal	P	SG-SF	-0.33	0.07
290	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix caprea</i>	<i>Salix viminalis</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Weight of prepupal	P	SG-SF	0.08	0.07
291	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix nigricans</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Weight of prepupal	P	SG-SF	0.68	0.07
292	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix nigricans</i>	<i>Salix viminalis</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Weight of prepupal	P	SG-SF	0.29	0.07
293	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Weight of prepupal	P	SG-SF	0.04	0.07

Appendix 1 (Continued)

294	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix viminalis</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Weight of prepupal	P	SG-SF	-0.38	0.07
295	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix phylicifolia</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Weight of prepupal	P	SG-SF	-0.11	0.07
296	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix phylicifolia</i>	<i>Salix viminalis</i>	<i>Nematus pavidus</i>	Weight of prepupal	P	SG-SF	-0.74	0.07
297	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix fragilis</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus salicis</i>	Weight of prepupal	M	SG-SF	-0.86	0.05
298	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix fragilis</i>	<i>Salix caprea</i>	<i>Nematus salicis</i>	Weight of prepupal	M	SG-SF	-0.81	0.05
299	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix fragilis</i>	<i>Salix nigricans</i>	<i>Nematus salicis</i>	Weight of prepupal	M	SG-SF	-1.61	0.07
300	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix fragilis</i>	<i>Salix phylicifolia</i>	<i>Nematus salicis</i>	Weight of prepupal	M	SG-SF	-0.73	0.05
301	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix aquatica</i>	<i>Nematus salicis</i>	Weight of prepupal	M	SG-SF	-0.19	0.05
302	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix caprea</i>	<i>Nematus salicis</i>	Weight of prepupal	M	SG-SF	-0.17	0.05
303	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix nigricans</i>	<i>Nematus salicis</i>	Weight of prepupal	M	SG-SF	-1.28	0.06
304	Roininen & Tahvanainen (1989)	<i>Salix pentandra</i>	<i>Salix phylicifolia</i>	<i>Nematus salicis</i>	Weight of prepupal	M	SG-SF	0.00	0.05
305	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	0.19	0.40
306	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-0.35	0.41
307	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-0.74	0.43
308	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-2.67	0.76
309	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-2.69	0.76
310	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-6.33	2.40
311	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-1.82	0.57
312	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-1.82	0.57
313	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-3.69	1.08
314	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-4.83	1.57
315	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-4.99	1.64
316	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-9.21	4.64
317	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-0.41	0.41
318	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-1.55	0.52
319	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-2.09	0.62
320	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-2.93	0.83
321	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-5.47	1.89
322	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-6.58	2.57
323	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-2.35	0.68
324	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-3.08	0.88
325	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-3.33	0.95
326	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-6.02	2.21
327	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-7.05	2.89
328	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-8.08	3.67
329	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-0.22	0.40
330	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-0.45	0.41

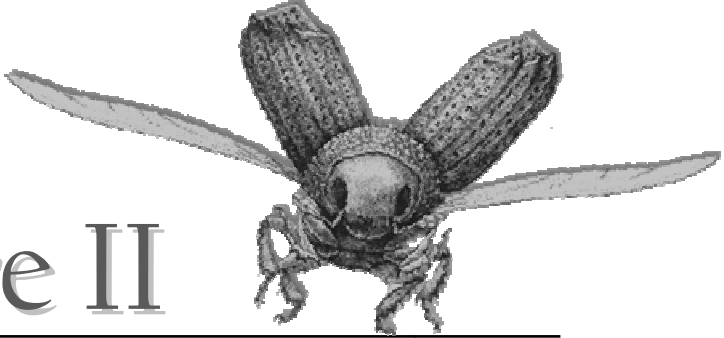
Appendix 1 (Continued)

331	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-1.01	0.45
332	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-1.65	0.54
333	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-3.24	0.93
334	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus elliottii</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-5.62	1.98
335	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-1.29	0.48
336	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-1.91	0.58
337	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-2.69	0.76
338	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-5.07	1.69
339	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-6.21	2.33
340	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus patula</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Feeding punctures	M	SG-SF	-9.53	4.94
341	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Number of emerged adults	M	SG-SF	0.42	0.27
342	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus taeda</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Number of emerged adults	M	SG-SF	-0.61	0.10
343	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Number of emerged adults	M	SG-SF	0.08	0.23
344	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus taeda</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Number of emerged adults	M	SG-SF	-0.43	0.06
345	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Number of emerged adults	M	SG-SF	0.33	0.30
346	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus pinea</i>	<i>Pinus taeda</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Number of emerged adults	M	SG-SF	-0.84	0.14
347	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus taeda</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Number of emerged adults	M	SG-SF	-0.14	0.06
348	Roques <i>et al.</i> (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus radiata</i>	<i>Pissodes validirostris</i>	Number of emerged adults	M	SG-SF	0.81	0.24
349	Stastny <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus nigra</i>	<i>Pinus mugo</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Larval surviving	O	SG-SF	-0.03	0.15
350	Stastny <i>et al.</i> (2006)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus mugo</i>	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	Larval surviving	O	SG-SF	0.10	0.15
351	Vanbergen <i>et al.</i> (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Panolis flammea</i>	Larval growth rate	M	SG-SF	-0.34	0.17
352	Vanbergen <i>et al.</i> (2003)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Panolis flammea</i>	Larval growth rate	M	SG-SF	-0.79	0.18
353	Wainhouse <i>et al.</i> (1994)	<i>Picea abies</i>	<i>Abies grandis</i>	<i>Dentroctonus micans</i>	Weight gain	O	DG-SF	-14.41	13.49
354	Wainhouse <i>et al.</i> (1994)	<i>Picea abies</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Dentroctonus micans</i>	Weight gain	O	DG-SF	-16.65	17.83
355	Wainhouse <i>et al.</i> (1994)	<i>Picea omorika</i>	<i>Abies grandis</i>	<i>Dentroctonus micans</i>	Weight gain	O	DG-SF	-16.11	16.72
356	Wainhouse <i>et al.</i> (1994)	<i>Picea omorika</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Dentroctonus micans</i>	Weight gain	O	DG-SF	-18.54	21.98
357	Watt (1992)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Panolis flammea</i>	Larval surviving	M	SG-SF	0.57	0.34
358	Watt (1992)	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Panolis flammea</i>	Larval surviving	M	SG-SF	-0.31	0.34
359	Werner <i>et al.</i> (2006)	<i>Tilia cordata</i>	<i>Tilia americana</i>	<i>Thrips calcaratus</i>	Number of larvae per seedling	M	SG-SF	0.03	0.04
360	Withers & Jones (2003)	<i>Eucalyptus nitens</i>	<i>Metrosideros excelsa</i>	<i>Uraba lugens</i>	Pupae Weight	O	DG-SF	-1.73	0.52
361	Withers & Jones (2003)	<i>Eucalyptus nitens</i>	<i>Metrosideros robusta</i>	<i>Uraba lugens</i>	Pupae Weight	O	DG-SF	-1.73	0.27
362	Withers & Jones (2003)	<i>Eucalyptus nitens</i>	<i>Metrosideros umbellata</i>	<i>Uraba lugens</i>	Pupae Weight	O	DG-SF	-1.84	0.29
363	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	1.96	0.37
364	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Abies balsamea</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-1.28	0.32
365	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Abies concolor</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-1.13	0.37
366	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Abies fraseri</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-0.66	0.31
367	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-1.44	0.28

Appendix 1 (Continued)

368	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Carpinus caroliniana</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	0.43	0.63
369	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Fagus grandifolia</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	1.47	0.73
370	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Fraxinus americana</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	0.55	0.28
371	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-0.27	0.27
372	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Juglans cinerea</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	SG-SF	-0.61	0.25
373	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Juglans nigra</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	SG-SF	-0.86	0.26
374	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Larix laricina</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-0.64	0.31
375	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-0.70	0.28
376	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-0.03	0.46
377	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Quercus alba</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	1.59	0.29
378	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Quercus palustris</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	0.70	0.24
379	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Quercus prinus</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	1.25	0.27
380	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Quercus rubra</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	1.01	0.25
381	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>Quercus velutina</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	0.83	0.26
382	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Abies balsamea</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-8.48	2.36
383	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Abies concolor</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-7.70	2.28
384	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Abies fraseri</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-4.22	0.82
385	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-9.38	2.40
386	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Carpinus caroliniana</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-1.89	0.75
387	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Fagus grandifolia</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-SF	-0.29	0.60
388	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-SF	-0.44	0.23
389	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Fraxinus americana</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-2.16	0.38
390	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-2.95	0.50
391	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Juglans cinerea</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-4.10	0.65
392	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Juglans nigra</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-4.64	0.78
393	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Larix laricina</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-3.56	0.66
394	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-4.52	0.84
395	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	DG-DF	-3.22	0.83
396	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Quercus alba</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	SG-SF	-0.62	0.21
397	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Quercus palustris</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	SG-SF	-1.06	0.23
398	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Quercus prinus</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	SG-SF	-0.51	0.21
399	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Quercus rubra</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	SG-SF	-2.21	0.32
400	Zlotina <i>et al.</i> (1998)	<i>Quercus variabilis</i>	<i>Quercus velutina</i>	<i>Lymantria mathura</i>	Proportion larvae surviving	P	SG-SF	-1.18	0.25

Chapitre II



2^{ème} échelle d'étude

Diversité des insectes indigènes sur conifères autochtones et exotiques en France

Dans ce chapitre, nous nous sommes placés à une deuxième échelle d'étude afin de tester l'effet de la proximité taxonomique et/ou la similarité des ressources entre les essences hôtes, ainsi que l'étendue du spectre naturel d'hôtes des insectes phytophages, sur leurs capacités d'adaptation à de nouveaux hôtes. Ainsi, nous nous sommes focalisés sur la colonisation de diverses essences de **conifères exotiques en France** par des **insectes forestiers indigènes**. Parmi les insectes indigènes phytophages, nous avons souhaité nous intéresser à deux guildes d'insectes, représentant des situations extrêmes quant à l'intimité du contact avec leur hôte (ectophytes vs. endophytes). Ceci, nous offrait l'opportunité de tester l'effet d'un facteur supplémentaire : l'intimité de contact entre l'insecte et son hôte. Les objectifs de l'étude expérimentale étaient donc tout d'abord de comparer la *richesse spécifique* en insectes ectophytes et endophytes, entre conifères exotiques et autochtones plus ou moins apparentés taxonomiquement et présents dans le même milieu. Dans un deuxième temps, nous avons cherché à établir les effets de la proximité taxonomique et des ressources entre essences, de l'étendue du spectre d'hôte des insectes et de l'intimité du contact insecte – arbre hôte, sur la capacité des insectes indigènes à étendre leur spectre d'hôte naturel. Ces travaux ont donné lieu à un article accepté pour publication dans *Forest Ecology and Management*.

Je présenterai d'abord les forêts de conifères en France et je décrirai les sites d'échantillonnage sélectionnés pour l'étude de terrain. Les résultats d'une étude préliminaire sur l'entomofaune des conifères exotiques en France seront ensuite présentés, cette étude ayant servi à la sélection des deux groupes d'insectes endophytes et ectophytes. La biologie et l'écologie du modèle d'étude finalement sélectionné seront synthétisées. L'article sera présenté ensuite.

II.1 Les forêts de conifères en France et sites d'études

Les conifères occupent en France 37% de la surface forestière (Riou-Nivert, 1996), mais malgré cette faible proportion, les essences y sont très variées. Si quatre essences autochtones dominant largement (pin maritime, pin Sylvestre, épicéa commun et sapin pectiné ; Tableau II.1), une vingtaine d'autres les accompagnent et ont souvent une grande importance régionale. Parmi elles, on trouve de nombreuses essences exotiques, principalement nord-américaines, dont certaines occupent une place remarquable, comme *P. menziesii* que sa superficie place au 5^{ème} rang dans le classement des essences de production française (Riou-Nivert, 1996 ; Tableau II.1). Ces essences exotiques destinées au reboisement et à la production de bois se localisent principalement en Bretagne, dans le Massif Central, en Bourgogne et dans les Vosges. Bien d'autres essences exotiques sont présentes mais elles occupent des surfaces limitées, situées le plus souvent sur la façade ouest comme le mélèze du Japon, le tsuga, le séquoia, le cyprès et le pin de Monterey. Certaines sont toutefois plus méditerranéennes (sapin de Nordmann) ou continentales (pin Weymouth, sapin de Vancouver) (Riou-Nivert, 1996).

Ainsi, la grande diversité en essences de conifères autochtones et exotiques en France ainsi que leur importance économique font de la famille des Pinaceae un modèle intéressant pour notre étude.

Tableau II.1 : Présentation des principales essences de conifères autochtones et exotiques de production en France (IFN, <http://www.ifn.fr/>) ; (-) surface limitée sans donnée chiffrée.

ESSENCES AUTOCHTONES			ESSENCES EXOTIQUES		
Nom vernaculaire	Nom latin	Surface (10 ³ ha)	Nom vernaculaire	Nom latin	Surface (10 ³ ha)
Pin maritime	<i>Pinus pinaster</i> Ait.	1 400	Sapin de Douglas	<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	300
Pin sylvestre	<i>Pinus sylvestris</i> L.	1 200	Épicéa de Sitka	<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carr.	45
Épicéa commun	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	700	Pin Weymouth	<i>Pinus strobus</i> L.	30
Sapin pectiné	<i>Abies alba</i> Mill.	600	Sapin de Vancouver	<i>Abies grandis</i> (D.Don) Lindl.	6,7
Pin d'Alep	<i>Pinus halepensis</i> Mill.	200	Sapin de Nordmann	<i>Abies nordmanniana</i> (Stev.) Spach.	-
Pin noir d'Autriche	<i>Pinus nigra nigra</i> Arn.	200	Mélèze du Japon	<i>Larix kaempferi</i> (Lamb.) Carr.	-
Pin laricio	<i>Pinus nigra laricio</i> (Poir.) Maire	100	Cèdre de l'Atlas	<i>Cedrus atlantica</i> (Endl.) Carr.	-
Mélèze d'Europe	<i>Larix decidua</i> Mill.	100	Cèdre du Liban	<i>Cedrus libani</i> A. Rich.	-

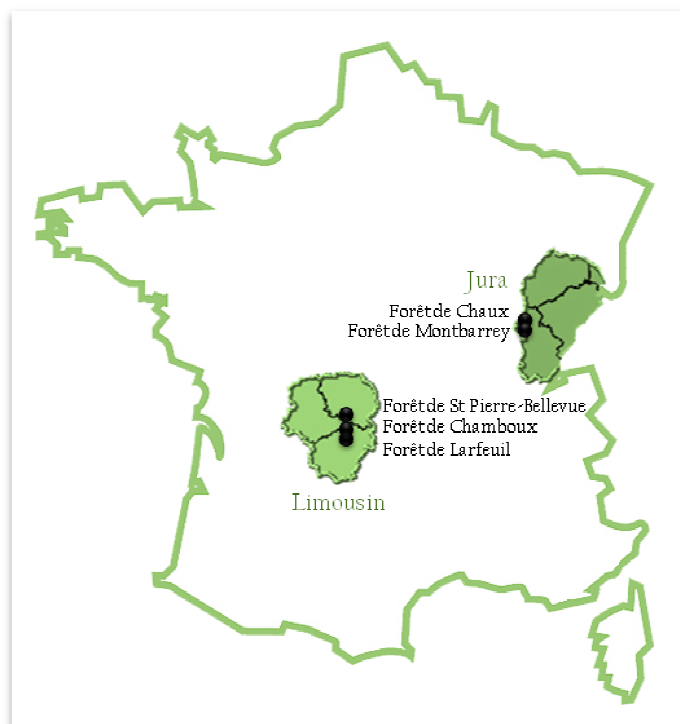
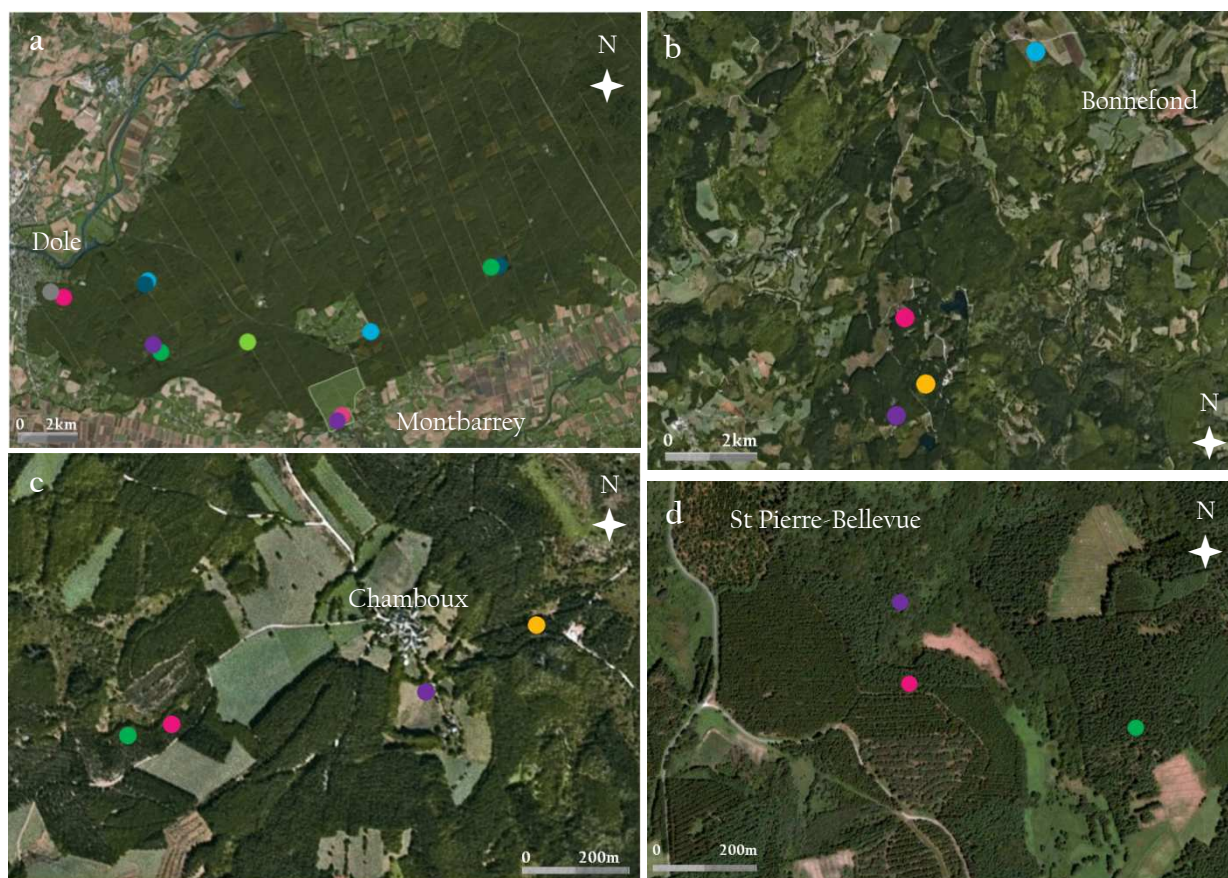


Figure II.1 : Localisations des différentes forêts du Limousin et du Jura étudiées.



Légende : ● *Picea abies* ; ● *Picea sitchensis* ; ● *Pinus sylvestris* ; ● *Pinus strobus* ; ● *Abies alba* ; ● *Abies grandis* ;
● *Pseudotsuga menziesii* ; ● *Thuja plicata*

Figure II.2 : Cartes d'échantillonnage des différentes forêts étudiées (Google Earth, source : Data SIO, NOAA, U.S. Navy, NGA, GEBCO, © 2009 Europa Technologies, © 2009 Tele Atlas, © 2009 DMAPas). a : Forêts de Chaux et de Montbarrey (zone verte claire) (Jura), b : Forêt de Larfeuil (Corrèze, Limousin), c : Forêt de Chamboux (Corrèze, Limousin), d : Forêt de St Pierre-Bellevue (Creuse, Limousin). Chaque point correspond à une parcelle.

Pour réaliser notre étude, nous avons sélectionné des sites d'échantillonnage situés dans la région du Limousin et plus particulièrement les départements de la Creuse et de la Corrèze, ainsi que le département du Jura, à cause de leur richesse en essences introduites. Ces deux localités ont été sélectionnées parce qu'elles possédaient une gamme suffisamment large d'essences autochtones et exotiques, présentant des relations taxonomiques variées (intra-genre ; intra-famille et inter-famille), situées dans des parcelles aisément accessibles (*i.e.* les trois quarts des forêts françaises sont privées).

II.1.1 Les forêts du Limousin

Les forêts du Limousin sont très récentes. A la fin du XIX^{ème} siècle, elles occupaient une surface de 150 000 ha. Ce n'est qu'à la suite des deux guerres mondiales, par plantations et boisements de terrains abandonnés, qu'elles se sont développées pour atteindre actuellement 580 000 ha. Le mouvement s'est amplifié dans les années 1950 pour satisfaire les besoins en bois de construction et en pâte à papier. Plus de 150 000 ha ont ainsi été plantés, essentiellement avec de l'épicéa. A la fin des années 70, la forêt a pratiquement atteint sa surface actuelle et est devenue une composante majeure de la région. La forêt limousine est très diversifiée et les principales essences de résineux exploitées sont l'épicéa commun, le pin sylvestre, le pin laricio et le sapin pectiné pour les essences autochtones, ainsi que le sapin de Douglas (première essence de reboisement de la région avec l'épicéa commun), l'épicéa de Sitka, le sapin de Vancouver et le mélèze du Japon pour les essences exotiques. L'introduction de ces dernières dans les forêts du Limousin a débuté dans les années 50, et fait aujourd'hui de cette région un endroit particulièrement riche en Pinaceae exotiques (CRPF Limousin et ONF Limoges, comm. pers.).

Trois sites d'études ont été retenus dans cette région : les forêts domaniales de Larfeuil et Chamboux en Corrèze ainsi que la forêt privée du groupement syndical forestier (GSF) de St Pierre-Bellevue (Figure II-1). Ces trois forêts renferment des peuplements mono-spécifiques d'essences autochtones : *Picea abies* et *Pinus sylvestris*, et d'essences exotiques : *Picea sitchensis*, *Abies grandis* et *Pseudotsuga menziesii* (Figure II-2). L'importance relative de ces essences dans les trois forêts est indiquée dans le Tableau II-2. Onze parcelles ont été sélectionnées parmi ces peuplements.

II.1.2 Les forêts du Jura

Contrairement aux forêts du Limousin, les forêts du Jura sont très anciennes. Depuis le moyen-âge jusqu'au début du XX^{ème} siècle, elles étaient fortement exploitées pour répondre aux

besoins de bois de chauffage, de bois de construction mais également pour alimenter les industries de cette région usinière (ONF Dôle, comm. pers.). Aujourd'hui, le département du Jura est le plus boisé de France possédant une surface forestière de 223 000 ha. Ces forêts sont dominées par les feuillus et les conifères représentent seulement 30% de la surface (ONF Jura, comm. pers.) mais les proportions changent suivant l'altitude. Les essences de feuillus, principalement le hêtre et le chêne, se rencontrent jusqu'à 800 m d'altitude. Entre 800 et 1 000 m, ce sont les sapins pectinés qui dominent et au-delà l'épicéa commun (IFN, 1995). D'autres essences autochtones et exotiques de conifères sont présentes dans le Jura telles que le pin Sylvestre, le sapin de Douglas, le sapin de Vancouver ou encore le pin Weymouth. Dans ce département, comme dans de nombreuses régions de l'Est de la France, les plantations de conifères exotiques datent principalement après la première guerre (ONF Dôle, comm. pers.).

Nos études ont concerné deux forêts dans cette région : la forêt domaniale de Chaux et la forêt communale de Montbarrey (Figure II-1). Elles sont toutes les deux implantées dans une zone de plaine entre 200 et 300 m d'altitude. Elles sont dominées par des feuillus (94%) et l'essence majoritaire de conifère est le pin sylvestre. Cependant, ces forêts possèdent une grande diversité de conifères exotiques. Dans ces deux forêts, nous avons sélectionné 12 parcelles dominées soit par des essences autochtones : *P. abies*, *P. sylvestris* et *A. alba*, soit par des essences exotiques : *Pinus strobus*, *A. grandis*, *P. menziesii* et *Thuja plicata* (Figure II-2). L'importance relative de ces espèces en forêt de Chaux est indiquée Tableau II-2.

Tableau II-2 : Surface boisée (%) des principales essences de conifère dans chacune des forêts étudiées, excepté Monbarrey faute d'information (ONF Jura et Limoges, comm. pers.).

	ESSENCES	SURFACE BOISEE (%)
Forêt de Chaux	<i>Pinus sylvestris</i>	50
	<i>Picea</i> sp.	12
	<i>Abies</i> sp.	22
	<i>Pinus strobus</i>	7
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	5
	Autres résineux	4
Forêt de Larfeuil	<i>Picea abies</i>	28
	<i>Pinus sylvestris</i>	6
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	29
	Autres résineux	37
Forêt de Chamboux	<i>Picea abies</i>	33
	<i>Picea sitchensis</i>	14
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	37
	Autres résineux	16
Forêt de St Pierre-Bellevue	<i>Picea abies</i>	36
	<i>Pinus sylvestris</i>	30
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	22
	Autres résineux	12

II.2 Aperçu de l'entomofaune présente sur conifères exotiques

Un état des lieux de l'entomofaune présente sur les conifères autochtones et exotiques de la famille des Pinaceae a été réalisé par piégeage dans le Limousin au cours de l'année 2005. Ce relevé préliminaire avait pour but de nous guider dans la sélection de deux familles d'insectes appartenant à deux guildes différentes (endophyte / ectophyte) pour la future étude, de nous familiariser avec la systématique des insectes phytophages locaux, et de valider la technique de piégeage. Cette campagne a été réalisée uniquement en région Limousin car nous ne disposions pas à cette époque des autorisations nécessaires pour échantillonner dans le Jura.

II.2.1 Matériels et Méthodes

L'échantillonnage a été réalisé dans les forêts de Chamboux, Larfeuil et St Pierre-Bellevue. Notre dispositif de piégeage était basé sur l'utilisation de pièges passifs à interception appelés "pièges bouteilles". Ce type de piège a été privilégié afin de récolter uniquement la faune associée aux essences étudiées. Ce piège correspond à une bouteille en plastique transparente, tronquée à sa base, ouverte d'un côté et dont le goulot est relié à un tube collecteur (Figure II-3). Une fois placé sur l'arbre souhaité, les insectes frappent la surface transparente lors de leur déplacement et tombent dans le tube collecteur. Cette méthode de piégeage peut ainsi renseigner sur la richesse spécifique et sur l'abondance relative des espèces d'insectes présentes sur chacune des essences étudiées.



Figure II-3 : Piège bouteille placé dans le houppier de *Pinus sylvestris*.

Au total, 40 pièges ont été répartis dans 10 parcelles sur seulement quatre essences de Pinaceae: *P. abies*, *P. sitchensis*, *P. sylvestris* et *P. menziesii* (Figure II-2). Dans chaque parcelle, 4 arbres ont été étudiés (diamètre de 15 à 25 cm selon les essences). Un piège a été placé, début mai, sur chacun des arbres afin de récolter la faune associés au tronc et au feuillage. Pour l'entomofaune associée au tronc, les pièges ont été fixés directement sur les troncs de deux arbres par parcelle.

Ces arbres avaient été préalablement annelés, c'est-à-dire affaiblis par découpage d'une bande d'écorce de 3 cm de profondeur sur 5 cm de haut au niveau de la base du tronc. Pour l'entomofaune associée au feuillage, les pièges ont été placés dans le houppier de deux autres arbres par parcelle, non annelés. Les récoltes ont été effectuées une fois par mois de juin à août. Au laboratoire, tous les insectes récoltés ont été identifiés jusqu'à l'Ordre pour les Lépidoptères, Diptères, Hémiptères, Homoptères, Hyménoptères et Trichoptères. Les Coléoptères ont été identifiés jusqu'à la famille grâce à la faune de France des Coléoptères (Perrier, 1927, 1932) et l'identification a été validée par D. Rougon (université d'Orléans).

II.2.2 Résultats et Interprétations

Au total, 1309 insectes ont été capturés dans les trois forêts et sur l'ensemble des essences étudiées. Sept ordres d'insectes étaient représentés (Figure II-4), les Coléoptères étant les plus nombreux (72%) suivi des Diptères (19,5%). Peu de Lépidoptères ont été piégés (0,23%).

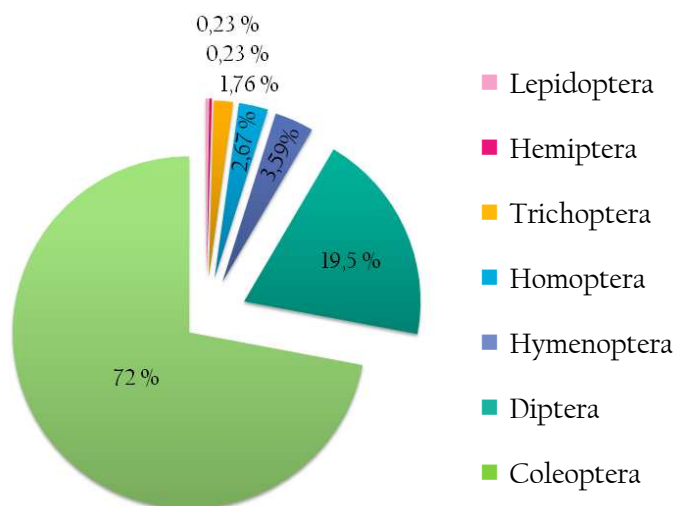


Figure II-4 : Proportion de la faune d'insectes piégée par ordre d'insectes sur l'ensemble des essences de Pinaceae échantillonnées dans le Limousin entre mai et août 2005.

Chacun des ordres a été piégé sur toutes les essences autochtones et exotiques, à l'exception des Lépidoptères et Hémiptères présents uniquement sur les essences autochtones (Figure II-5). Plus particulièrement, chez les Coléoptères, les captures ont été abondantes (Figure II-5). 33% et 27% des Coléoptères ont été capturés, respectivement, sur *P. abies* et sur son congénère exotique *P. sitchensis*, et 25% sur *P. sylvestris*. *Pseudotsuga menziesii*, essence ne possédant pas de congénère en France, apparaît comme l'essence la moins colonisée avec 15% de captures.

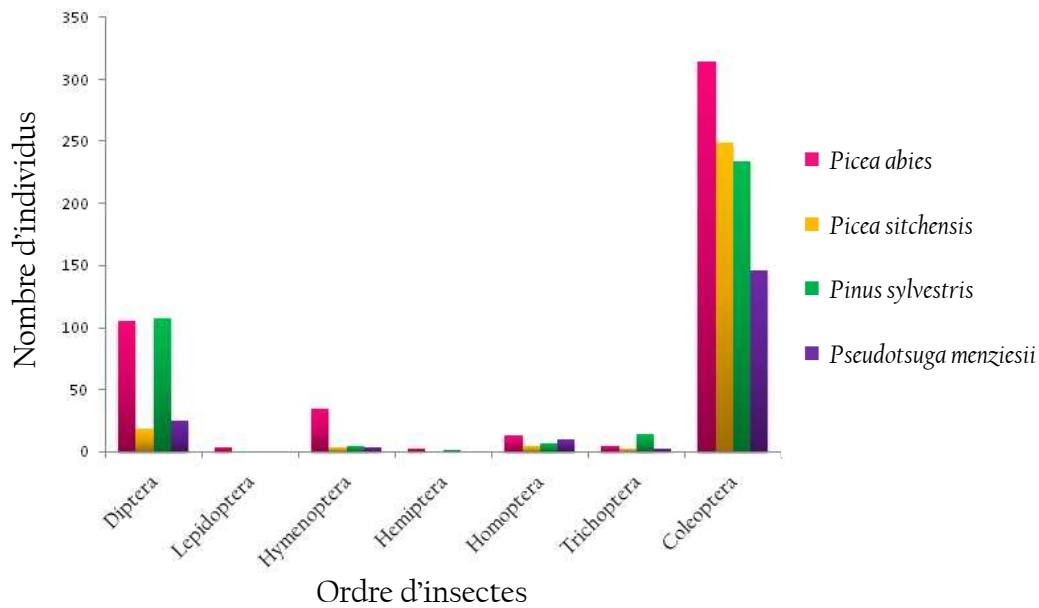


Figure II-5 : Nombre d'insectes piégés par ordre d'insectes sur les quatre essences de Pinaceae autochtones (*Picea abies* et *Pinus sylvestris*) et exotiques (*Picea sitchensis* et *Pseudotsuga menziesii*) dans le Limousin entre mai et août 2005.

Les pièges ont capturé différentes familles et sous-familles de Coléoptères (Figure II-6), notamment des Scolytinae (34,4%) ainsi que de nombreux prédateurs (Staphylinidae, Rhizophagidae, Cleridae, Histeridae). On retrouve aussi plusieurs familles mycétophages telles que les Mycetophagidae, les Leiodidae. Des saproxylophages étaient également présents, dont certaines espèces à valeur patrimoniale. La majorité des familles des Coléoptères était présente sur les quatre essences étudiées, certaines comme les Cucujidae, les Histeridae, les Salpingidae et les Melyridae se trouvant cependant uniquement sur essences autochtones.

II.2.3 Conclusion

Cet état des lieux nous a donc permis d'avoir un aperçu de l'entomofaune associée au tronc et au feuillage de quatre essences de Pinaceae autochtones et exotiques. Malgré le faible nombre total d'individus échantillonnés, pouvant s'expliquer par la courte période de piégeage (i.e. trois mois) et peut-être par un système de piégeage mal approprié pour capturer l'ensemble des insectes présents sur chacun des arbres, cet état des lieux nous a donné un bon aperçu de la richesse et de l'abondance de l'entomofaune qui pouvait coloniser chacune des essences autochtones et exotiques étudiées.

La sélection de deux groupes d'insectes appartenant respectivement aux guildes des endophytes et des ectophytes a été réalisée à partir des résultats obtenus et en tenant compte de deux pré-requis indispensables. Le premier était de sélectionner des groupes d'insectes riches en

espèces dans les deux régions d'étude et le second était d'obtenir l'aide de spécialistes pour valider nos identifications.

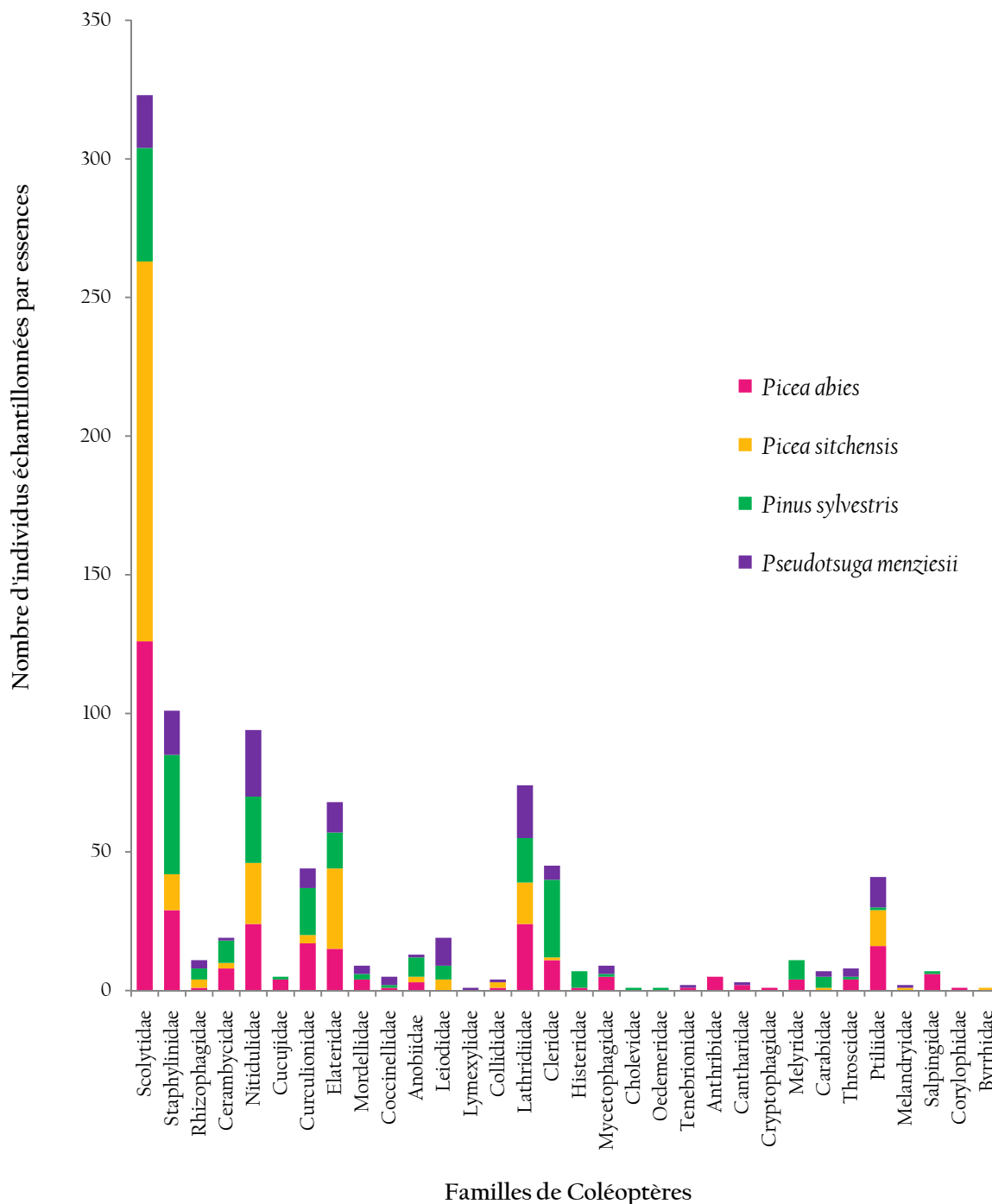


Figure II-6 : Nombre d'individus échantillonnés par famille de Coleoptera et par essences de Pinaceae autochtones (*Pinus sylvestris* et *Picea abies*) et exotiques (*Picea sitchensis* et *Pseudotsuga menziesii*) dans le Limousin entre mai et août 2005.

Notre premier choix s'est porté sur les Scolytinae comme représentants de la guilde des endophytes. Outre le fait qu'ils sont d'importants ravageurs des forêts de conifères et qu'ils étaient les insectes les plus abondants dans notre échantillonnage, ils sont représentés par de nombreuses espèces dans nos forêts de conifères. De plus, deux spécialistes des scolytes D. Sauvard (INRA Orléans) et T. Noblecourt (Office National des Forêts) ont accepté de nous aider dans l'identification des différentes espèces. Le choix, plus délicat, de la famille représentant la guilde des ectophytes s'est porté sur celle des Geometridae. Ce choix, bien qu'en contradiction avec notre échantillonnage, nous est apparu le plus approprié. La famille des Geometridae regroupe un grand nombre d'espèces sur conifères, dont certaines d'entre elles peuvent occasionnellement causer des dégâts notables. De plus, nous avons établi un contact avec un spécialiste (A. Lévêque) pour les identifications.

Bien que l'utilisation des pièges bouteilles permette d'échantillonner un grand nombre d'arbres sans contrainte d'abattage, nous avons décidé de remplacer cette technique de piégeage par d'autres plus adaptées à la capture des Scolytinae et Geometridae. Afin de connaître le spectre d'insectes associés à une essence, et la gamme d'hôtes de ces insectes, il était indispensable tout d'abord que les insectes colonisent naturellement les essences que nous voulions tester. Il était également nécessaire de connaître l'identité des essences sur lesquelles les insectes se seraient installés et développés. Ainsi, pour l'échantillonnage des Scolytinae, nous avons opté pour des arbres pièges abattus, pièges couramment utilisés par leur capture. Pour les Geometridae, nous avons souhaité réaliser un piégeage par battage pour échantillonner plus facilement les chenilles présentes sur le feuillage.

En 2006, parallèlement à l'échantillonnage des différentes espèces de scolytes, nous avons réalisé le piégeage des Geometridae dans les 11 parcelles du Limousin et les 12 du Jura sur les huit essences de conifères autochtones et exotiques à disposition. A l'aide d'un parapluie japonais, cinq arbres par essence et par parcelle ont été échantillonnés. Au total, seules deux chenilles Geometridae ont été piégées sur *P. abies* en forêt de Chaux, sans doute à cause des conditions climatiques peu favorables du printemps. Pour les identifier, le stade adulte était nécessaire. Lors de leur métamorphose, nous nous sommes aperçus que les deux chenilles étaient parasitées par des Hyménoptères.

L'inventaire des Geometridae indigènes s'est donc révélé peu concluant. Par conséquent, l'échantillonnage de ces insectes a été abandonné ainsi que l'étude liée à l'hypothèse de l'intimité de contact entre l'insecte et son hôte. Notre étude sur la diversité des insectes indigènes sur conifères autochtones et exotiques s'est donc focalisée uniquement sur les Scolytinae.

II.3 Présentation des Scolytinae

Dans ce chapitre, nous n'avons pas cherché à approfondir les connaissances sur la biologie des scolytes en tant que tels, mais à comprendre comment ces insectes, de part leurs caractéristiques biologiques et écologiques arrivaient à s'adapter à une nouvelle essence-hôte. Les Scolytes ont donc été des outils pour mieux comprendre les mécanismes de colonisation des insectes phytophages sur de nouveaux hôtes. C'est pourquoi, je ne présenterai ici que certains éléments clés de leur biologie et de leur écologie, nécessaires à la compréhension de notre étude et des problèmes en résultant pour l'exploitation des forêts de conifères.

La sous-famille des Scolytinae Latreille, 1804 (Coleoptera, Curculionidae) constitue un groupe taxonomique d'au moins 6 000 espèces dans le monde à la fois sur feuillus et conifères (Wood, 1986). En France, on dénombre environ 150 espèces dont une soixantaine sur conifères (Balachowsky, 1949). Très connus à cause de leurs dégâts aux conséquences économiques dramatiques (Grégoire & Evans, 2004), principalement dans les forêts de conifères, les scolytes font l'objet de nombreux travaux depuis les débuts de l'entomologie forestière (Ratzeburg, 1839; Escherich, 1923; Schwenke, 1974; entre autres). Par conséquent, la plupart des connaissances sur la biologie de ces insectes proviennent d'études relatives à un petit nombre d'espèces particulièrement dommageables, appartenant aux genres *Dendroctonus*, *Ips*, *Scolytus*, *Xyleborus*, *Trypodendron*, *Tomicus*, *Pityogenes*, *Pityophthorus*, *Hylastes* et *Gnathotrichus* (Byers, 2004). Certains auteurs tels que Balachowsky (1949), Chararas (1962) et Lieutier et al. (2004) ont réalisé des synthèses sur la biologie des scolytes Européens, que j'utilise ici pour la présentation de ce groupe.

II.3.1 Biologie et écologie des scolytes

Les scolytes sont scindés en deux groupes d'espèces : les *scolytes sous corticoles* (scolytes au sens strict) et les *scolytes à galeries pénétrantes*, qui possèdent des régimes alimentaires et des comportements biologiques variés. Les *scolytes sous corticoles* sont localisés dans le phloème au stade adulte et au stade larvaire et sont phloeophages ou phloeomycétophages. Ils se nourrissent des tissus de l'arbre hôte et éventuellement en complément de champignons présents au niveau du phloème (Klepzig & Six, 2004). En revanche, les *scolytes à galeries pénétrantes* forent dans l'aubier et sont uniquement mycétophages ou xylomycétophages. Chez les mycétophages, les larves se nourrissent de champignons symbiotiques, par exemple du genre *Ambrosia* sp., tapissant les

galeries forées par les adultes. Chez les xylomycétophages, les larves et les adultes se nourrissent de fragments de xylème ainsi que de champignons se développant tant dans les galeries adultes que larvaires (Roeper, 1995; Hulcr et al., 2007). Outre ces différences alimentaires et comportementales, les espèces appartenant à chacun des deux groupes présentent également d'autres caractéristiques biologiques, écologiques et physiologiques variables, laissant supposer des différences quant à leur capacité à s'adapter à un nouvel arbre-hôte. Ces différences spécifiques aux espèces ne seront pas présentées au cours cette synthèse, car nous nous intéressons ici aux processus de colonisation d'un groupe d'insectes et non à ceux de chacune des espèces de scolytes. Néanmoins, ces informations seront prises en compte lors de l'interprétation de nos résultats.

II.3.1.1 Arbres-hôtes

Les scolytes sont tous phytophages et s'attaquent pour la plupart à des végétaux ligneux. Bien que certaines espèces soient présentes uniquement sur feuillus, la majorité vit sur conifères, mais quelques rares espèces possèdent la capacité de se développer à la fois sur l'un ou l'autre de ces groupes, comme *Polygraphus grandiclava* (THOMS.) ou certaines espèces de scolytes à galeries pénétrantes. La plupart des espèces sont associées à un genre botanique comme par exemple *Ips*, *Dendroctonus*, *Pityogenes* sur *Picea* ou encore *Tomicus* sur *Pinus* mais il n'est pas rare d'observer certains scolytes sur d'autres genres que celui de leur hôte habituel, bien que proches taxonomiquement. Par exemple, *Ips typographus* (L.) et *Pityogenes chalcographus* (L.) peuvent attaquer occasionnellement des essences du genre *Abies*, *Pinus* ou encore *Larix*. Certains scolytes sont également capables d'attaquer de nouvelles essences n'appartenant à leur gamme d'hôte naturelle suite à un changement de leur environnement. En effet, ils peuvent élargir leur gamme d'hôtes à des essences exotiques soit suite à l'introduction de ces arbres dans leur aire de répartition comme *Cryphalus piceae* (RATZ.), *Ips acuminatus* (GYLL.) ou encore *Pityokteines curvidens* (GERM.) et *Pityokteines spinidens* (REIT.) sur *P. menziesii* (Legrand, 1997), soit suite à leur propre introduction dans de nouveaux milieux comme de nombreuses espèces européennes en Nouvelle-Zélande (Brockhoff, 2006a).

A cette spécificité vis-à-vis des essences-hôtes vient s'ajouter une spécificité pour une partie donnée de l'arbre. Certaines espèces ne peuvent attaquer que les racines, d'autres que les branches, les pousses ou le tronc des arbres. De plus, lorsque les attaques se portent sur de arbres vivants, l'état physiologique de ceux-ci entre en compte, les arbres affaiblis, dépérissants ou malades étant en général plus facilement colonisés. Certaines espèces comme *Dendroctonus micans*

semblent toutefois se développer préférentiellement sur des arbres vigoureux, alors que les insectes des genres *Dryocoetes*, *Hylurgops* ou *Hylastes*, sont plus spécifiques des arbres très affaiblis.

II.3.1.2 Cycle biologique

Le cycle biologique des scolytes est typiquement organisé en trois phases : (1) une phase de dispersion, choix et colonisation de l'hôte, (2) une phase de reproduction et (3) une phase de développement et de maturation (Sauvard, 2004) (Figure II-7).

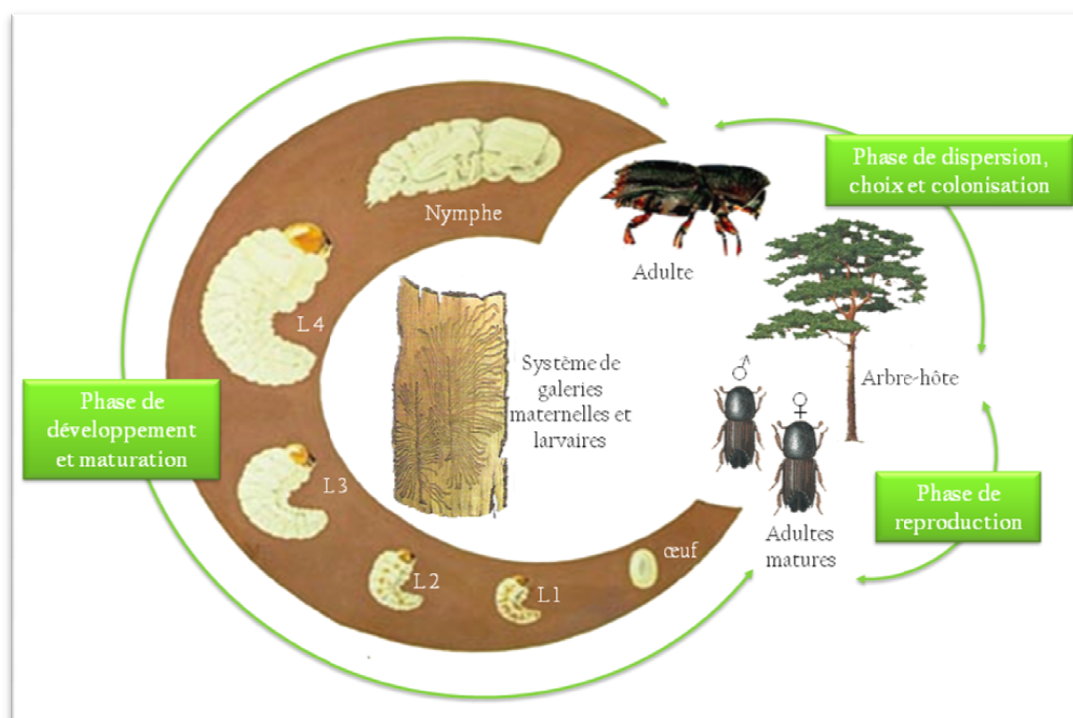


Figure II-7 : Cycle biologique standard des scolytes.

Phase de dispersion, choix et colonisation de l'arbre-hôte

Après leur maturation sous corticale, les adultes terminent leur maturation au cours d'une phase de dispersion au cours de laquelle ils recherchent un hôte favorable à leur reproduction et au développement de leur descendance. Les scolytes possèdent une bonne capacité de vol. Ils peuvent parcourir de grandes distances, comme *Ips sexdentatus* (BOERN.) capable de parcourir plusieurs dizaines de kilomètres (Jactel, 1991; Jactel & Gaillard, 1991).

Le choix de l'hôte favorable est réalisé par quelques individus pionniers. La cascade d'événements qui aboutit au choix définitif d'un hôte par ces individus est encore mal connue. Toutefois, on suppose qu'ils utilisent différentes stratégies pour localiser et choisir leurs hôtes.

Dans la plupart des cas, il semble que les insectes soient capables de reconnaître leur espèce hôte à distance, le choix définitif de l'individu hôte s'effectuant le plus souvent à courte distance ou après contact. Cette sélection, à distance ou après contact, ferait appel à une variété de signaux olfactifs, visuels, tactiles et gustatifs (Byers, 2004; Campbell & Borden, 2006). Les métabolites secondaires volatils comme les monoterpènes, semblent toutefois jouer un rôle important et permettraient aux scolytes attaquant les arbres vivants ou mort depuis peu d'identifier et de localiser ceux appartenant à leur gamme d'hôtes. D'autres composés, tels que l'éthanol, pourraient également intervenir (Byers, 2004).

Avant leur installation sur un hôte favorable, les scolytes doivent faire face aux mécanismes de défense de ces arbres, agissant à la fois à distance et au contact. Pour ces insectes, qui vont tenter de pénétrer dans les tissus des arbres et donc avoir des interactions très fortes avec ces derniers, les mécanismes de défenses jouent un rôle très important dans le succès de leur colonisation. Ces systèmes de défense intègrent à la fois une résistance constitutive et induite. La première est basée sur des ressources présentes avant l'attaque de l'insecte. Il peut s'agir de composés chimiques du métabolisme secondaire (terpènes, composés phénoliques) ou de structures physiques comme une écorce épaisse ou des poches et canaux résinifères. Par exemple, les systèmes de conduction de la résine correspondent à un réseau de canaux verticaux (dans l'aubier, les plus abondants) et radiaux (aubier et liber) interconnectés autours desquels se localisent les cellules sécrétrices de résine. En cas de blessure, la résine est immédiatement libérée par ce système et peut causer l'échec des attaques de scolytes. La résistance induite, au contraire, mobilise des ressources similaires à celles de la résistance constitutive, mais uniquement suite à l'attaque de l'insecte. Ce mécanisme entraîne la biosynthèse contrôlée de composés chimiques et de structures physiques due à une réaction systémique⁸, une modification qualitative et quantitative de certains composés chimiques ainsi que la formation d'une barrière physique, nutritionnelle et cellulaire due à une réaction hypersensible⁹, se mettant en place sous la forme d'une ellipse longitudinale. Il existe donc une grande diversité de systèmes de défenses mis en place par les arbres leur conférant globalement une résistance efficace contre les scolytes (voir les revues de Lieutier, 2002; 2004).

Cependant, ces derniers ont su développer divers traits comportementaux et physiologiques, plus ou moins spécifiques, pour vaincre ces mécanismes de résistance et ainsi pouvoir s'installer sur leurs hôtes. Deux grandes stratégies, liées à la biologie des espèces de

⁸ Réaction systémique induit la biosynthèse de produits contrôlés qui agissent à distance après un certain délai n'aboutissant pas à la mort des cellules sécrétrices (Mattson et al., 1988).

⁹ Réaction hypersensible induit la biosynthèse de produits non contrôlés, de façon violente, locale et immédiate. Elle aboutit à la mort des cellules sécrétrices afin de libérer les molécules chimiques. Il y a donc formation d'une lésion nécrotique au point d'attaque remplie de composés toxiques, puis formation d'un bourrelet cicatriciel pour isoler les tissus nécrotiques, contenant l'agresseur, du reste du végétal (Mattson et al., 1988).

scolytes, ont été mise en évidence (Raffa, 1991; Lieutier, 2002) : (1) l'épuisement des défenses des arbres et (2) évitement/tolérance des défenses des arbres.

Dans la première situation, les scolytes vont chercher à stimuler et à augmenter les dépenses énergétiques des arbres afin de les rendre plus rapidement vulnérables à leurs attaques. Quatre caractéristiques biologiques contribueraient au succès de leurs attaques (Lieutier, 2002). Tout d'abord, l'agrégation en masse sur l'arbre hôte au moment de l'attaque est une stratégie essentielle et puissante pour les populations de scolytes. La plupart du temps, les agrégations résultent de la synthèse de phéromones, comme chez *I. typographus*, *I. sexdentatus* ou encore *P. chalcographus*, mais peuvent également être dues à l'émission de monoterpènes attractifs libérés par les arbres via les plaies causées par les insectes pionniers, comme c'est le cas chez *T. piniperda* (Byers, 2004). Dans tous les cas, ces agrégations permettent une augmentation rapide du nombre d'attaques sur l'hôte et ont pour résultat d'épuiser les défenses de l'arbre et ainsi de faciliter l'installation des insectes. Une fois, la résistance de l'arbre vaincue, des composés interrompant l'agrégation sont libérés par les insectes pour éviter une surpopulation et donc une compétition entre les individus sur un même arbre (Wood, 1982). Un autre caractère biologique qui joue un rôle dans l'épuisement des défenses de l'arbre est celui de l'orientation des systèmes de galeries par rapport aux systèmes de conduction de la résine constitutive et à la localisation des réactions hypersensibles (Berryman, 1972; Lieutier, 1992). Les systèmes de galeries longitudinales échappent aux flux de résines constitutives, excepté au début de l'attaque, mais stimulent les réactions hypersensibles qui se développent dans le même sens que la progression des galeries. Au contraire, les systèmes de galeries transversales échappent aux réactions hypersensibles, mais confrontent l'insecte à un écoulement de résine plus conséquent suite à la rupture d'un grand nombre de canaux verticaux lors de son forage. La période d'attaque des scolytes au cours de la saison peut également être perçue comme un trait d'adaptation aux défenses de l'arbre. Des attaques réalisées au printemps devraient être plus efficaces que celles effectuées en été ou en automne, car elles ont lieu pendant la phase de croissance maximale de l'arbre, période pendant laquelle les ressources énergétiques destinées à sa défense sont moindres, ce qui favorise l'épuisement plus rapide de l'arbre. Enfin, de nombreux scolytes sont aidés dans leur installation par leur association avec des champignons phytopathogènes, principalement du genre *Ophiostoma* (Kirisits, 2004), qui stimulent les mécanismes de défense de l'arbre-hôte et contribuent ainsi à épuiser ses capacités de défense (Berryman, 1972; Paine et al. 1997; Lieutier, 2004). Finalement, ces différentes tactiques contribuent à l'épuisement total des défenses des arbres ce qui aboutit à leur mort quelques semaines plus tard (Paine et al., 1997; Lieutier, 2002).

Dans la deuxième stratégie, à savoir celle d'évitement/tolérance des défenses des arbres, les scolytes ne cherchent pas à stimuler ou à diminuer la résistance des arbres pour les coloniser,

mais au contraire, cherchent à éviter les mécanismes de défenses et plus particulièrement à minimiser le développement de la réaction hypersensible. Cette stratégie, bien connue chez *D. micans* (Lieutier, 1992; 2002), est qualifiée de ‘stratégie solitaire’ ne faisant appel ni à la coopération d’autres individus, ni à l’association avec des champignons phytopathogènes. Ces scolytes ont développé des adaptations très poussées afin d’éviter ou de tolérer les défenses des arbres qu’ils attaquent. Les femelles, par exemple, creusent des systèmes de galeries transversales, perpendiculaires à la direction du développement des réactions hypersensibles, minimisant à la fois le développement de ces réactions de défenses et son contact avec les composés néo-synthétisés toxiques. Néanmoins, ce système contraint la femelle à couper un grand nombre de canaux résinifères lors de son forage. Les larves, quant à elles, doivent développer une grande résistance aux composés néo-synthétisés et/ou aux réactions hypersensibles suite au forage longitudinal de leurs galeries. Au final, les arbres ne meurent pas et les insectes peuvent réaliser leur cycle biologique dans des arbres vivants, faisant d’eux de véritables parasites.

Une fois les mécanismes de résistance des arbres vaincus, évités ou tolérés, les scolytes peuvent donc entamer les phases de reproduction et de développement de la génération suivante.

Phase de reproduction

Chez les espèces polygames telles que dans les genres *Ips* et *Pityogenes*, le mâle arrive le premier, perfore l’écorce et creuse une chambre d’accouplement dans le liber où il attire les femelles à l’aide de phéromones sexuelles, éventuellement mêlées aux phéromones d’agrégation. La sex-ratio, chez la plupart des espèces, varie de 1 à 4 femelles par mâle suivant les espèces et les conditions locales. En revanche, chez les espèces monogames telles que celles des genres *Tomicus* et *Hylastes*, les femelles arrivent les premières, entrent sous l’écorce et commencent à creuser une galerie où elles seront rejointes par les mâles. L’accouplement a lieu sur l’écorce (chez les monogames) ou à l’intérieur des chambres d’accouplement (chez les polygames).

Après l’accouplement, les femelles creusent des galeries maternelles. Le mâle ne participe pas à cette tâche et aide seulement la femelle à évacuer la sciure vers l’extérieur. Les systèmes de galeries sont assez variés au sein de cette sous-famille mais sont cependant spécifiques à chaque espèce. Il existe quatre grands types de systèmes (Figure II-8): les systèmes à galeries longitudinales (*I. typographus*, *T. piniperda*), les systèmes à galeries transversales (*P. curvidens*, *Tomicus minor* (HART.)), chacun de ces deux types pouvant être à une seule ou à plusieurs branches selon que l’espèce est monogame ou polygame, les systèmes étoilés (toujours polygames, comme chez *P. chalcographus*, *I. acuminatus*, *Pityophthorus pityographus* (RATZ.), *C. piceae*) et les systèmes familiaux (*D. micans*) dans lesquels la femelle dépose ses œufs en paquet, sans forer de galerie.

Chez les *scolytes* au sens strict, les œufs sont déposés dans des encoches de ponte creusées sur les côtés de la galerie maternelle, au fur et à mesure du creusement de celles-ci dans le phloème. Chez les *scolytes* à *galeries pénétrantes*, les galeries vont jusqu'à l'intérieur de l'aubier et sont plus ou moins ramifiées. Les œufs sont ensuite pondus en tas dans les ramifications.

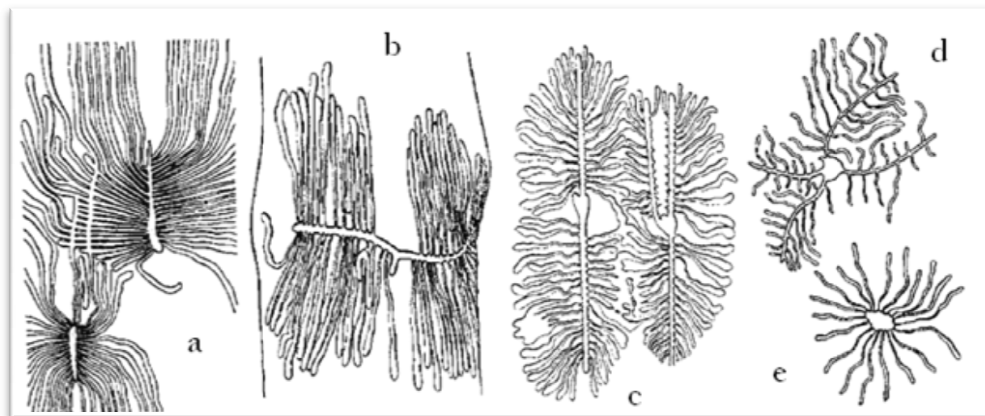


Figure II-8 : Exemple de différents systèmes de galeries chez les scolytes, d'après Balachowsky, 1949 modifiée par Sauvard, 2004. a : *Scolytus scolytus*, b : *Leperesinus varius*, c : *Ips typographus*, d : *Pityophthorus pityographus*, e : *Cryphalus piceae*

Phase de développement et de maturation

Cette phase se déroule entièrement à l'intérieur de l'arbre-hôte. Les espèces de scolytes présentent trois à cinq stades larvaires. Chez les *scolytes* au sens strict, les larves creusent individuellement des galeries larvaires perpendiculaires à la galerie maternelle, excepté chez les espèces à galeries familiales comme *D. micans*. Le dernier stade larvaire réalise ensuite une chambre nymphale dans le liber ou dans l'écorce externe, où a lieu la transformation en nymphe puis en jeune adulte. Chez les *scolytes* à *galeries pénétrantes*, les larves restent à l'intérieur des galeries maternelles. La nymphose et la transformation en jeunes adultes ont lieu dans les galeries maternelles.

Les jeunes adultes doivent réaliser leur maturation pour être apte à la reproduction. Cette étape leur permet, outre la maturation des organes génitaux, l'achèvement de la sclérotinisation, la constitution de muscles alaires complètement fonctionnels ainsi que l'accumulation de réserves en énergie (Långström, 1983). Elle peut avoir lieu dans le milieu sous-cortical, les jeunes adultes se nourrissant alors du liber présent autour des galeries ou de champignons symbiotiques. Une fois matures, les adultes forent un trou de sortie, s'envolent et se dispersent à la recherche d'un nouvel hôte. Chez certaines espèces, comme *Tomicus* spp. ou *Phloeosinus* spp., la maturation des adultes a lieu en dehors du site de développement larvaire, dans les pousses des arbres-hôtes. Dans ce

dernier cas, les insectes ont donc deux périodes de vol, une pour réaliser leur maturation sexuelle, pour la recherche du nouvel-hôte et du lieu de reproduction, la dispersion des individus intervenant alors au moment de chacune de ces phases.

Le voltinisme dépend tout d'abord de l'espèce de scolytes mais également des conditions climatiques. La température et la luminosité et par conséquent l'altitude et la localité sont des facteurs clés qui déterminent le nombre de générations par an, celui-ci augmentant avec la température moyenne de la localité de développement. Le nombre de générations est très généralement compris entre 1 et 5 par an mais le cycle de *D. micans* peut durer jusqu'à deux ans.

II.3.2 Importance des scolytes dans les écosystèmes forestiers

La dynamique des populations de scolytes est sous l'influence d'un équilibre entre le niveau des populations de scolytes et la résistance des arbres. Chaque arbre est capable de tolérer une certaine densité d'attaques mais au-delà d'un seuil critique de densité d'attaque, celui-ci meurt, permettant ainsi à certaines espèces de scolytes de se reproduire.

La plupart du temps, les scolytes ne sont pas assez nombreux pour attaquer des arbres vivants. Ils se développent donc sur des arbres morts ou très affaiblis, dont la présence est trop rare pour permettre une augmentation des populations de scolytes. Ces dernières occasionnent donc peu ou pas de dégâts d'importance économique. Ainsi, au cours de ces périodes d'endémies plus ou moins longues, les scolytes, en effectifs très réduits, passent souvent inaperçus. Cependant, ils jouent un rôle très utile dans l'écosystème forestier en initiant le recyclage de la matière organique.

Lors de périodes de pullulation, certaines espèces peuvent néanmoins causer des dommages économiques importants et sont donc considérées comme des ravageurs extrêmement sérieux des forêts de conifères (Pesson & Chararas, 1969; Grégoire & Evans, 2004; Figure II-9). Ces dégâts surgissent lorsqu'une perturbation entraîne une augmentation des populations de scolytes et/ou une diminution de la résistance des arbres (Berryman, 1982). L'accroissement de leurs populations permet aux insectes de coloniser rapidement un très grand nombre d'arbres vivants. Les pullulations résultent souvent d'événements climatiques exceptionnels tels que des tempêtes, des feux, des périodes de sécheresse sévères ou de neige lourde. Ces événements, en affaiblissant les arbres, fournissent ainsi de grande quantité de substrat pour les insectes, initiant l'accroissement de leurs populations. Cette grande quantité de nourriture disponible entretient et amplifie l'augmentation de ces populations, permettant l'expansion des dégâts aux aires voisines. Une modification des conditions climatiques, comme des températures plus chaudes, favorisant le développement des insectes, peut également être à l'origine d'importants dégâts. Ainsi, les

forêts françaises ont connu une recrudescence en scolytes, principalement des espèces appartenant aux genres *Ips*, *Dendroctonus*, *Tomicus* ou encore *Pityogenes* suite aux épisodes de sécheresse-canicule de 1989-91 et de 2003, couplée aux tempêtes de 1990 et de 1999, occasionnant des pertes forestières très importantes (Landmann et al., 2003; Aumonier, 2005; Nageleisen, 2004). C'est le cas par exemple d'*I. typographus* qui a attaqué 2 819 000 ha de forêts entre 1990 et 2001 en Europe, provoquant la mort de plus de 31 millions de m³ d'épicéas, ou de *P. chalcographus*, responsable à la même période de la mort de 7 827 506 m³ de conifères (Grégoire & Evans 2004). De plus, les bois attaqués sont dépréciés, en particulier par suite du développement de champignons introduits par les insectes lors de leur attaque, ce qui implique aussi des pertes économiques importantes (Lieutier, 1984). Ces pullulations font parties des perturbations naturelles altérant le fonctionnement de nombreux écosystèmes forestiers, en modifiant particulièrement les flux d'énergie et les cycles de matière. En Amérique du Nord, par exemple, ces pullulations couplées aux incendies orientent les successions écologiques dans les forêts boréales (McCullough et al., 1998).



Figure II-9 : Exemple de dégâts de différentes espèces de scolytes. a : dégâts d'*Ips typographus* sur *Picea abies*, b : dégâts de *Tomicus destruens* sur *Pinus halepensis*, c : dégâts de *Dendroctonus ponderosa* (HOPKINS) en Amérique du Nord, d : dégâts de *Tomicus piniperda* sur *Pinus sylvestris*.

D'importants dégâts peuvent également avoir lieu suite à l'absence des prédateurs spécifiques des scolytes. Par exemple la dynamique des populations de *D. micans* est contrôlée principalement par la présence de son prédateur *Rhizophagus grandis* (GYLL). Quand le prédateur est présent, le faible niveau des populations de *D. micans* est maintenu. Cependant, lorsque que *D. micans* envahit des forêts où le prédateur est absent, d'important dégâts sont observés sur ces hôtes (Grégoire, 1988; Kenis et al., 2004). De même, d'importants dommages peuvent intervenir suite à l'introduction d'espèces de scolytes dans de nouveaux milieux. Ces observations sont bien connues pour l'espèce de scolyte nord-américaine, *Dendroctonus valens* (LECONTE), devenue envahissante suite à son introduction en Chine et entraînant la mort de nombreuses essences de pin, alors qu'elle occasionnait peu de dégâts sur les pins nord-américains (Gao et al., 2005). En conséquence, de nombreux pays réalisent des suivis et des détections précoces pour éviter l'introduction d'espèces de scolytes exotiques, comme c'est le cas en Nouvelle-Zélande (Brockerhoff et al., 2006 a, c).

Cette brève présentation de la gamme d'hôte et du cycle biologique des scolytes fait apparaître trois paramètres importants à prendre en compte dans les processus de colonisation de nouveaux hôtes par ces insectes :

(1) Endophytes, les adultes et les larves présentent des interactions étroites ainsi qu'une grande intimité de contact avec leur arbre-hôte, impliquant un haut degré d'adaptation. Ils ont ainsi développé des mécanismes d'adaptations importants et spécifiques face aux mécanismes de résistance de leurs essences de conifères hôtes. Cela laisse supposer que ces insectes devraient éprouver plus de difficultés à changer d'arbre-hôte et nécessiter de plus de temps pour s'adapter à l'hôte nouveau que des insectes ectophytes (Strong et al., 1984; Gaston et al. 1992; Lieutier, 2006).

(2) Les scolytes, bien que spécifiques à un genre ou une essence hôte semblent posséder une certaine capacité à élargir leur gamme d'hôte. On peut donc s'attendre à les rencontrer assez fréquemment sur des essences exotiques.

(3) Les propriétés biochimiques et morphologiques des arbres-hôtes sont des facteurs importants des processus de sélection et de colonisation des arbres-hôtes. Des similitudes au niveau de ces propriétés entre l'hôte naturel et le nouvel hôte devraient donc faciliter le changement d'hôte.

II.4 Présentation de l'article et principaux résultats

Les résultats concernant la sensibilité des essences exotiques aux attaques d'insectes indigènes sont controversés. Les auteurs s'accordent néanmoins pour reconnaître le rôle potentiellement important d'un certain nombre de facteurs facilitant le changement d'hôte ainsi que l'installation des insectes sur de nouvelles essences, en particulier la proximité taxonomique entre l'hôte naturel et le nouvel hôte ainsi que la gamme d'hôtes naturelle de l'insecte (Bejer, 1981; Delplanque et al., 1987; Evans, 1987; da Ros et al., 1993; Fraser & Lawton, 1994; Lindelöw & Björkman, 2001; Roques et al., 2002; Dalin and Björkman, 2006; Lieutier, 2006; Roques et al., 2006).

Dans ce domaine, peu d'études se sont focalisées sur les capacités et mécanismes de colonisation des scolytes. Eu égard à l'importance écologique et économique de ces insectes, il apparaissait donc intéressant d'apporter des informations complémentaires utiles à l'élaboration de méthodes de surveillance et de contrôle dans les forêts de conifères européennes.

Notre objectif était d'estimer si différents facteurs, liés aux caractéristiques des essences et des insectes, pouvaient affecter le changement d'hôte. Nous nous sommes focalisés sur les facteurs suivants : (1) l'origine des essences (autochtones vs. exotiques), (2) l'identité de l'essence hôte, (3) la proximité taxonomique entre les essences autochtones et exotiques, (4) la proximité des ressources (épaisseur de l'écorce) entre les essences autochtones et exotiques et (5) l'étendue du spectre naturel d'hôtes, sur les communautés de scolytes associées aux conifères de France.

Un inventaire de terrain des différentes espèces de scolytes a donc été réalisé, à partir d'arbres-pièges, dans les deux régions françaises (Limousin et Jura) sur les différentes essences de conifères autochtones et exotiques à disposition, précédemment présentées, pendant deux années consécutives (2006-2007).

Au total, 18 espèces de scolytes indigènes, dont 12 considérées comme d'importants ravageurs en Europe, ont été échantillonnées sur l'ensemble des essences étudiées. La plupart de ces espèces ont été collectées sur leur essence hôte préférée et/ou sur les genres et espèces proches de leur gamme d'hôtes naturelle. Seules deux espèces *P. chalcographus* et *I. sexdentatus* ont été découvertes, pour la première fois, sur des hôtes non encore cités, *T. plicata* et *P. menziesii*, respectivement.

Toutes les essences exotiques ont été colonisées par des espèces de scolytes indigènes et aucune différence significative n'a été observée en termes de richesse spécifique cumulée entre les

essences autochtones et exotiques. Ces résultats suggèrent que les essences exotiques ont un potentiel de recrutement comparable aux essences autochtones.

L'installation des espèces indigènes de scolytes sur les essences exotiques semble être influencée par l'effet cumulé de différents facteurs liés à la fois aux essences hôtes et aux insectes. Outre le fait que les communautés de scolytes soient significativement associées à des genres hôtes particuliers, la présence d'essences autochtones taxonomiquement proches des essences introduites et/ou partageant des similitudes au niveau de leurs caractères morphologiques (ici, l'épaisseur de l'écorce) jouerait un rôle décisif dans les processus de colonisation de nouveaux hôtes par les scolytes indigènes. Le statut autochtone ou exotique des essences hôtes semble également avoir une influence, mais son effet serait moindre comparé aux facteurs précédents. D'autres facteurs tels que l'abondance des essences et la proximité géographique entre les essences autochtones et exotiques pourraient également être impliqués. De façon non surprenante, l'étendue de la gamme d'hôtes naturelle joue également un rôle, les espèces ayant une plus large gamme hôtes colonisant significativement un plus grand nombre d'essences exotiques.

Nos résultats montrent donc que les scolytes, tout comme d'autres insectes phytophages sur Pinaceae, se sont rapidement adaptés aux essences introduits en Europe, au moins en partie grâce à l'intervention des facteurs cités ci-dessus et en dépit de leur importante adaptation à leurs hôtes naturels. Ils mettent aussi en évidence qu'une attention particulière doit être portée à l'expansion et à l'introduction des espèces les plus généralistes, telles *P. chalcographus* ou *I. typographus*, d'autant plus que ces derniers sont déjà connus comme étant d'importants ravageurs des forêts européennes.

ARTICLE 2

COLONISATION OF NATIVE AND EXOTIC CONIFERS BY INDIGENOUS BARK BEETLES (COLEOPTERA: SCOLYTINAE) IN FRANCE.

Planting exotic conifers offers indigenous forest insects an opportunity to extend their host range and eventually to become significant pests. Knowing the ecological and evolutionary modalities driving the colonisation of exotic tree species by indigenous insects is thus of primary importance. We compared the bark beetle communities (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) associated with both native and introduced conifers in France. The aim of our study was to estimate the influence of both host- and insect-related factors on the beetles' likelihood to shift onto new hosts. We considered the influence of host origin (*i.e.* native vs. exotic), host tree species identity, tree bark thickness and tree taxonomic proximity, as well as insects' host specificity. A field inventory using trap trees was carried out in two regions in France (Limousin and Jura) during two consecutive years (2006 and 2007) on three European native conifer species [Norway spruce, (*Picea abies*); Scots pine (*Pinus sylvestris*) and European Silver-fir (*Abies alba*)] and five North American [Sitka spruce (*Picea sitchensis*); Eastern white pine (*Pinus strobus*); Grand fir (*Abies grandis*); Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) and Western red cedar (*Thuja plicata*)]. A total of eighteen indigenous and two exotic bark beetle species were collected. All exotic conifer species were colonised by indigenous bark beetle species. The cumulated species richness of the latter between native and exotic tree species did not differ significantly (13 vs. 14, $P < 0.05$). The ability of indigenous bark beetles to shift onto exotic conifers appeared to strongly depend on host species (significantly structuring bark beetle assemblages), the presence of phylogenetically related native conifer species and that of similar resources, in combination with insect host specificity. Host tree species status (native or exotic) also seemed to be involved, but its effect did not seem as essential as that of the previous factors. These findings are discussed in terms of adaptation, plasticity and practical aspects of forest management.

Sous presse dans Forest Ecology and Management: C. Bertheau, A. Sallé, J-P Rossi, G. Roux-Morabito, S. Bankhead-Dronnet, X. Pineau and F. Lieutier. Colonisation of native and exotic conifers by indigenous bark beetles (Coleoptera: Scolytinae) in France.

Introduction

During the last century, European forests have undergone important changes following the introduction of exotic conifers intended to increase forest plantation productivity for wood exploitation (Zobel et al., 1987). These introduced species were mainly Pinaceae from North America because of their excellent economic features (*i.e.* large size and rapid growth) such as Lodgepole pine, *Pinus contorta* Doug. ex. Loud. var. *latifolia* Engelm., Sitka spruce, *Picea sitchensis* (Bong.) Carrière, and Douglas fir, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Boyce, 1954). Nowadays, these large plantations represent a significant contribution to forest ecosystems in Europe, which may have altered, in particular, trees-insects' relationships (Lieutier, 2006). The presence of novel hosts offers indigenous insects an opportunity to extend their host range and eventually to become significant pests. As a result, exotic tree species may sometimes be more prone to insect outbreaks than native tree species (Boyce, 1954; Zobel et al., 1987). Consequently, it is crucial to first understand the ecological and evolutionary modalities which drive the colonisation of exotic tree species by indigenous insects.

Studies comparing the susceptibility of exotic and native conifers to phytophagous insects have given contrasted results so far. Newly introduced conifers are often more colonised than native species but opposite conclusions have been reported as well (Bejer, 1981; Delplanque et al., 1987; Evans, 1987; da Ros et al., 1993; Fraser & Lawton, 1994; Lindelöw & Björkman, 2001; Dalin and Björkman, 2006; Lieutier, 2006; Roques et al., 2006).

Several factors can facilitate or constrain host shift and establishment success of indigenous insects on a new host. These factors are often linked to plant characteristics: abundance (Neuvonen and Niemelä, 1981), geographical range (Strong, 1974), age of introduction (Kennedy and Southwood, 1984), tree size and structural complexity (Lawton and Schroder, 1977), taxonomical or resource proximity (Connor et al., 1980, Ehrlich and Raven, 1964) and defence mechanisms (Lieutier, 2006). Insect characteristics, such as host specificity (Fraser and Lawton, 1994), the degree of intimacy with the host tree (Lieutier, 2006) and lack of natural enemies (Keane and Crawley, 2002) can also affect host shift ability. Among these different factors, tree taxonomic proximity among natural and novel hosts and insects' host specificity often have a strong influence on insect establishment on new conifer species, with some variations depending on sites and species studied (Evans 1987; Lindelöw and Björkman, 2001; Dalin and Björkman 2006; Lieutier, 2006; Roques et al., 2006).

The interactions between conifers and bark beetles (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) are of major importance for forest ecosystems, because these insects play both ecological and economical key roles in forest management (Grégoire and Evans, 2004). However,

in Europe few studies have investigated their ability to establish onto exotic conifers, and they have generally focused on only one bark beetle species (Zumr, 1992, Langström et al., 1995, Amezaga, 1996, Brockerhoff et al., 2006a, Lombardero et al., 2008). European conifer bark beetles form a homogenous ecological group of species generally specialists of one tree genus within Pinaceae. Host selection is performed by dispersing adult pioneer beetles and is probably based on visual and olfactory signals from host trees (Byers, 2004, Campbell and Borden, 2006), as well as host physical properties like bark thickness (Amezaga and Rodríguez, 1998, Bertheau et al., In press, Paine et al., 1981). Once they have selected a host, and eventually depleted its defense mechanisms, beetles mate and lay their eggs within host tissues where all larval development occurs (Sauvard, 2004). Therefore, bark beetles show a high level of interaction and a high intimacy with their host trees, implying a high degree of adaptation. Nonetheless, bark beetles exhibit also a certain level of plasticity in selection and performances among different hosts, which make them very likely to colonise tree species beyond their ordinary host range. They have often been observed to attack trees belonging to another genus, closely related to their usual hosts. For example, *Ips typographus* (L.) and *Pityogenes chalcographus* (L.) can develop in *Pinus*, *Abies* and *Larix* species while *Picea* species are the most common hosts (Chararas, 1962). Likewise, indigenous bark beetles have also been observed on introduced Pinaceae species, often congeners of their usual host (Evans, 1987; Lindelöw and Björkman, 2001), but even Douglas fir has been reported to be colonised although it lacks native congeners in Europe (Legrand, 1997). Knowing the factors that favour these host shifts would give useful information to build effective monitoring and control methods in European conifer forests, where planting of exotic tree species has increased in many regions.

The aim of the present study was to estimate to which extent tree- and insect-related factors affected bark beetles' ability to shift onto exotic host conifers. We investigated in particular the influence of the following factors: (1) host origin (*i.e.* native vs. exotic), (2) host tree species identity, (3) tree bark thickness, (4) tree taxonomic proximity and (5) insect host specificity on the bark beetle communities associated with conifers in France. We performed a two-year field inventory of bark beetles species colonising three native and five exotic conifer species in France. We surveyed the bark beetle community and species richness associated to each host tree and assessed whether their variations were affected by the different tree-related factors considered. We also established bark beetles' host specificity and investigated whether it was related to their occurrence on exotic hosts.

Materials and Methods

Conifer species and study areas

Three European native and five North American exotic conifer species, from the Pinophyta division were selected to carry out analyses by taking into account various taxonomic relationships: intra-generic, intra-familial and interfamilial levels. The native species were Norway spruce, *Picea abies* L. Karst.; Scots pine, *Pinus sylvestris* L. and European Silver-fir, *Abies alba* Mill., while the exotic species were *Picea sitchensis*; Eastern white pine, *Pinus strobus* L.; Grand fir, *Abies grandis* Douglas ex (D. Don) Lindl. and *Pseudotsuga menziesii*. All these tree species belonged to the Pinaceae family. The Western red cedar, *Thuja plicata* Donn ex D. Don., an exotic Cupressaceae species was also considered.

To ensure a certain level of diversity in both conifer and bark beetles species, the study was undertaken over two consecutive years (2006 and 2007) and in two regions (The Limousin and Jura). All exotic species have been present in these regions for approximately 60 years. Although the Limousin is located in the centre of France and Jura in the North-East, the climatic conditions in 2006 and 2007 were similar in both regions (mean temperatures during 2006 and 2007: The Limousin: Oct-Mar: 5°C, Apr-Sept: 14°C; Jura: Oct-Mar: 5°C, Apr-Sept: 16°C; average rainfall in 2006 and 2007 respectively: The Limousin 96 and 103 mm, Jura: 71 and 69 mm). In the Limousin, where forest areas are dominated by *P. abies* and *P. menziesii*, 11 plots were selected within three plantation forests (St Pierre-Bellevue, Chamboux and Larfeuil), each plot being a pure stand of a single tree species. In Jura, 12 plots were considered in two forest sites (Chaux and Montbarrey). *Pinus sylvestris* was the dominant conifer species but stands were often mixed with several broadleaved tree species. The main geographic and silvicultural characteristics of the plots are presented in Table 1.

Sampling method and bark beetle species identification

In each plot, beetles were collected on trap trees which had either been felled or selected after windfalls. For each tree, the upper part of the trunk and the branches were removed. Age, diameter (at 1m above ground) and height were measured (see Table 1). In 2006, trees were felled at two different dates in order to have trees at different decaying stage and thus increase the probability of attracting a wide array of bark beetle species. Felling dates differed between the two regions since, because of their remoteness, plots were not accessible at the same period in winter. One to four trees per plot were felled. Two bark pieces (8 dm² each) were randomly

sampled from the trunk of each tree, at least 50 cm apart from each other. In 2007, two trees were felled at the end of February, prior to the bark beetles' swarming period and the number of bark pieces sampled was increased to 10 per tree (1 dm² each), separated by at least 25 cm from each other to get a better coverage of the trunk. During the two years, each tree was sampled once a month, from April to September, corresponding to the period of bark beetles' activity. Each sample was placed into a plastic bag and transported to the laboratory. Bark beetles were then extracted from the samples, by removing bark layers, and placed into 100 % ethanol for identification. At the same time, bark thickness measurements were made with callipers at two points for each bark sample. Adults were identified to species level using Balachowsky's key (Balachowsky, 1949) and identifications were checked by the Entomological section of the French Forest Service (Office National des Forêts).

Data analysis

Analyses were based on the presence or absence of bark beetle species in the plots, each plot corresponding to a particular tree species. Bark beetle species were considered present in a plot if at least one adult was found within a gallery system in a sample. Cumulated species richness was calculated on native and exotic trees because we considered that it allowed the total rate of recruitment by these two tree categories to be approached.

To ensure our data was consistent among years and regions, comparisons were carried out between years for each region and between regions for each year, but only the tree species common to the two regions were considered in the between-regions comparisons. The cumulated species richness were compared by means of a randomization test following Manly (Manly, 1997) with 1000 randomizations. A confidence interval for the cumulated species richness was assessed by bootstrap based on 1000 replicates (Manly 1997). The cumulated bark beetle species richness in native and exotic tree species was also compared, the same way as described above.

Raw data were analyzed by a correspondence analysis (CoA) in order to unravel the host tree – bark beetle co-occurrence. We analyzed the impact of host origin, host species and bark thickness classes upon the pattern of bark beetles species occurrence by mean of the between-class CoA. The principle of this analysis is to quantify the between classes multivariate variability, the classes being defined as groups of either host tree origin or species or bark thickness classes. The between classes CoA therefore focuses on group differences and allows for the testing of its statistical significance by means of a randomization procedure. The CoA and the between class tests were done using the software R (R Development Core Team, 2008) and the R package ade4 (Chessel et al., 2004). With regards to bark thickness, each tree species was characterised by two mean values measured from the samples: bark thickness at 1/10th and at

9/10th of the trunk height. Using these two parameters, similarities among host species were quantified by Euclidean distances and represented by an unweighted pair group mean average (UPGMA) tree clustering. Thus, in the between classes CoA, bark thickness groups were selected according to similarities among tree species.

To test the taxonomic proximity factor, the similarities between bark beetle communities were calculated using the Sørensen's quotient of similarity $QS = 2c/(a+b)$, in which 'a' represents the number of bark beetle species on host A, 'b' the number of species on host B and 'c' the number of species shared by A and B (Sørensen, 1948). Results were summarized by an UPGMA tree clustering based on Sørensen's distances (1-QS). The resulting classification was compared to a similar tree based on DNA similarity. We built the tree species phylogeny using DNA sequences of the ribulosebiphosphate-carboxylase (*rbcL*) gene published in the GenBank database (GenBank accession numbers: AB097775, AB019798, AB019825, X63660, AB029652, AB029646, AF127428 and X52937). The sequences were aligned using Clustal W (Thompson et al., 1994) as implemented in BioEdit, and a Neighbor Joining (NJ) analysis, based on Kimura 2 Parameter genetic distances (Kimura, 1980), was performed using MEGA4 (Kumar et al., 2008). The robustness of the tree branches was assessed by bootstrap (100 replicates).

We examined if there was a relationship between the observed host range of bark beetle species and their propensity to colonise exotic tree species. This was done by examining the correlation coefficient (Pearson's coefficient *r*) between the percentage of colonised exotic tree species and the percentage of colonised native tree species. We assumed that a bark beetle species that was able to colonise many native tree species was also able to colonise many exotic tree species.

All variables were checked for their homoscedasticity (Levene test) and normal distribution (Shapiro – Wilk test). All statistical tests were considered significant at $P \leq 0.05$. Means are given with their standard error (SE).

Results

The randomization tests indicated no significant difference of the cumulated species richness between regions either in 2006 or 2007 (2006: 9 vs. 11; 2007: 14 vs. 12, in the Limousin and Jura respectively). The inter-annual difference in the species richness was not significant in the Limousin (11 vs. 12 in 2006 and 2007 respectively) while a significant difference was observed in Jura (9 vs. 14 in 2006 and 2007 respectively, $P < 0.05$). Further analyses were based on pooled data from both regions and years.

Table I: Characteristics of the plots and trap trees in the Limousin (L) and Jura (J) (means $\pm$ standard errors).

	Tree species	Forest plots	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Density (trees / ha)	Trap tree age (years)	Trap tree Diameter (m)	Trap trunk height (m)	Nb. Trap trees		Date of cutting	
										2006	2007	2006	2007
EUROPEAN NATIVE TREE SPECIES	<i>Picea abies</i>	Chamboux (L)	45N40'64"	2E00'45"	796	-	28.67 $\pm$ 1.73	0.35 $\pm$ 0.10	8.98 $\pm$ 1.04	4	2	Nov.05 - May 06	Feb.07
	<i>Picea abies</i>	Larfeuil (L)	45N30'78"	1E57'75"	796	793	37.33 $\pm$ 2.30	0.35 $\pm$ 0.08	14.91 $\pm$ 1.11	4	2	Nov.05 - May 06	Feb.07
	<i>Picea abies</i>	St Pierre Bellevue (L)	45N54'33"	1E53'75"	637	1200	28.00 $\pm$ 2.00	0.23 $\pm$ 0.03	10.02 $\pm$ 2.20	2		Nov.05 - May 06	-
	<i>Picea abies</i>	Chaux (J)	47N04'48"	5E31'44"	225	> 650	30.33 $\pm$ 1.71	0.39 $\pm$ 0.09	13.75 $\pm$ 0.93	4	2	May.06 - Jul.06	Feb.07
	<i>Picea abies</i>	Montbarrey (J)	47N01'68"	5E37'00"	240	> 600	30.75 $\pm$ 0.75	0.54 $\pm$ 0.15	13.45 $\pm$ 1.29	2	2	May.06 - Jul.06	Feb.07
	<i>Pinus sylvestris</i>	Chamboux (L)	45N40'04"	2E00'68"	793	-	22	0.25	11	1		Nov.05	-
	<i>Pinus sylvestris</i>	St Pierre Bellevue (L)	45N54'27"	1E54'47"	693	1910	32.33 $\pm$ 2.74	0.38 $\pm$ 0.11	9.57 $\pm$ 0.69	4	2	Nov.05 - May 06	Feb.07
	<i>Pinus sylvestris</i>	Chaux (J)	47N02'99"	5E42'84"	245	> 700	30.67 $\pm$ 2.22	0.46 $\pm$ 0.13	12.22 $\pm$ 1.23	4	2	May.06 - Jul.06	Feb.07
	<i>Pinus sylvestris</i>	Chaux (J)	47N02'27"	5E33'38"	227	> 650	32.33 $\pm$ 2.44	0.33 $\pm$ 0.11	15.02 $\pm$ 0.31	4	2	May.06 - Jul.06	Feb.07
	<i>Abies alba</i>	Chaux (J)	47N04'34"	5E32'83"	250	> 700	38.17 $\pm$ 1.14	0.36 $\pm$ 0.14	15.13 $\pm$ 1.29	4	2	May.06 - Jul.06	Feb.07
	<i>Abies alba</i>	Chaux (J)	47N03'48"	5E42'78"	245	> 600	37.00 $\pm$ 1.15	0.40 $\pm$ 0.09	12.53 $\pm$ 0.97	4	2	May.06 - Jul.06	Feb.07
NORTH-AMERICAN EXOTIC TREE SPECIES	<i>Picea sitchensis</i>	Chamboux (L)	45N41'18"	2E01'72"	801	-	26.17 $\pm$ 1.19	0.44 $\pm$ 0.11	12.92 $\pm$ 0.49	4	2	May.06 - Jul.06	Feb.07
	<i>Picea sitchensis</i>	Larfeuil (L)	45N30'53"	1E57'24"	771	793	28.50 $\pm$ 3.01	0.48 $\pm$ 0.12	16.92 $\pm$ 1.05	4	2	Nov.05 - May 06	Feb.07
	<i>Pinus strobus</i>	Chaux (J)	47N02'38"	5E35'11"	243	> 700	29.33 $\pm$ 2.17	0.44 $\pm$ 0.08	14.53 $\pm$ 0.86	4	2	May.06 - Jul.06	Feb.07
	<i>Abies grandis</i>	Larfeuil (L)	45N32'68"	1E58'30"	882	561	37.50 $\pm$ 1.19	0.46 $\pm$ 0.11	17.50 $\pm$ 1.06	2	2	Nov.05 - May 06	Feb.07
	<i>Abies grandis</i>	Chaux (J)	47N02'03"	5E38'59"	248	> 200	34.50 $\pm$ 1.85	0.41 $\pm$ 0.04	14.08 $\pm$ 1.89	4	2	May.06 - Jul.06	Feb.07
	<i>Abies grandis</i>	Chaux (J)	47N04'36"	5E33'72"	250	> 700	32.17 $\pm$ 1.35	0.46 $\pm$ 0.11	13.34 $\pm$ 0.57	4		May.06 - Jul.06	-
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Chamboux (L)	45N40'92"	2E01'69"	812	-	33.33 $\pm$ 2.72	0.51 $\pm$ 0.13	17.90 $\pm$ 0.66	4	2	Nov.05 - May 06	Feb.07
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Larfeuil (L)	45N29'86"	1E57'87"	821	447	33.40 $\pm$ 2.18	0.51 $\pm$ 0.16	18.60 $\pm$ 0.43	3	2	Nov.05 - May 06	Feb.07
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	St Pierre Bellevue (L)	45N54'90"	1E53'84"	637	520	39.00 $\pm$ 0.91	0.58 $\pm$ 0.16	15.73 $\pm$ 4.21	2	2	Nov.05 - May 06	Feb.07
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Chaux (J)	47N02'31"	5E33'41"	227	> 650	35.83 $\pm$ 1.54	0.57 $\pm$ 0.16	16.05 $\pm$ 0.59	4	2	May.06 - Jul.06	Feb.07
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Montbarrey (J)	47N00'30"	5E37'73"	235	> 600	32.75 $\pm$ 3.42	0.52 $\pm$ 0.10	15.88 $\pm$ 0.72	2	2	May.06 - Jul.06	Feb.07
	<i>Thuja plicata</i>	Chaux (J)	47N04'39"	5E30'01"	223	> 450	42.50 $\pm$ 1.05	0.52 $\pm$ 0.13	16.63 $\pm$ 0.79	4	2	May.06 - Jul.06	Feb.07

Bark beetle species distribution and richness

Twenty bark beetle species were recorded in total (Table 2), among which two were exotic: *Gnathotrichus materiarius* Fitch. from North America and *Xyleborus germanus* Bland. from Japan. Because the study focused on the colonisation processes of exotic trees by indigenous bark beetle species, these two species were excluded from the analyses. Five beetle species, *Hylastes cunicularius* Erich., *Ips acuminatus* Gyll., *Pityokteines curvidens* Germ., *Pityophthorus pityographus* Ratz., *Hylurgops palliatus* Gyll. and *Xyleborus saxesenii* Ratz. were collected in only one or two samples in only one plot. They were thus taken into account for further species richness calculations, but were excluded from the other analyses because we considered they were too rare to correctly infer their distribution among tree species.

Pinus sylvestris and *P. abies* recruited altogether 78% of the bark beetle species. Most beetle species collected on exotic conifers were also collected on native trees, but *P. curvidens*, *Pityokteines spinidens* Reit. and *P. pityographus* colonised only *A. grandis*. *Pityogenes chalcographus* and *I. typographus* colonised all Pinaceae species, and *P. chalcographus* also colonised *T. plicata*. *Cryphalus piceae* Ratz., *Dryocoetes autographus* Ratz. and *Xyloterus lineatus* Oliv. colonised several but not all Pinaceae genera, while the other bark beetles were restricted to one or two genus and *Tomicus piniperda* was collected on *P. sylvestris* only.

A total of 14 and 13 bark beetle species was encountered on native and exotic tree species, respectively. The randomization test indicated that this difference was not significant ($P < 0.05$; Table 2).

Comparison of bark beetle communities

The inertia of the general CoA was 1.9 and the two first axes accounted for 28 and 16% of the total inertia, respectively.

First, there was a clear separation between native (*P. sylvestris*, *P. abies* and *A. alba*) and exotic (*P. menziesii*, *A. grandis*, *P. sitchensis*, *P. strobus* and *T. plicata*) host tree species (Fig. 1). The randomization procedure indicated that this difference was significant at $P < 0.039$ (1000 randomizations). The between host origin inertia was 0.16, representing 8.4 % of the total inertia. Secondly, host species identity also strongly affected the distribution of the bark beetle species as indicated in Fig. 2a. The between-host difference was tested by means of 1000 randomizations and was significant at $P < 0.016$. The first axis separated *Pinus* and *Picea* species from *Abies* species, with *P.*

menziesii and *T. plicata* at an intermediate position. In the *Picea-Pinus* group however, *P. sylvestris* was isolated from the other *Pinus* species and from the *Picea* species by the second axis.

Table 2: Presence and specific richness of bark beetle species collected on native (N) and exotic (E) conifers species, gathering data from different plots in the Limousin and Jura. The number of dots (●) indicates the number of plots where the bark beetles were recorded. Comparison of the cumulated species richness between the native and exotic tree species colonised was assessed by means of randomization test and bootstrap confidence interval, $P < 0.05$.

Bark beetle species	<i>Picea abies</i> (N)	<i>Picea sitchensis</i> (E)	<i>Pinus sylvestris</i> (N)	<i>Pinus strobus</i> (E)	<i>Abies alba</i> (N)	<i>Abies grandis</i> (E)	<i>Pseudotsuga menziesii</i> (E)	<i>Thuja plicata</i> (E)	Total native tree species colonised	Total exotic tree species colonised
<i>Cryphalus piceae</i> Ratz.			●		●●	●●●	●●		2	2
<i>Crypturgus cinereus</i> Herb.	●●		●						2	0
<i>Crypturgus pusillus</i> Gyll.	●●●		●●	●					2	1
<i>Dryocoetes autographus</i> Ratz.	●●●●	●●	●●	●			●		2	3
<i>Hylurgops palliatus</i> Gyll.	●●●●	●●	●●●●	●					2	2
<i>Ips sexdentatus</i> Boern.			●●●	●			●		1	2
<i>Ips typographus</i> L.	●●●●●	●●	●●	●	●	●	●		3	4
<i>Orthotomicus erosus</i> Woll.	●		●●●						2	0
<i>Orthotomicus laricis</i> Fabr.	●		●●●				●		2	1
<i>Pityogenes chalcographus</i> L.	●●●●●	●●	●●●	●	●	●●●	●●●	●	3	5
<i>Pityokteines spinidens</i> Reit.						●			0	1
<i>Tomicus piniperda</i> L.			●●●●						1	0
<i>Xyloterus lineatus</i> Oliv.	●		●				●		2	1
<i>Hylastes cunicularius</i> Erich.	●									
<i>Ips acuminatus</i> Gyll.			●							
<i>Pityokteines curvidens</i> Germ.						●				
<i>Pityophthorus pityographus</i> Ratz.						●				
<i>Xyleborus saxesenii</i> Ratz.							●			
<i>Gnathotrichus materiarius</i> Fitch.			●	●						
<i>Xyleborus germanus</i> Bland.	●●		●	●	●	●	●			
Cumulated species richness (without exotic beetles)	10	4	13	6	3	6	8	1	14	13
Mean species richness (bootstrap)									13	10.4
Lower bound of the 95% confidence interval of the mean species richness (bootstrap)									11	8
Upper bound of the 95% confidence interval of the mean species richness (bootstrap)									14	13

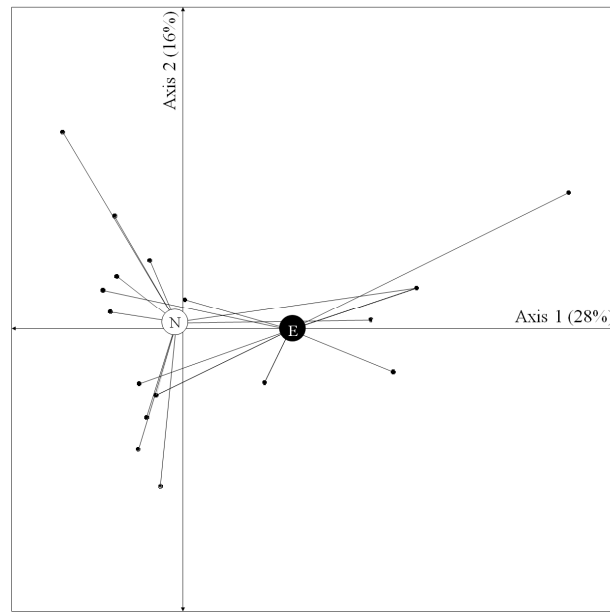


Figure 1: Factorial correspondence analysis (CoA) of the bark beetle species occurrence on different native and exotic conifer species. Projection of the sampled trees upon the axes 1 and 2 of the CoA. Points are grouped by the host origin (native vs. exotic). The white circle is placed at the gravity centre of the native host species and the black circle at the gravity centre of the exotic host species. Lines indicate links between gravity centres and their corresponding samples.

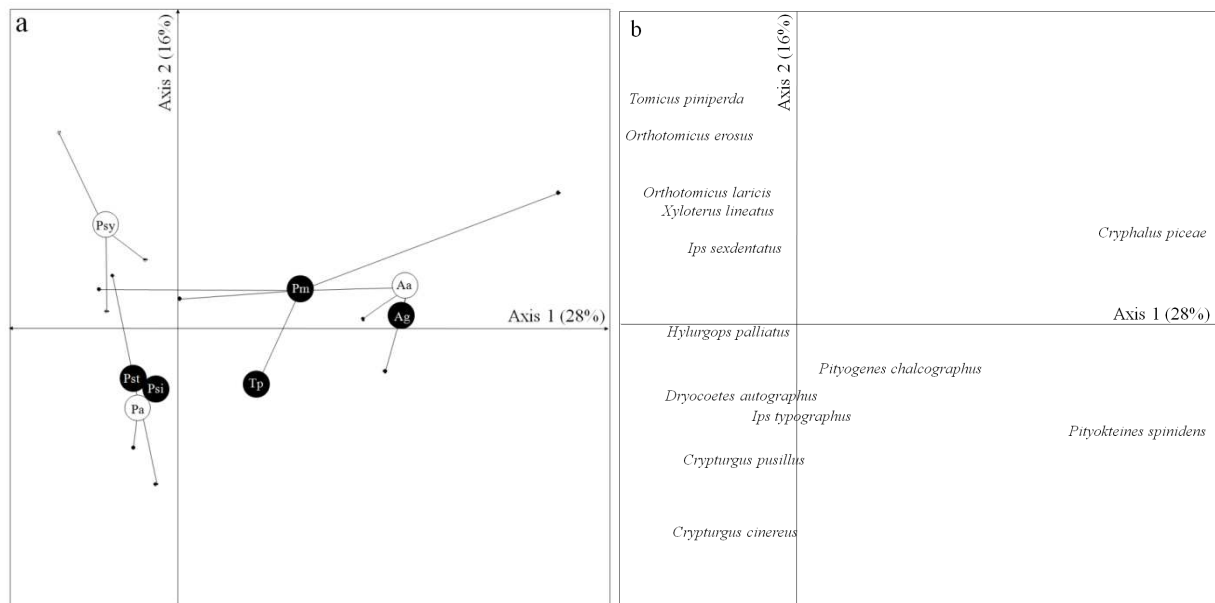


Figure 2: (a) Factorial correspondence analysis (CoA) of the bark beetle species occurrence on different native and exotic conifer species. Projection of the sampled trees upon the axes 1 and 2 of the CoA. Points are grouped by host species identity. The white circles are placed at the gravity centre of each native host species and the black circles at the gravity centre of each exotic host species. Pa: *Picea abies*, Psi: *Picea sitchensis*, Psy: *Pinus sylvestris*, Pst: *Pinus strobus*, Aa: *Abies alba*, Ag: *Abies grandis*, Pm: *Pseudotsuga menziesii*, Tp: *Thuja plicata*. Lines indicate links between gravity centres and their corresponding samples. (b) Projection of the bark beetle species upon the plane is defined by axes 1 and 2.

Figure 2b shows the projection of the bark beetle species upon the plane defined by axes 1 and 2 of the CoA. Axis 1 separated bark beetle species in two groups, *C. piceae* and *P. spinidens* in one and all other species in the other. Axis 2 accounted for differences in the frequency of several species among which *T. piniperda*, *O. erosus* and *C. cinereus* appeared as the most important. The between host species identity inertia was 0.87, representing 46% of the total inertia.

Euclidean distances and the tree clustering method distinguished three groups of conifer species according to their similarities in bark thickness (Fig. 3a): a first group with *A. grandis* and *T. plicata* (BT1) linked to the second group including *A. alba*, *P. strobus*, *P. abies* and *P. sitchensis* (BT2) and a third group with *P. sylvestris* and *P. menziesii* (BT3). We tested the effect of these groups upon the raw data inertia using the between class inertia test used above. The randomization procedure indicated a highly significant effect of these groups ($P < 0.001$). The first axis separated BT1 group from BT2 and BT3 groups (Fig. 3b). The BT3 group was isolated from the BT2 group by the second axis. The between host species identity inertia was 0.45, representing 24% of the total inertia.

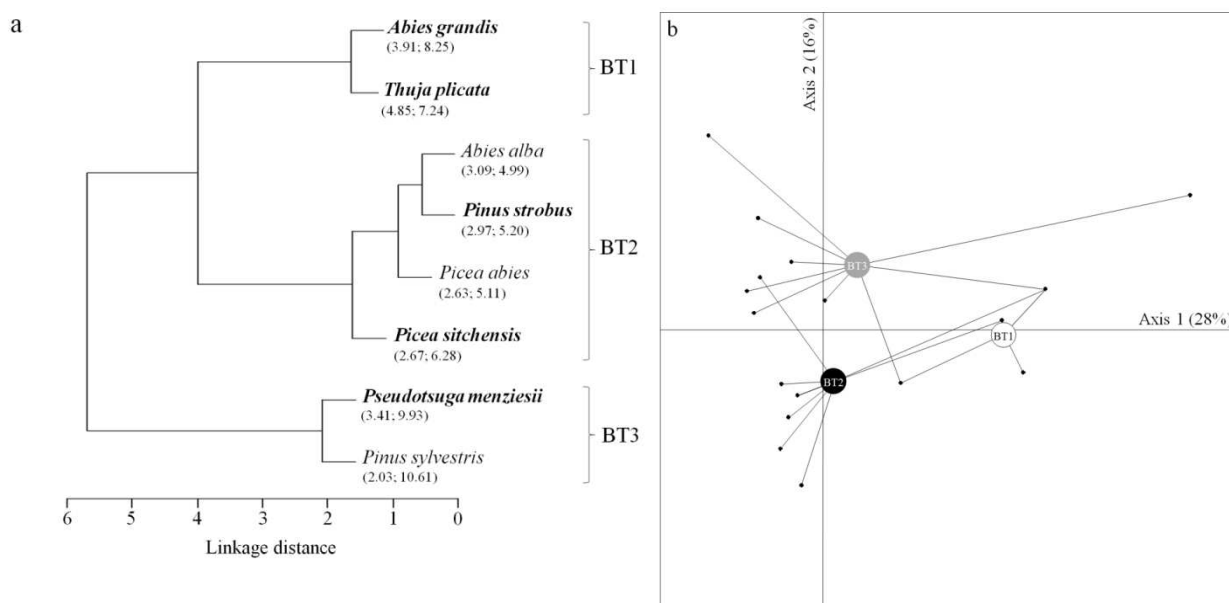


Figure 3: (a) Clustering of native and exotic (in bold) conifer tree species on the basis of mean bark thickness similarities. Name of tree species above, in brackets, average bark thickness at 1/10th and at 9/10th of the trunk height, are indicated respectively. (b) Factorial correspondence analysis (CoA) of the bark beetle species occurrence on different native and exotic conifer species. Projection of the sampled trees upon the axes 1 and 2 of the CoA. Points are grouped by host similarities on bark thickness. The white circle is placed at the gravity centre of conifer species belonging to the group BT1, the black circle at the gravity centre of conifer species belonging to the group BT2 and the grey circle at the gravity centre of conifer species belonging to the group BT3. Lines indicate links between gravity centres and their corresponding samples.

Role of the tree taxonomic proximity

The dendrogram built from the Sørensen's quotient of similarity of bark beetle communities separated the conifer species into two groups (Fig. 4a), one group including *P. sylvestris*, *P. strobus*, *P. abies*, *P. sitchensis* and *P. menziesii* and the other *A. alba*, *A. grandis* and *T. plicata*. These groups were consistent with those obtained from the phylogenetic tree built with the same conifers species and based on their DNA sequences of the *rbcL* (Fig. 4b). The first group of the Sørensen's analysis corresponded to the Pinoideae subfamily (Verhaeghe, 2003) and the second gathered the Abietoideae subfamily and the Cupressaceae family. Within each subfamily however, tree species separation according to Sørensen's quotient of similarity did not match with the phylogenetic relatedness since the two species of *Picea* and *Pinus* were not gathered together and *Abies* was closer to *Thuja* than to Pinaceae species.

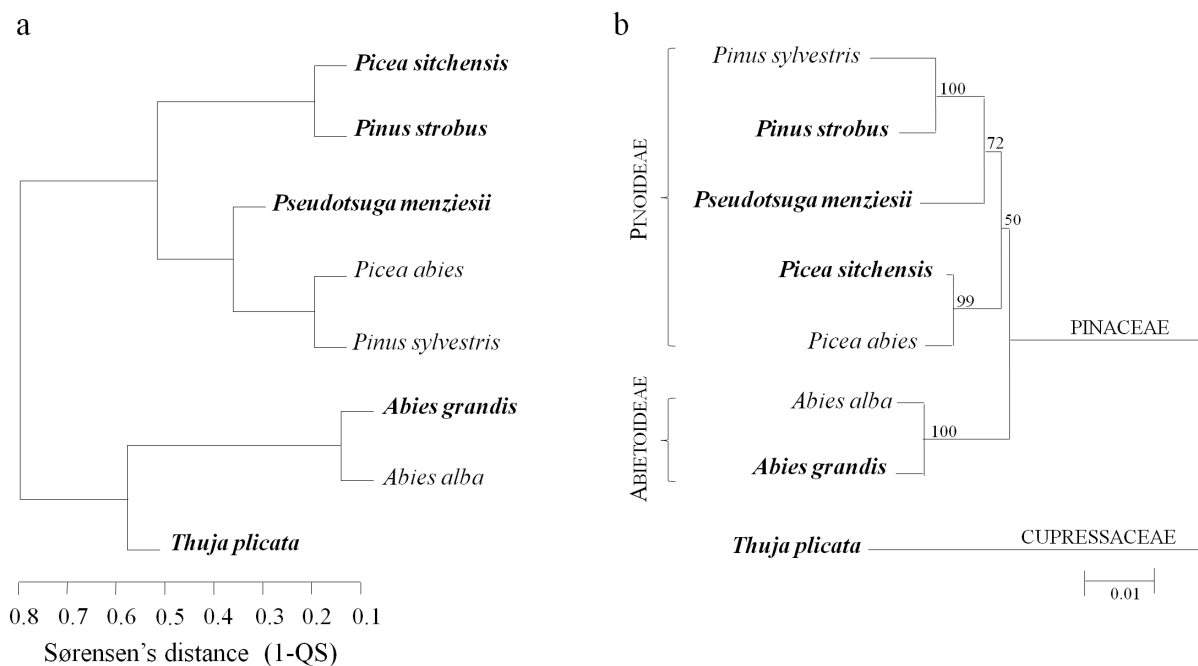


Figure 4: (a) Similarity of bark beetle species communities between conifer tree species based on the Sørensen's Quotient of similarity. (b) Phylogenetic reconstruction of the studied conifer species obtained by Neighbor Joining analysis of nucleotide sequences of *rbcL*-gene. Number indicated bootstrap support based on 100 replicates, $P < 0.05$. Exotic tree species are in bold.

Effect of the bark beetle host range

The percentage of exotic tree species colonised by each beetle species was positively and significantly correlated with the percentage of native tree species colonised (Pearson's coefficient $r = 0.67$, $P = 0.01$, $n = 13$; Fig. 5).

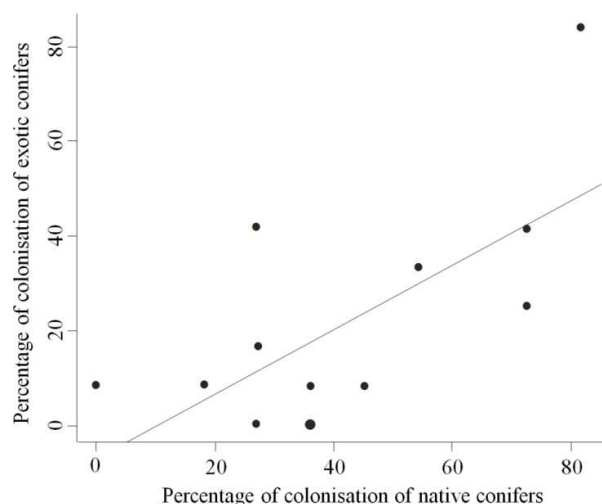


Figure 5: Correlation between the percentage of colonised exotic conifers and the percentage of colonised native conifers (one dot corresponds to one bark beetle species and the larger dot to two bark beetle species). Pearson's coefficient correlation: $r = 0.67$, $P = 0.01$.

Discussion

Bark beetles diversity

Eighteen of the 60 indigenous bark beetle species reported on conifers in France (Balachowsky, 1949) were collected. Many species were missing, probably because we only investigated eight conifer species in two regions and focused on the bole on freshly felled trees only, but our sampling included 12 beetle species considered as important pests in Europe (Grégoire and Evans, 2004). The beetles' host range observed in our study is congruent with previous field reports (Balachowsky, 1949, Chararas, 1962). Most bark beetle species were collected on their preferred host species or genus or tree species already known to belong to their host range. *Hylastes cunicularius*, *I. acuminatus*, *P. curvidens*, *P. pityographus*, and *X. saxesenii* were however rare in our study although they are generally described as common on the investigated conifer species. *Ips sexdentatus* and *P. chalcographus* were reported for the first time on *P. menziesii* and *T. plicata*, respectively.

Exotic conifer species were not more attacked than natives ones

Although the exotic conifer species considered here were introduced in France less than 200 years ago (Agnolletti and Anderson, 2000), they were all colonised by indigenous bark beetle species. We found no significant difference when comparing the cumulated insect richness according to the tree status (native or exotic). This suggests that the potential rate of recruitment of the exotic species is at least equal to that of the native ones. Surprisingly, the introduced North American bark beetle species *G. materiarius* was not more present on its native hosts (various Pinaceae genera, Balachowsky, 1949) than on the European Pinaceae species, while *X. germanus* showed a good ability to colonise new hosts. The CoA identified two significantly distinct communities of indigenous bark beetles according to the native or exotic status of their host trees. Consequently, the native or exotic status of host trees may have a certain influence on colonisation by bark beetles. The analyses of other factors such as species host identity and bark thickness should bring to light the distribution modalities of bark beetle assemblages.

Importance of the host tree identity and their taxonomic relatedness

Many bark beetle species are known to have a wide potential host range within the Pinaceae family, but their attacks are generally concentrated on one genus: *Pinus* for *T. piniperda*, *Abies* for *C. piceae* or *Picea* for *I. typographus*, (Balachowsky, 1949; Chararas, 1962). Furthermore, host selection experiments show they exhibit a certain preference towards their main hosts (Gratton and Welter, 1998, Bertheau et al., In press). It is thus not surprising that host tree species played a fundamental role in structuring bark beetle communities in our study. It was confirmed by the CoA, which grouped the exotic *P. sitchensis* and *A. grandis* with their respective native congeners. This supported the observation that beetles tend to specialise on a particular genus. Similar groupings have also been reported when considering larval performances of *Dendrolimus sibiricus* Tschtv. on different native and introduced European conifers during quarantine experiments in Belgium (Kirichenko et al., 2008). However, both in our study and in Kirichenko (2008), *P. strobus* was associated with *Picea* rather than with *P. sylvestris*. Apart from this exception, our results supported the hypothesis that the presence of closely related native host plants in the area of introduction increases the likelihood that exotic plants will be colonised by indigenous insects (Strong et al., 1984, Connor et al., 1980). The results from the Sørensen's index of similarity comparing bark beetle communities among the different conifer species also support this hypothesis since the two main groups obtained with this analysis matched with the two subfamilies Pinoideae and Abietoideae. However, within the subfamily Pinoideae, the grouping

of the tree species was not congruent with their phylogenetic relatedness. The similarity among beetle communities was indeed lower between congeners (*P. sitchensis* vs. *P. abies* and *P. strobus* vs. *P. sylvestris*) than between non congeners (*P. sylvestris* vs. *P. abies* and *P. menziesii* vs. *P. sylvestris* or *P. abies*). Our results thus support the idea that tree taxonomic relatedness is an important factor favouring host shift, but only at the subfamily level.

Influence of the resource similarities

Host range and host specificity can be related to plant relatedness since insect communities can reflect phylogenetic distance between their host plants (Ødegaard et al., 2005). The relationship between insect recruitment and host-plant taxonomy often results from chemical and/or morphological similarities among related plant species (Ehrlich and Raven 1964; Connor et al. 1980; Strong et al. 1984), suggesting that these similarities can be more decisive than the phylogenetic relationships *per se* (Hatcher, 1994, Becerra, 1997, Wahlberg, 2001, Ehrlich and Raven, 1964). Indeed, it is not uncommon to find two unrelated species sharing similar resources, although this is more frequent among closely related species. In general, bark thickness is a good segregating factor among sympatric bark beetle species (Paine et al., 1981, Amezaga, 1996, Amezaga and Rodríguez, 1998) as well as among different hosts for a given bark beetle species (Bertheau et al., In press). In the present study, three different groups of conifers were observed according to similarities in their bark thickness, each group being associated with particular bark beetle communities, according to the CoA. Some beetle species established on trees showing a heterogeneous and thick bark such as *P. sylvestris* or *P. menziesii*, whereas others selected trees having a homogeneous and thin bark such as *P. abies* or *P. strobus*. A similar bark thickness in native and exotic tree species could therefore facilitate the indigenous bark beetles' shift. This would explain the grouping of *P. strobus* with *Picea* instead of *P. sylvestris* in the CoA or using the Sørensen's distances. Some bark beetle species seem thus to seek similar resources (e.g. thin bark) rather than phylogenetic relationships, as previously stated (Bertheau et al., in press).

Other host-related influencing factors

Abundance of both exotic and native tree species could also affect the likelihood of beetles' host shift. The larger the resources represented by introduced plants are, the more rapidly the insects can adapt to these new hosts (Strong, 1974b, Strong et al., 1977, Degomez and Wagner, 2001). Together with bark thickness similarities with *P. sylvestris*, this could also explain why *P. menziesii*, the most planted conifer species in France (Riou-Nivert, 1996), exhibited high bark

beetle species richness although it has no congener in Europe. Furthermore, a close geographical proximity of widespread and abundant native hosts could also help the shifting of indigenous insects to even unrelated exotic hosts (Winter, 1974, Strong et al., 1984). Pinaceae are well represented in France and are the most planted conifer species, particularly in Limousin and Jura (Riou-Nivert, 1996). In these two regions, native Pinaceae species, mainly *P. abies* and *P. sylvestris*, dominate coniferous forests and all plots of exotic species were within a distance of 500 meters from a native species. A rich regional pool of indigenous bark beetle species was thus available to colonise exotic Pinaceae species. Nonetheless, a further study would be necessary to state the influence of plantation surface on beetle colonisation likelihood.

Influence of the insect host specificity

Polyphagous species tend to be better colonisers of exotic trees than specialists (Strong et al., 1984; Fraser and Lawton, 1994) and thus, if plant- and stand- related factors influence the colonisation process of bark beetles, they must be considered in relation to insect host specificity. Our results show that indigenous beetles having a wide host range, such as *P. chalcographus*, *I. typographus*, *H. palliatus* or *D. autographus*, colonised the highest numbers of exotic conifers species. This suggests that the success of bark beetles' shift onto new host tree depends on their plasticity, i.e. on their tolerance to new diets, oviposition sites or on their capacity to cope with tree defences. *Pityogenes chalcographus* even appeared highly plastic since it was able to colonise even *T. plicata*, a genus which did not belong to the family of its ordinary host range.

Compared to most phytophagous insects, bark beetles develop entirely and during almost their whole life cycle inside their host plants and are thus intimately linked to them. Consequently, they are expected to exhibit more difficulties for shifting and to need more time to adapt to novel hosts than other phytophagous species (Gaston et al., 1992, Strong et al., 1984, Lieutier, 2006). In our study, bark beetles exhibited a rather good ability to adapt to exotic species, at least among the Pinaceae family since only one non Pinaceae species was considered. Future studies involving a larger tree range and including more unrelated tree species would allow a better understanding of the effect of bark beetle host specificity and plasticity.

Conclusions

Our results support the assertions that indigenous phytophagous insects adapted rapidly to conifers introduced in Europe (Evans 1987; Lindelöw and Björkman, 2001; Dalin and Björkman

2006; Lieutier, 2006; Roques et al., 2006). The shift of indigenous bark beetle species on exotic host trees appeared to be driven by the cumulated effects of different factors more or less correlated with each other. The presence of phylogenetically related native conifers species and that of similar resources seemed to play a decisive role, in combination with insect host specificity. But further factors like the abundance of host tree species and the geographical proximity of native tree species around the exotic ones might also be involved. Tree taxonomic proximity appeared to be a good predictor of shifting probability and the simplest one to consider in forest management, for risk assessment of indigenous bark beetle attacks on newly introduced conifers. Planting exotic trees within stands of taxonomically unrelated species might reduce the rate of bark beetle adaptation to the novel hosts. Despite the forecasts performed by previous studies (Zobel et al., 1987; Dalin and Björkman, 2006), our inventory showed that nowadays exotic conifers in France are as colonised by indigenous bark beetles as native ones. However and as pointed out by Degomez and Wagner (2001), from a purely economic perspective, the total number of pest species on an exotic tree may be less relevant to damage than the impact of a particular pest. Among the 13 bark beetle species collected on the exotic tree species that we considered, 12 were significant conifer pests in Europe, such as *P. chalcographus* or *I. typographus* which exhibited a high ability to colonise all exotic Pinaceae species. Considering that beetle plasticity favours host shift, this last observation suggests that these two species could have a high invasive potential if introduced in exotic areas.

Acknowledgments

This work is part of the PhD thesis of C. Bertheau carried out under the directorship and supervision of F. Lieutier with the participation of G. Roux-Morabito as a co-supervisor. It was supported by grants from the French Ministry for Agriculture, Fisheries and Rural Affairs (General Directorate of Forests and Rural Affairs) and from the French Ministry of Research and Education. We are grateful to Philippe Massot and Dominique Jacquin (Office National des Forêts) for their help in choosing the experimental plots, and providing conifers trees and forest information. We also thank Carine Martin (LBLGC Orléans), Jacques Garcia (INRA Orléans), Sophie Pointeau and Vincent Lesieur (Orléans University trainees) for their participation. Thanks also to Daniel Sauvard (INRA Orléans) for his help in bark beetle identifications and to Thierry Noblecourt (Office National des Forêts) for validating our identifications.

Chapitre III



3^{ème} échelle d'étude

Etudes comportementale et génétique d'une espèce de scolyte *Pityogenes chalcographus* L. sur conifères autochtones et exotiques en France

Dans ce chapitre, nous nous sommes placés à une troisième échelle d'étude, encore plus fine, afin d'examiner les capacités d'adaptation d'une espèce de Scolyte indigène, *Pityogenes chalcographus*, sur diverses espèces de conifères exotiques en France. Cette approche s'est effectuée à travers deux études complémentaires importantes pour comprendre l'évolution des relations plante-insecte, ainsi que pour envisager un contrôle des dégâts liés aux insectes forestiers ravageurs:

- Une étude comportementale a eu pour objectifs, d'une part de déterminer les préférences ainsi que les performances de *P. chalcographus* sur diverses Pinaceae exotiques et autochtones appartenant à son spectre d'hôtes, d'autre part de tester si les préférences-performances observées sont corrélées au degré de proximité taxonomique ou au degré de similitude des ressources entre essences.

- Une étude génétique a estimé les effets d'une extension de la gamme d'hôte de *P. chalcographus* à de nouvelles essences de conifères exotiques, sur la structure génétique de ses populations. Les objectifs spécifiques étaient d'une part, de connaître l'étendue de la diversité génétique des populations de *P. chalcographus* dans le Limousin et le Jura, d'autre part de tester si une éventuelle différenciation génétique entre échantillons collectés sur essences hôtes différentes pouvait refléter une certaine spécialisation vis-à-vis de ces essences.

Lors de l'inventaire terrain, *Pityogenes chalcographus* est rapidement apparu comme un excellent candidat pour étudier les modalités de colonisation des essences exotiques à l'échelle d'une espèce de scolyte. D'un point de vue scientifique en effet, *P. chalcographus* n'est pas

strictement inféodé à *Picea abies* et des attaques sur d'autres espèces de Pinaceae, autochtones et exotiques, ont été rapportées. Les espèces des genres *Picea*, *Larix*, *Pinus*, *Abies* ainsi que *Pseudotsuga menziesii* peuvent lui servir d'hôtes alternatifs (Chararas, 1962; Pfeffer, 1994). C'est principalement ce caractère oligophage qui a retenu notre attention, critère essentiel pour étudier et comparer les préférences et les performances d'une espèce indigène sur différentes essences autochtones et exotiques mais également pour tester l'effet de ces différents hôtes sur la diversité et la structure génétique de l'insecte. De plus, estimer ces différents paramètres peut donner des informations sur la capacité de l'insecte à causer des dommages sur les essences exotiques et peut aider à la construction de protocoles de surveillance ou de contrôle. Connue de tous les forestiers, le chalcographe est en effet un dangereux ravageur des forêts d'épicéas en Europe (8 784 000 ha attaqués entre 1990 et 2000 dans 8 pays européens entraînant la mort de 7 825 000 m³ de conifères), bien qu'en France ses dégâts soient moins élevés que dans d'autres pays européens (Figure III.1) (Byers et al., 1988; Grégoire & Evans, 2004). Il colonise généralement les branches et le tronc des épicéas dépérissants, mais peut occasionnellement attaquer des jeunes plants (Eidmann, 1992; Hedgren et al., 2003).



Figure III.1: Dégâts causés par *P. chalcographus* sur *Picea abies* en forêt de Montbarrey (Jura).

Après la présentation de l'espèce *P. chalcographus*, nous exposerons les résultats de l'étude comportementale, qui ont donné lieu à un article accepté pour publication dans *Agricultural and Forest Entomology*, puis les travaux de l'étude génétique, dont les résultats fond l'objet d'un article en préparation.

III.1 Présentation de *Pityogenes chalcographus*

Pityogenes chalcographus (L.) (Coleoptera, Scolytinae) appartient à la super tribu des Ipini (BEDEL). Le genre *Pityogenes* réunit 13 espèces en Europe dont 6 sont généralement très communes et groupées par Balachowsky (1949) en deux sous genres morphologiquement distincts : *Pityogenes* (BEDEL) et le *Pityocera* (BALACHOWSKY).

Pityogenes chalcographus mesure entre 1,5 et 3 mm de long. En dépit de sa taille minuscule, il est facilement reconnaissable des autres espèces de *Pityogenes* par la coloration de ses élytres rouge-brune et de son pronotum noir quand il a terminé sa maturation (Figure III·2).



Figure III·2: *Pityogenes chalcographus* adulte femelle.

Il présente un dimorphisme sexuel visible à deux niveaux. Les mâles possèdent sur chaque déclivité élytrale trois forts denticules, alors que ceux-ci sont très réduits chez les femelles. Ces dernières, contrairement aux mâles, possèdent une dépression centrale très nette sur le front (Figure III·3) (Pfeffer, 1994).

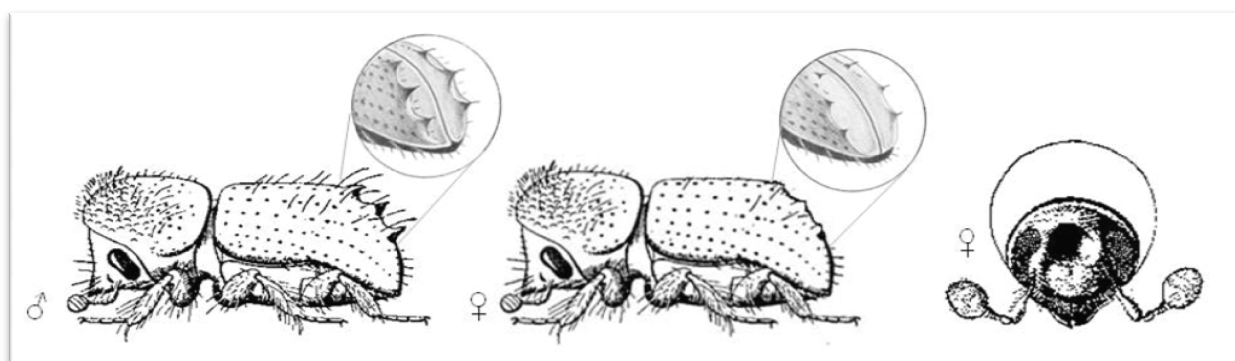


Figure III·3: Dessins de *Pityogenes chalcographus* adultes. Observations du dimorphisme sexuel: à gauche un mâle, au centre et à droite une femelle et sa tête (Chararas, 1962).

Pityogenes chalcographus a généralement 2 générations par an, bien qu'en condition favorable une 3^{ème} génération peut avoir lieu (Avtzis, 2006). Sa période de vol dépend des conditions climatiques, principalement de la température et de la luminosité et par conséquent de l'altitude et de la localité (Chararas, 1962). Ainsi, la première génération émerge en avril dans le centre de l'Europe, tout comme en France, alors qu'elle est retardée en mai ou juin dans les régions du nord de l'Europe ou en altitude. Ce délai dans les périodes de vol peut quelquefois restreindre à une le nombre de génération.

Comme chez toutes les espèces de scolytes, la sélection de l'hôte a lieu lors de la dispersion des adultes grâce à des signaux visuels et olfactifs de l'arbre hôte (Byers, 2004; Campbell & Borden, 2006). Les mâles de *P. chalcographus* sont attirés par un mélange de monoterpènes composé d' (+) α pinène, (-) β pinène et de camphène (Chararas, 1962; Byers, 2004). Une fois l'insecte arrivé sur l'arbre hôte et l'alimentation commencée, ces substances sont détoxifiées dans l'intestin et transformées en phéromone d'agrégation. Celle-ci est un mélange de deux substances chimiques : le 2-ethyl-1,6 dioxaspiro[4.4]nonan, appelé le chalcogran et le methyl-E,Z-2,4-decadienoate (Byers et al., 1988; Byers et al., 1990). Elle attire à la fois les mâles et les femelles, ce qui conduit à une attaque en masse qui, au-delà d'une certaine densité, contribue à dominer les mécanismes naturels de défense de l'arbre. Le chalcographe est aidé dans cette installation par son association avec des champignons (blue stain fungi) du genre *Ophiostoma* et *Ceratocystis* (Kirisits, 2004). Les deux catégories d'organismes tirent un bénéfice mutuel de leur association : les champignons sont transportés par les insectes et, en stimulant les mécanismes de défense de l'arbre hôte, ils contribuent à épuiser les défenses de l'arbre (Berryman, 1972; Paine et al. 1997; Lieutier, 2004).

L'espèce est polygame et fore un système de galeries maternelles de forme étoilée à l'intérieur du phloème. Chaque mâle creuse une chambre d'accouplement (Figure III-4) où il est rejoint 1 à 2 jours plus tard successivement par 3 à 9 femelles. Après fécondation, chacune d'elles creuse une galerie maternelle de 5 à 50 mm, le long de laquelle elle dépose 40 à 70 œufs, chacun dans une encoche. Les encoches de ponte mesurent ½ mm de long sur ½ mm de large et sont disposées de manière très irrégulière soit sur les 2 bords de la galerie maternelle soit sur 1 seul bord. Elles peuvent être très voisines (2 à 4 mm) ou très éloignées l'une de l'autre (8 à 20 mm) (Klausner, 1954). Après éclosion, les larves creusent des galeries larvaires sinueuses mais relativement courtes (de 0,5 à 4 cm) perpendiculaires aux galeries maternelles. Le nombre de stades larvaires n'est pas connu de façon très précise ; il serait de 3 ou 4 (Chararas, 1962 ; Postner, 1974). Chaque larve de dernier stade creuse une chambre nymphale où elle achèvera son développement. Après leur métamorphose, les jeunes imagos réalisent une nutrition de

maturation sexuelle dans le phloème, puis émerge de l'arbre (Balachowsky, 1949; Chararas, 1962).



Figure III-4: Système de galeries de *Pityogenes chalcographus*. A partir de la chambre d'accouplement (ca), les femelles creusent leur galerie maternelle (gm) et déposent leurs œufs dans des encoches de ponte (ep). Après éclosion, chaque larve creuse une galerie larvaire (gl) perpendiculaire à la galerie maternelle et qui se termine par une chambre nymphale (cn).

Pityogenes chalcographus montre une nette préférence pour les parties hautes du tronc à écorce fine. Cependant, il peut être aussi présent dans les parties basses du tronc à écorce plus épaisse où il cohabite souvent avec *I. typographus*. Il a même été montré que le succès reproductif de *P. chalcographus* était significativement plus important lorsque ce dernier cohabitait avec *I. typographus*, ce qui permet sans doute aux deux espèces de mieux vaincre la résistance de l'arbre (Byers, 1993).

La distribution géographique actuelle du chalcographe est large et recouvre celle de son principal hôte *Picea abies*. Cependant, les travaux de Führer (1976, 1977) ont révélé une différenciation des populations Européennes en deux races biologiques, celle du Nord-Est de l'Europe et celle du Centre de l'Europe (Figure III-5).



Figure III-5: Aire de distribution naturelle de *Picea abies* autochtone en Europe (en bleu). Source Euforgen, Skråppa 2003). Division des populations de *P. chalcographus* étudiées par Führer (1976, 1977, 1978) en deux races biologiques : la race du Centre de l'Europe (ronds) et celle du Nord-Est de l'Europe (carrés). La ligne rouge en pointillés correspond à la zone de séparation supposée entre les deux races.

Ces deux races ont été découvertes grâce à des expériences de croisement conduisant à une incompatibilité unidirectionnelle. Quand des femelles du Centre de l'Europe étaient croisées avec des mâles du Nord-Est, un déclin significatif de la descendance était observé en comparaison des croisements intra-populations, tandis que ce déclin ne s'observait pas avec le croisement inverse. Des analyses morphométriques ont en outre montré des différences aux niveaux des antennes, de la déclivité élytrale et de l'abdomen, séparant donc ces deux races d'un point de vue morphologique (Führer, 1978 ; Figure III.6).

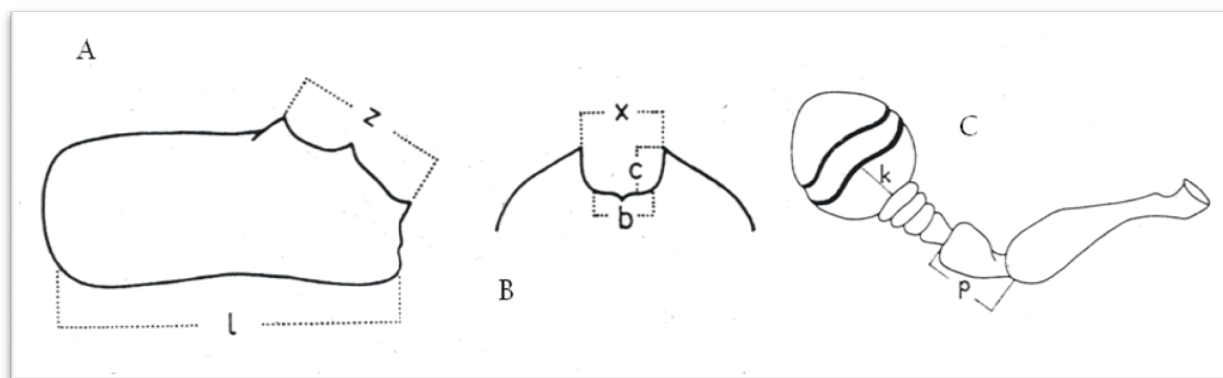


Figure III.6: Caractères morphologiques spécifiques à *Pityogenes chalcographus* adultes développés par Führer(1978).

- A : Vue de coté de la déclivité élytrale d'un mâle adulte.
 z = distance entre le premier et le troisième tubercule latéral de la déclivité élytrale
 l = longueur de l'élytre
- B : Profile de la zone de suture des épines d'un mâle adulte.
 x= distance extérieure entre les tubercules latéraux
 b= distance intérieure à la base des tubercules latéraux
 c= distance entre la pointe et la base des tubercules latéraux
- C : Antenne
 k= distance entre la base de la massue et la première suture de la massue.
 p= longueur du pédicelle

Récemment la phylogéographie de *P. chalcographus* dans 39 localités d'Europe sur *P. abies* a été réalisée par Avtzis et al. (2008a). Cette étude avait pour objectif de tester si les deux races biologiques de *P. chalcographus* mise en évidence par Führer (1976, 1977, 1978) étaient génétiquement différenciées. Cette analyse, basée sur le marqueur mitochondrial COI, a révélé la présence de trois clades majoritaires numérotés de I à III, le clade III étant subdivisé en 4 sous clades IIIa, IIIb, IIIc et IIId. Plus de 80% des individus analysés ont des haplotypes présents dans les clades I et III. Les haplotypes du clade I sont, pour la majorité, localisés dans les régions du nord de l'Europe, où seul 30% des haplotypes du clade IIIa sont présents. En revanche, ces derniers sont majoritaires dans le centre de l'Europe. La séparation de ces deux clades a été confirmée par des expériences de croisement entre des individus des clades I et IIIa et a montré une incompatibilité unidirectionnelle entre les mâles du clade I et des femelles du clade IIIa. Ces

travaux, basés à la fois sur des études comportementales et génétiques confirment donc l'existence des deux races biologiques mise en évidence par Führer (1976, 1977, 1978). L'existence des deux clades majoritaires (I et III) daterait d'environ 70 000 à 100 000 ans (Avtzis et al., 2008a). Les populations de *P. chalcographus* auraient accumulées une incompatibilité allélique entraînant un isolement reproductif (Turelli et al., 2001). Au cours des dernières glaciations, les populations de *P. chalcographus* auraient partagées les mêmes zones refuges que *P. abies*, à savoir les Apennins, les Alpes dinariques, les Carpates et Kostroma (Schmidt-Vogt, 1977; Lagercrantz & Ryman, 1990; Giannini et al., 1991; Acheré et al., 2005). L'amélioration des températures commencée il y a 15 000 ans aurait ensuite permis le retour de *P. abies* et de *P. chalcographus* dans leurs zones d'origine.

III.2 Etude comportementale de *Pityogenes chalcographus*

Connaître les préférences et les performances d'insectes phytophages au sein d'une gamme de plantes hôtes, qu'elles soient habituelles ou nouvelles, est d'une importance particulière pour comprendre l'évolution des interactions plantes-insectes et prédire les risques de dommage. En effet, ces deux paramètres peuvent avoir une réelle incidence en facilitant ou retardant le passage des insectes sur un nouvel hôte, ce passage impliquant une reconnaissance du nouvel hôte suivie de son acceptation comme substrat pour l'oviposition des adultes et le développement des larves (Agosta, 2006). Si le nouvel hôte apparaît à la fois comme une essence préférée par le phytophage et comme un substrat favorable au développement de sa descendance, l'adaptation à cet hôte sera facilitée et d'importants dégâts pourront survenir. Toutefois, malgré l'intérêt de telles études, seuls quelques travaux ont été réalisés sur les préférences et/ou les performances des scolytes sur diverses essences de conifères en Europe (Walker & Ross, 1975; Chararas et al., 1982; Lieutier et al., 1997; Faccoli, 2007). Dans le cadre de cette thèse, il semblait donc tout à fait indispensable d'étudier les préférences et les performances d'une espèce de scolyte, *P. chalcographus*, ainsi que les facteurs éventuels intervenant sur ces paramètres. Ces travaux ont donné lieu à un article accepté pour publication dans *Agricultural and Forest Entomology*.

III.2.1 Présentation de l'article et principaux résultats

Le chalcographe est une espèce oligophage colonisant différentes essences de Pinaceae autochtones et exotiques mais il se rencontre plus fréquemment sur *Picea abies* sur lequel il peut causer d'importants dégâts. Une première question est donc de savoir si *P. chalcographus* possède une réelle préférence pour *P. abies* face aux autres essences ou si sa fréquence plus élevée sur cette essence résulte du fait que celui-ci est l'hôte qui permet le meilleur développement de sa descendance. Comme toutes les espèces de scolytes, l'intimité du contact de *P. chalcographus* avec son hôte est très forte puisque la quasi-totalité du cycle est endophyte. Lors de la pénétration dans le phloème pour la ponte, les parents sont en contact direct avec le futur site d'oviposition et de développement larvaire. Ils doivent donc être capables de détecter des signaux relatifs à l'adéquation du substrat tant pour la ponte que pour le développement des larves. De plus, les larves sont incapables de se déplacer si le substrat est défavorable. En conséquence, une autre interrogation concerne l'existence d'un lien positif entre les préférences des adultes et les performances des larves, ainsi que le prévoit l'hypothèse des contraintes phylogénétiques (Price, 1994; Craig & Ohgushi, 2002).

Il apparaissait donc primordial d'approfondir nos connaissances sur les préférences des adultes et les performances des larves vis-à-vis de diverses essences de Pinaceae autochtones et exotiques appartenant à la gamme d'hôtes de *P. chalcographus*. Notre premier objectif a donc concerné ces aspects, pour déterminer ensuite s'il existait une corrélation positive entre les préférences et les performances. En deuxième lieu, il était intéressant de connaître les facteurs qui pouvaient conditionner les préférences et les performances, entre autres la présence d'une essence autochtone congénère à celle introduite (Connor *et al.*, 1980; Lieutier, 2006; Roques *et al.*, 2006). Notre second objectif a donc été de relier l'ordre de préférences-performances de *P. chalcographus* à la proximité botanique des essences. D'un point de vue appliqué, les résultats de ces approches pouvaient apporter une aide précieuse dans l'élaboration de méthodes de surveillance et/ou de contrôle des attaques de *P. chalcographus*, dans les forêts où les plantations d'essences exotiques ont été importantes.

Des tests de choix et de non choix ont été réalisés au laboratoire. Nous avons utilisé deux paires d'essences congénères formées chacune d'une essence exotique et d'une essence autochtone : *Picea abies* (Pa) vs. *Picea sitchensis* (Psi) et *Pinus sylvestris* (Psy) vs. *Pinus contorta* (Pc). Nous avons aussi jugé intéressant d'inclure dans l'étude *Pseudotsuga menziesii* (Pm), essence exotique, parce qu'elle ne possède pas d'essence congénère en Europe et qu'elle occupe une place importante dans les reboisements.

Divers paramètres liés aux préférences et aux performances de l'insecte ont été mesurés (Figure III-7).

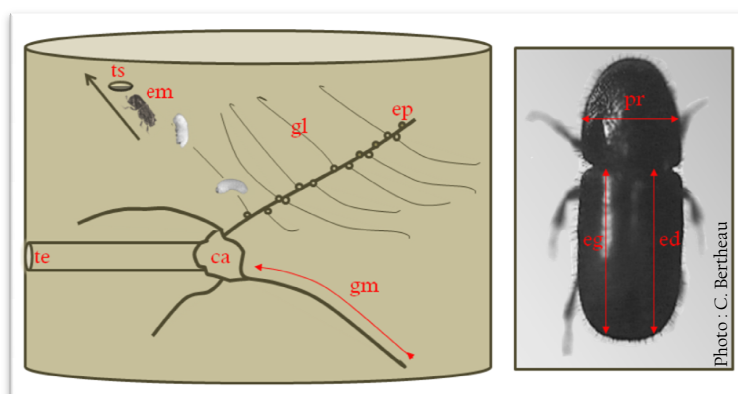


Figure III-7: Présentation schématique des paramètres liés aux préférences et aux performances de *Pityogenes chalcographus*. A gauche, mesures du nombre de trous d'entrée (te), de chambre d'accouplement (ca), d'encoches de ponte (ep), de galerie larvaire (gl), de trou de sortie (es), d'émergents (em) ainsi que le nombre et la longueur des galeries maternelles (gm). A droite, mesures de la largeur du pronotum (pr) et de la longueur des élytres droite (ed) et gauche (eg).

Les résultats des deux expériences ont montré que l'ordre de préférence des adultes était identique à l'ordre de performance des larves, confirmant ainsi que *Picea abies* était l'essence hôte préférée de *P. chalcographus* mais également l'essence la plus favorable au développement de sa

descendance. Son congénère exotique, *P. sitchensis*, est apparu comme le second choix de l'insecte, à la fois en termes de préférence et de performance. Les deux essences de *Pinus* (autochtone et exotique) ont été les moins sélectionnées par les adultes et les moins favorables au développement des larves, *Pseudotsuga menziesii* occupant une position intermédiaire entre les épicéas et les pins.

Il existe donc bien une corrélation positive entre les préférences et les performances de *P. chalcographus*. Ce phénomène, bien que rare chez les insectes phytophages, est en accord avec la théorie d'oviposition optimale qui stipule que les adultes choisissent comme site d'oviposition l'hôte sur lequel leurs larves se développent le mieux (Jaenike, 1990).

L'ordre des préférences-performances de *P. chalcographus* pour les 5 essences étudiées ne semble en revanche pas soutenir l'hypothèse de la proximité botanique des essences, excepté au sein du genre *Picea* (Figure III-8) mais la similarité de ressources entre essences hôtes a sans doute joué un rôle important. Ainsi, nous avons mis en évidence que l'épaisseur de l'écorce était un important facteur de la sélection de l'hôte chez *P. chalcographus* (Figure III-9). Ce dernier résultat est en accord avec la théorie d'Ehrlich & Raven (1964) qui propose que, dans certaines situations, la probabilité de passage sur un nouvel hôte est liée à la similarité des ressources entre essences hôtes plutôt qu'à leur proximité phylogénétique.

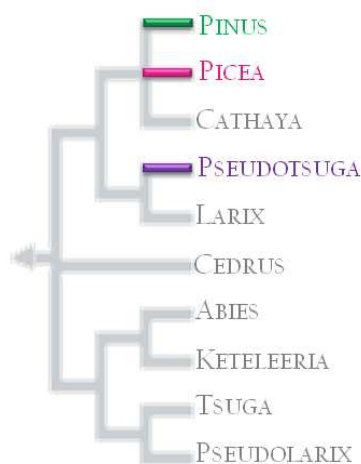


Figure III-8: Phylogénie des espèces de Pinacées (Aaron, 1996).

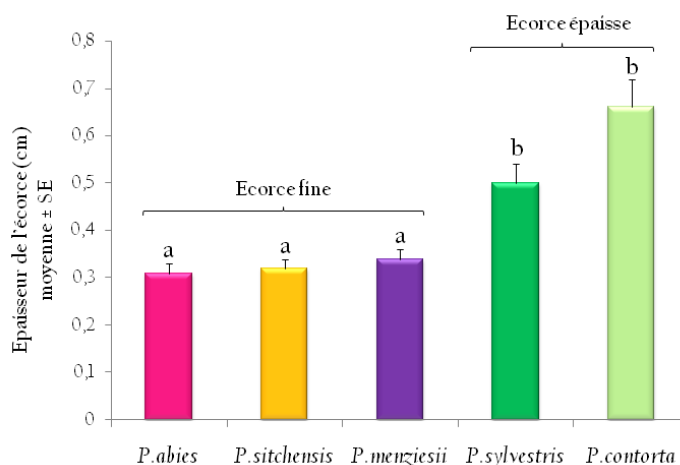


Figure III-9: Epaisseur moyenne d'écorce ($\pm$ erreur standard) des 5 essences de Pinacées étudiées. Les barres d'histogrammes affectées des mêmes lettres ne diffèrent pas significativement entre elles (test de Kruskal-Wallis, $P < 0,05$).

ARTICLE 3

PREFERENCE-PERFORMANCE RELATIONSHIP AND INFLUENCE OF PLANT RELATEDNESS ON HOST USE BY *PITYOGENES CHALCOGRAPHUS* L. (COLEOPTERA: SCOLYTINAE)

1. *Pityogenes chalcographus* L. (Coleoptera: Scolytinae) causes damage in European coniferous forests, primarily on *Picea abies* L. Karst., but is also recorded on other native and exotic Pinaceae species. Estimating adequacy between adult preference and larval performance of this beetle among its host-range, and the influence of plant taxonomic relatedness on these parameters, would provide useful information on the beetle's ability to shift onto novel hosts.
2. Choice and no-choice assays were conducted under laboratory conditions. Adult preference and larval performance parameters among two native (*Pinus sylvestris* L. and *Picea abies*) and three exotic north American (*Pinus contorta* Dougl., *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and *Pseudotsuga menziesii* Mirbel (Franco)) conifer species were measured.
3. *Pityogenes chalcographus* exhibited a significant positive relationship between preference and performance. *Picea abies* was both the preferred and the most suitable host species for larval development. The closest relative, *Picea sitchensis*, was the second best choice in terms of preference and performance. *Pseudotsuga menziesii* occupied an intermediate position for both beetle preference and performance, and *Pinus* spp. were the least suitable hosts for beetle development.
4. Adult preference and larval performance ranking among hosts gives little support to the plant taxonomic relatedness hypothesis. Taxonomic relatedness could play a role on the diet breadth but only at a limited scale, within the genus *Picea*. At higher taxonomic levels, other factors like bark thickness might be decisive.

Sous presse dans Agricultural and Forest Entomology: C. Bertheau, A. Sallé, G. Roux-Morabito, J. Garcia, G. Certain and F. Lieutier. Preference-performance relationship and influence of plant relatedness on host use by Pityogenes chalcographus L. (Coleoptera: Scolytinae).

Introduction

The increase in global travel and trade favours the dispersal of organisms and modifies their geographical range, thus creating new interactions. Phytophagous insects, for example, are increasingly confronted to novel hosts either within their natural range due to plant introductions or in new geographical areas where insects are introduced. These new interactions can result in extensive insect damage that threatens natural and agricultural ecosystems (Strong, 1974a,b; Liebhold *et al.*, 1995). In this context, knowledge of adult preference and larval performance of insect pests among actual and potential host plants is of particular importance and has both an economical and ecological interest. Both traits can affect the insects' potential host range and their ability to shift onto novel, exotic hosts. To colonize a new host or for a successful host shift to occur, an insect should be able to recognize it and accept it as a valuable substratum for oviposition, and larvae should be able to develop on the host (Agosta, 2006). When a novel plant is both among the preferred species of an insect pest and a suitable substratum for its larval development, significant damage is likely to occur. Many theoretical and empirical studies on phytophagous insects examined the prediction that female oviposition preferences will be positively correlated with larval performance. However, these studies have yielded results ranging from good to poor correlation (Jaenike, 1990; Thompson & Pellmyr, 1991; Mayhew, 1997; Gratton & Walter, 1998; Agosta, 2006). According to the phylogenetic constraint hypothesis, a good match between oviposition preference and larval performance requires two conditions. Firstly, insects should lay their eggs within plant tissues, where during host tissue penetration they will be able to detect cues related to host suitability for larval development. Secondly, larval development should depend on oviposition site, which will generate a selective pressure on adult oviposition preference (Price, 1994; Craig & Ohgushi, 2002).

Several factors can modulate adult preference and larval performance among potential hosts. The presence of native congeners seems to ensure better colonization on exotic tree species by indigenous phytophagous insects (Connor *et al.*, 1980; Lieutier, 2006; Roques *et al.*, 2006), suggesting that taxonomic relatedness could influence host plant selection. In some cases, however, the likelihood to shift on a novel host is related to resources similarities among plants rather than to phylogenetic relatedness (Ehrlich & Raven, 1964; Becerra, 1997; Wahlberg, 2001). However, since related plants tend to exhibit high chemical and morphological similarities, the effect of taxonomic relatedness or resources similarities are often difficult to distinguish.

Bark beetles (Coleoptera: Scolytinae) are the most important pests in conifer forests in the world (Grégoire & Evans, 2004). Although tree killing bark beetle species have a host range mainly restricted to a particular tree genus (Sauvard, 2004), many have been observed on a wide

variety of hosts in the wild, on which larval development has been demonstrated under laboratory conditions (Chararas, 1973; Wainhouse & Beech-Garwood, 1994). Thus, scolytids exhibit a certain level of plasticity in both their host selection behaviour and larval development, allowing them to attack exotic trees, often among congeners of their usual host (Sauvard, 2004), suggesting an influence of plant taxonomic relatedness.

Pityogenes chalcographus (L.) occasionally attacks stands of young spruce (Chararas, 1962) and is sometimes regarded as a serious pest in European spruce forests (Grégoire & Evans, 2004). *Pityogenes chalcographus* primarily develops in *Picea abies* L. Karst., but has also been recorded in other native and exotic Pinaceae species. Members of the genera *Picea*, *Larix*, *Pinus*, *Abies*, and *Pseudotsuga* can serve as alternative hosts (Chararas, 1962; Pfeffer, 1994). Similar to other bark beetle species, host selection is performed by dispersing males, probably through visual or olfactory signals from the host tree (Byers, 2004; Campbell & Borden, 2006). Once they have selected a host, males emit aggregation pheromones which attract both sexes, and excavate a nuptial chamber in the phloem. Each male is joined by 3 to 9 females, each of which excavates an egg gallery in the phloem where it oviposits in niches (Klauser, 1954). Larval development, pupation and adult maturation all take place in the phloem, after which adults emerge from the tree (Chararas, 1962). Three phases of the life cycle can potentially be influenced by the host tree: host selection, oviposition behaviour and brood development. According to the phylogenetic constraints hypothesis (Price, 1994; Craig & Ohgushi, 2002), since parents are in contact with oviposition site prior to laying eggs and larvae are forced to develop at the oviposition site, a positive correlation among these parameters would be expected. Estimating the adequacy among host selection, oviposition behaviour and brood development could give information on the beetle's ability to damage introduced hosts and would help in building effective monitoring and control methods in European multispecific conifer forests, where planting of exotic tree species has increased in many regions. It would also provide knowledge on the status of *P. chalcographus* as an exotic pest in the non-Palaeartic countries, where it may be introduced.

This study aims at estimating adult preference and larval performance of *P. chalcographus* among several Pinaceae species. According to the optimal oviposition and phylogenetic constraint hypotheses (Jaenike, 1990; Craig & Ohgushi, 2002), we hypothesized that these parameters would be positively correlated. The first objective was to determine the variation of adult preference and larval performance among different Pinaceae species. We also hypothesized that preference and performance would be affected by plant taxonomic relatedness. The second objective was to test whether or not the preference-performance ranking was related to host phylogeny. Choice and no-choice assays were performed with logs from five native or exotic Pinaceae species within the beetle's host range.

Materials and Methods

Biological materials

Adults of *P. chalcographus* were collected from *Picea abies* trap-trees located in two forests of the Limousin region in France: Chamboux (45°40'N; 002°00'E) and Larfeuil (45°30'N; 001°57'E). Trees were felled in February 2007 and colonized by beetles during spring. In May, trees were cut into 1m long logs, brought to the laboratory, and placed at 20°C in plywood boxes (124 cm x 35 cm x 65 cm) equipped with collector tubes. Adults emerged the second and the third week of June 2007. Beetles were sexed according to the elytral declivity pattern (Pfeffer, 1994) and placed at 4°C (one to two days) until use in experiments.

To test the influence of taxonomic relatedness on adult preference and larval performance, two pairs of native and exotic congeneric host species were used: *Pinus sylvestris* L. vs *Pinus contorta* Dougl., and *Picea abies* vs *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. *Pseudotsuga menziesii* Mirbel (Franco), which has no congener in Europe, was also used for comparison. *Pinus sylvestris*, *Pinus contorta* and *Pseudotsuga menziesii* originated from INRA plantations (Orléans, France), and *Picea abies* and *Picea sitchensis* originated from the Chamboux forest. Two to three trees per species were harvested during the first week of June 2007, cut into logs of similar size and brought to the laboratory. For all tree species, log length, diameter and bark surface were 25.05 ± 0.12 cm, 11.85 ± 0.18 cm and 9.0 ± 0.2 dm² (mean $\pm$ SE), respectively. Bark thickness was measured with callipers at two points at each end of the log. To prevent logs from degradation and drying, they were stored at 4°C after each extremity had been sealed with paraffin. Logs were used within two weeks after felling, and were warmed at room temperature one day before starting the experiments.

Choice assays

During the third and the last week of June 2007, 14 containers (height: 78 cm, lower and upper diameter: 51 cm and 71 cm respectively) were filled with five logs (one of each tree species) placed randomly in a vertical position, leaving free the central zone of the containers. Twenty adults (5 males and 15 females) were randomly chosen and placed on the bottom in the center of each container. Containers with the insects were left outdoors, covered with tulle and protected from rain. A control container was set up with five logs of *Picea abies*. Ninety-six hours later, each log was isolated in a tulle bag, brought to the laboratory and kept under long day conditions (16:8 h) at $24^\circ\text{C} \pm 2^\circ\text{C}$. Two months later, bark was removed and the number of entrance and exit holes, number of nuptial chambers, number and length of fertile egg galleries (with egg niches), number

of egg niches, larval galleries and emerging adults were recorded. Elytra length (mean between right and left) and pronotum width were measured on a maximum of 30 emerging adults per log, under a dissection microscope (Motic®) coupled with a camera (Motic Image Plus®). Images were analyzed with the Image J 1.32j software. All measurements were made at a 40x magnification by the same investigator.

No-choice assay

Two successive generations of *P. chalcographus* were studied during the second and the third week of June 2007. Ten logs originating from two or three trees of each Pinaceae species were each drilled through the bark to the cambium level, with one hole (1.5 mm diameter) near each log end. One male *P. chalcographus* was introduced into each hole, followed twenty-four hours later by one female. Holes were covered with a plastic capsule to prevent beetles from escaping. Each log was placed vertically into a box covered with tulle and kept under the same laboratory conditions as in the choice assays, to allow the first generation of *P. chalcographus* to develop. Two months later, two logs of the same species containing the first generation were placed into a container with two or three new logs belonging to the same tree species, so that emerging insects were allowed to attack new logs and produce a second generation brood. Six to ten such replicates were done per tree species. This experiment allowed us to evaluate whether the larval host affected host acceptance and brood performance. Two months later, the bark was removed from all logs and the same parameters as for choice assay were recorded for both generations.

Statistical analyses

All variables were checked for their homoscedasticity (Levene test) and normal distribution (Shapiro – Wilk test). Non-normal data were $\log(x+1)$ or $\text{ArcSin}\sqrt{x}$ transformed. Data that did not fit a normal distribution after transformation were analysed with non-parametrical tests.

Adult preference. Beetle preference among hosts was assessed with attack density (*i.e.* density of entrance holes per dm²). Whether beetles accepted or rejected their host after contact was estimated with two parameters: nuptial chambers and egg galleries.

For the choice assay, densities of attack, nuptial chambers (with and without egg galleries) and fertile egg galleries (with egg niches) were estimated. Linear models were used to measure adult preference, and host species were ranked according to the model coefficient. In our assays both fixed (host species) and random (container) effects may affect adult preference. In

our linear models, fixed effects affect the mean of the response variable, while random effects affect the variance (Pinheiro & Bates, 2002). To avoid misleading interpretation of results due to random effects, we used mixed effects linear models that consider both the fixed effect and random deviations around this effect (*i.e.* random effect) (Pinheiro & Bates, 2002). Three models, corresponding to three response variables (Densities of attack, nuptial chambers and fertile egg galleries) were built with host species as explanatory variable. The only random effect was container, and we also checked that it had no significant fixed component (see Certain *et al.*, 2007 for a similar procedure concerning the spatial variation of Taylor's power law).

A Kruskal-Wallis test was performed to assess whether bark thickness differed among species and Spearman's correlation coefficient (r_s) were calculated to check for relationships between bark thickness and adult preference parameters.

For the no-choice assay, numbers of fertile nuptial chambers (with egg galleries) and fertile egg galleries were recorded for the first generation. The effect of tree species on these parameters was investigated with a Kruskal-Wallis test. For the second generation, to test the ability of beetles to develop successive generations on the same host, we considered the same parameters as in the choice assay. But, since the number of emerging beetles from the first generation differed among host species, we calculated ratios. For each host species we considered the ratios of attack, nuptial chambers and fertile egg galleries to the number of exit holes of the first generation. To assess host species effect on the ratios a Kruskal-Wallis test was performed.

Larval performance. Spearman's correlation coefficients were calculated between number of exit holes and emerging adults for the choice assay and the second generation of the no choice assay. In all these cases, significant positive relationships were found (r_s ranged from 0.73 to 0.92, $P < 0.001$). Hence, for both choice assay and all generations of the no-choice assay, we used only the number of exit holes to calculate the larval survival rate (number of exit holes per egg niches). Female fecundity (number of egg niches per fertile egg galleries), densities of egg niches, larval galleries, exit holes, and length of fertile egg galleries were also measured. Tree species effect on these parameters was assessed using a Kruskal-Wallis test. Comparisons of female fecundity and survival rate between the choice and the non choice assays and comparisons between generations in the no-choice assay were also performed with a Kruskal-Wallis test.

Morphometric analyses were carried out to estimate whether larval host affected the size of emerging adults. Effect of tree species, beetle sex and individual tree on size parameters were investigated using a factorial ANOVA. Pronotum width data were ArcSin $\sqrt{x}$ transformed to fit in with a normal distribution.

Statistical analyses were performed with the R software, version 2.4.1 (R Development Core Team, 2005). All statistical tests were considered significant at $P \leq 0.05$.

Results

Adult preference

In the choice assay, all tree species were attacked by *P. chalcographus*, but *Picea abies* and *Picea sitchensis* were more frequently attacked than the other species. Among the 14 logs of each species, 14 *Picea abies*, 13 *Picea sitchensis*, 8 *Pinus sylvestris*, 2 *Pinus contorta* and 7 *Pseudotsuga menziesii* were attacked. In the mixed-effect linear model analysis, when *Picea abies* was used as the reference, all coefficients associated with other species were negative (Table 1) indicating that other hosts were less selected than *Picea abies*, and thus that *Picea abies* was the preferred species for the three response variables. *Picea abies* was attacked significantly more often than the other host species, and had a higher density of nuptial chambers and fertile egg galleries (Figure 1).

Table 1: Mixed-effect linear model results constructed with the simple model for three response variables tested based on *Picea abies*. See text for details on the model.

Modality	Attack density		Nuptial chamber density		Fertile egg gallery density	
	Value	P-value	Value	P-value	Value	P-value
<i>Picea sitchensis</i>	-0.795	0.016	-0.431	0.008	-0.306	0.039
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	-0.796	0.016	-0.587	< 0.001	-0.336	0.024
<i>Pinus sylvestris</i>	-0.892	0.007	-0.637	< 0.001	-0.372	0.013
<i>Pinus contorta</i>	-1.005	0.003	-0.618	< 0.001	-0.367	0.014
Control test (<i>Picea abies</i>)	-0.223	0.614	-0.021	0.924	-0.159	0.427

The presence of other Pinaceae species did not affect the density of attack on *Picea abies* since the three response variables did not differ between control test and choice assay. Although differences among the four other species were lower than with *P. abies*, a preference ranking could be drawn from the coefficient values. Following *Picea abies*, *P. chalcographus* preference decreased from *Picea sitchensis* to *Pseudotsuga menziesii*, and finally *Pinus* species (Table 1). In all host species, most nuptial chambers had only one egg gallery except for *Picea abies*, where polygamous males were observed (2.4 females per male, SE = 0.4). Bark thickness differed significantly among tree species ($H_{4,71} = 33.00$, $P < 0.001$) and according to pairwise Kruskal-Wallis tests, two significant groups were distinguished: a group with *Pinus sylvestris* (0.50 ± 0.04 cm) and *Pinus contorta* ($0.66 \pm$

0.06 cm) and a group with *Picea abies* (0.31 ± 0.02 cm), *Picea sitchensis* (0.32 ± 0.02 cm) and *Pseudotsuga menziesii* (0.34 ± 0.02 cm). When each tree species was considered separately, there was no relationship between bark thickness and the densities of attack, nuptial chambers and fertile egg galleries. However, when all species were pooled, there was a significant negative correlation between bark thickness and the densities of attack ($r_s = -0.30$, $P = 0.009$) and nuptial chambers ($r_s = -0.28$, $P = 0.015$).

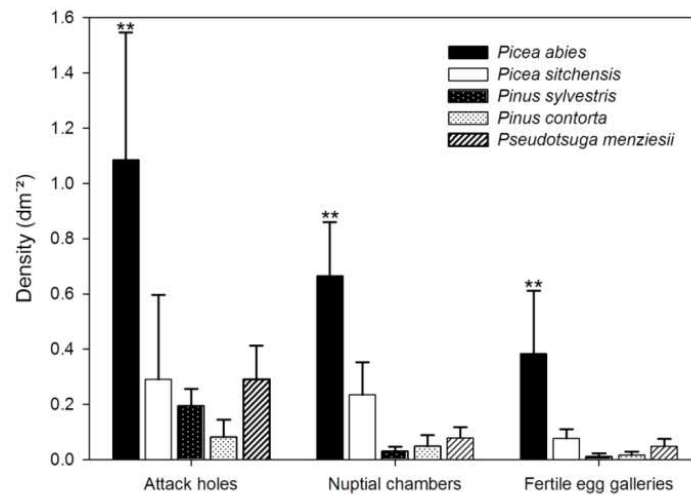


Figure 1: Mean ($\pm$ SE) densities of attack, nuptial chambers and fertile egg galleries of *P. chalcographus* on five host species, during the choice assay. ** indicate the host species significantly preferred by the beetles using a mixed-effect linear model ($P < 0.05$).

In the no-choice assay, 80% of the artificially introduced males in the first generation bored nuptial chambers with egg galleries in *Picea abies*, 55% in *Picea sitchensis*, 25% in *Pseudotsuga menziesii* and 15% in *Pinus* species. *Picea* species exhibited a significantly higher number of fertile egg galleries than the other species and a higher number of nuptial chambers than *Pinus* sp. (Figure 2). Emerging adults of the first generation attacked all tree species, but neither nuptial chambers nor egg galleries were observed in *Pinus sylvestris*; thus this species was excluded from the performance analyses. For the second generation, intra-host species variability was high and no significant difference was found for the ratios of attack ($H_{4,41} = 7.89$, $P = 0.10$), nuptial chambers ($H_{4,41} = 4.99$, $P = 0.29$) and fertile egg galleries ($H_{4,41} = 5.95$, $P = 0.20$) among host species (Figure 3).

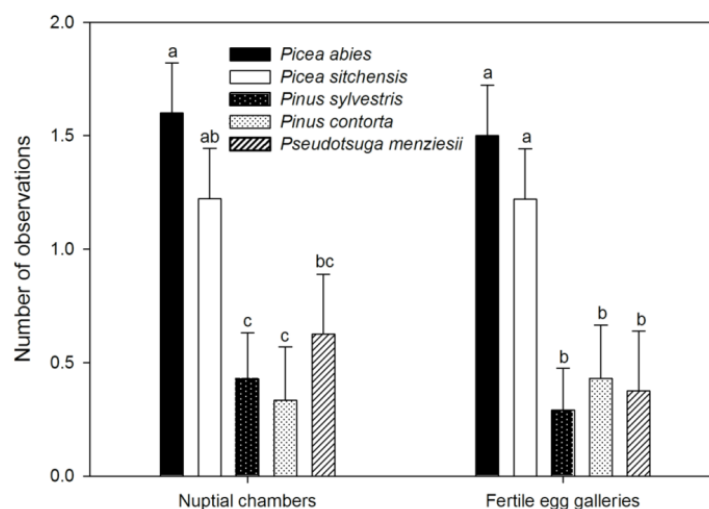


Figure 2: Mean ($\pm$ SE) number of nuptial chambers and fertile egg galleries of *P. chalcographus* after artificial introduction of insects in logs of five different host species. Bars with the same letter did not differ significantly from each other using pairwise Kruskal-Wallis tests ($P < 0.05$).

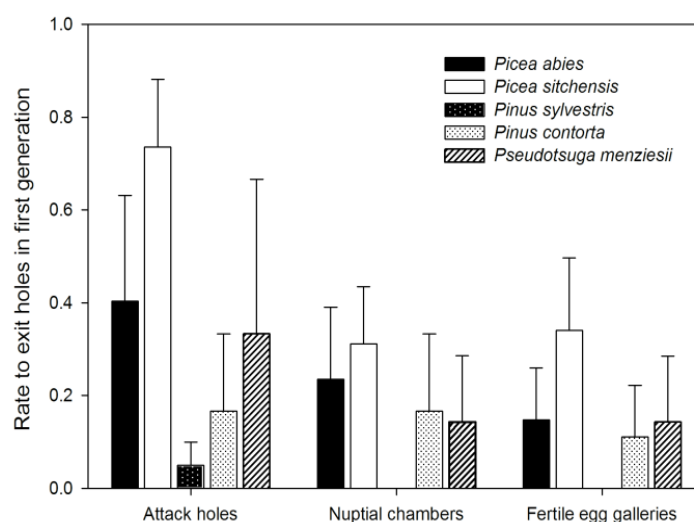


Figure 3: Mean ($\pm$ SE) percentage of attack, nuptial chambers and fertile egg galleries of the second generation calculated on the number of exit holes of a first generation of *P. chalcographus* that developed on five host species following a no-choice assay. NS results were found using pairwise Kruskal-Wallis tests ($P < 0.05$).

Larval performance

In the choice assay, performance parameters were greater in *Picea abies* than in *Picea sitchensis*, but significant differences were found only for larval gallery density and length of fertile egg galleries (Table 2). Fertile egg gallery length, female fecundity, survival rate and exit hole density were significantly higher in *Picea* species than in *Pinus* species. Survival was extremely low in both *Pinus* species. Larval performance in *Pseudotsuga menziesii* did not differ from those in *Picea sitchensis*, even though female fecundity was initially lower.

Table 2: Mean ($\pm$ SE) performance parameters of *P. chalcographus* submitted to a host selection assay among five host species in the choice assay. Groups with a same letter did not differ significantly from each other using pairwise Kruskal-Wallis test ($P < 0.05$). See text for details on the parameters studied.

	<i>Picea abies</i>	<i>Picea sitchensis</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>H</i>	<i>P</i> value
Fertile egg gallery length (mm)	24.72 $\pm$ 1.58 a	14.54 $\pm$ 3.60 b	6.85 $\pm$ 4.53 c	4.32 $\pm$ 2.42 c	10.99 $\pm$ 2.13 bc	$H_{4,145}$ 49.62	< 0.001
Larval gallery density (dm ⁻²)	0.84 $\pm$ 0.11 a	0.35 $\pm$ 0.15 b	0.19 $\pm$ 0.14 b	0.04 $\pm$ 0.04 b	0.15 $\pm$ 0.07 b	$H_{4,145}$ 44.26	< 0.001
Egg niche density (dm ⁻²)	6.55 $\pm$ 3.98 a	1.13 $\pm$ 0.64 ab	0.50 $\pm$ 0.50 c	0.26 $\pm$ 0.18 bc	0.41 $\pm$ 0.22 bc	$H_{4,65}$ 14.83	0.005
Female fecundity	9.93 $\pm$ 2.22 a	6.16 $\pm$ 1.93 a	1.89 $\pm$ 1.89 b	2.57 $\pm$ 1.75 b	2.39 $\pm$ 1.32 b	$H_{4,65}$ 14.37	0.006
Survival rate	0.38 $\pm$ 0.15 a	0.29 $\pm$ 0.12 ab	0.01 $\pm$ 0.01 c	0.01 $\pm$ 0.01 c	0.07 $\pm$ 0.05 bc	$H_{4,65}$ 17.21	0.002
Exit hole density (dm ⁻²)	2.16 $\pm$ 0.85 a	0.94 $\pm$ 0.38 ab	0.07 $\pm$ 0.07 c	0.02 $\pm$ 0.02 c	0.16 $\pm$ 0.09 bc	$H_{4,65}$ 15.01	0.005

Table 3: Mean ($\pm$ SE) performance parameters of *P. chalcographus* in five host species in the no-choice assay. Groups with a same letter did not differ significantly from each other using pairwise Kruskal-Wallis test ($P < 0.05$). See text for details on the parameters studied.

First generation	<i>Picea abies</i>	<i>Picea sitchensis</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>H</i>	<i>P</i> value
Fertile egg gallery length (mm)	21.50 $\pm$ 2.71 a	23.86 $\pm$ 2.29 a	12.07 $\pm$ 3.88 b	9.70 $\pm$ 4.67 bc	18.57 $\pm$ 4.22 ac	$H_{4,86}$ 12.78	0.012
Larval gallery density (dm ⁻²)	0.86 $\pm$ 0.16 a	0.63 $\pm$ 0.17 ab	0.02 $\pm$ 0.02 c	0.36 $\pm$ 0.30 bc	0.10 $\pm$ 0.07 c	$H_{4,86}$ 21.29	< 0.001
Egg niche density (dm ⁻²)	4.55 $\pm$ 1.37 a	2.80 $\pm$ 0.87 a	0.29 $\pm$ 0.23 b	0.95 $\pm$ 0.77 b	1.42 $\pm$ 0.97 b	$H_{4,45}$ 19.05	< 0.001
Female fecundity	26.95 $\pm$ 5.05 a	17.60 $\pm$ 3.63 a	2.10 $\pm$ 1.55 b	4.75 $\pm$ 3.42 b	9.00 $\pm$ 6.91 b	$H_{4,45}$ 19.66	< 0.001
Survival rate	0.25 $\pm$ 0.07 a	0.42 $\pm$ 0.17 a	0.08 $\pm$ 0.08 b	0.01 $\pm$ 0.01 b	0.01 $\pm$ 0.01 b	$H_{4,45}$ 24.19	< 0.001
Exit hole density (dm ⁻²)	1.59 $\pm$ 0.58 a	0.87 $\pm$ 0.37 a	0.21 $\pm$ 0.19 b	0.13 $\pm$ 0.13 b	0.11 $\pm$ 0.11 b	$H_{4,45}$ 22.20	< 0.001
Second generation	<i>Picea abies</i>	<i>Picea sitchensis</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus contorta</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>H</i>	<i>P</i> value
Fertile egg gallery length (mm)	21.33 $\pm$ 2.63 a	24.39 $\pm$ 1.76 a	NA	7.93 $\pm$ 2.80 b	19.85 $\pm$ 7.87 ab	$H_{3,118}$ 14.42	0.002
Larval gallery density (dm ⁻²)	0.01 $\pm$ 0.01 a	0.01 $\pm$ 0.01 a	NA	0 b	0.01 $\pm$ 0.01 ab	$H_{3,118}$ 17.71	< 0.001
Egg niche density (dm ⁻²)	3.82 $\pm$ 2.20 ab	11.16 $\pm$ 4.65 a	NA	0.36 $\pm$ 0.36 b	2.23 $\pm$ 2.23 b	$H_{3,34}$ 9.72	0.020
Female fecundity	14.02 $\pm$ 3.74 a	15.93 $\pm$ 3.02 a	NA	1.50 $\pm$ 1.50 b	5.17 $\pm$ 5.17 ab	$H_{3,34}$ 9.74	0.020
Survival rate	0.13 $\pm$ 0.06 ab	0.24 $\pm$ 0.06 a	NA	0 b	0.02 $\pm$ 0.02 b	$H_{3,34}$ 10.48	0.015
Exit hole density (dm ⁻²)	0.13 $\pm$ 0.06 ab	0.24 $\pm$ 0.06 a	NA	0 b	0.02 $\pm$ 0.02 b	$H_{3,34}$ 10.48	0.015

Performance parameters did not differ between *Picea abies* and *Picea sitchensis* in the first generation of the no-choice assay (Table 3). Performance was significantly greater in *Picea* than in *Pinus* species and *Pseudotsuga menziesii*; however, the density of larval galleries did not differ between *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. Fertile egg gallery length did not differ between *Picea* species and *Pseudotsuga menziesii*. In the second generation, there was no difference between *Picea abies* and *Picea sitchensis* among any of the performance parameters measured (Table 3). In *Pseudotsuga menziesii* the densities of egg niches, exit holes, and the survival rate was significantly lower than in *Picea sitchensis*. Female fecundity and fertile egg gallery length also tended to be lower in *Pseudotsuga menziesii* than in *Picea sitchensis*, but not significantly, while the densities of larval galleries were similar in these two species. Female fecundity was extremely low and no brood development occurred in *Pinus contorta*. There was no difference in performance parameters in any tree species between generations.

Pityogenes chalcographus survival rate did not significantly differ between choice and no-choice assays ($H_{1,118} = 0.64$, $P = 0.42$). However, female fecundity was significantly higher in *Picea abies* and *Picea sitchensis*, (*Picea abies*: $H_{1,22} = 5.86$, $P = 0.02$; *Picea sitchensis*: $H_{1,22} = 6.39$, $P = 0.01$) in the no-choice assay.

In both choice and no-choice assays, no difference in beetle size (elytra length and pronotum width) was observed among host species (choice assay: elytra length, $F_{4,174} = 1.58$, $P = 0.18$; pronotum width, $F_{4,174} = 0.006$, $P = 0.34$; no-choice assay: elytra length, $F_{4,212} = 1.63$, $P = 0.17$; pronotum width, $F_{4,212} = 1.49$, $P = 0.21$) and individual trees (choice assay: elytra length, $F_{1,174} = 0.49$, $P = 0.48$; pronotum width, $F_{1,174} = 1.23$, $P = 0.27$; no-choice assay: elytra length, $F_{1,212} = 0.02$, $P = 0.88$; pronotum width, $F_{1,212} = 0.01$, $P = 0.91$). However, beetle sex had a significant effect on both variables (choice assay: elytra length, $F_{1,174} = 8.812$, $P < 0.01$; pronotum width, $F_{1,174} = 22.337$, $P < 0.001$; no-choice assay: elytra length, $F_{1,212} = 9.476$, $P < 0.01$; pronotum width, $F_{1,212} = 31.969$, $P < 0.001$). Males were significantly wider and shorter than females (mean male elytra length: 1.22 ± 0.01 mm, mean male pronotum width: 0.75 ± 0.01 mm; mean female elytra length: 1.27 ± 0.01 mm, mean female pronotum width: 0.72 ± 0.01 mm). No interaction among host species, individual tree and beetle sex was found.

Discussion

Picea abies was the most attacked species and the only tree species in which *P. chalcographus* was polygamous. This is congruent with the field observations indicating that *Picea abies* is the

preferred host of *P. chalcographus* (Chararas, 1962; Zumr, 1992; Grégoire & Evans, 2004), and the presence of the four other tree species did not influence the preference of *P. chalcographus*. *Picea abies* was also the most suitable host for *P. chalcographus* development. In both the choice and no-choice assays, high number of egg niches, larval galleries and exit holes were observed in this tree species and resulted in high fecundity and survival rate. The difference in female fecundity between choice and no choice assays probably resulted from a difference in the age of the beetles used for these assays. The no-choice assay was undertaken prior to the choice assay, thus beetles used for the choice assay were late emerging adults. Late emerging adults have been reported to exhibit smaller size and lower lipid concentration than early emerging adults due to phloem desiccation and intraspecific competition (Anderbrant *et al.*, 1985; Sallé & Raffa, 2007), which could result in a decrease in insect fertility (Thalenhorst, 1958; Anderbrant *et al.*, 1985). Insects used for both the choice and no-choice assays were collected from *Picea abies* trees. This may have affected adult preference, according to the Hopkins host selection principle, which states that phytophagous insects show breeding and feeding preferences for the plants on which they developed as larvae (Hopkins, 1917; Schlyter & Birgersson, 1999). It also could have influenced the breeding experiment through a maternal effect. However, there was no difference in breeding performance between generations in the no-choice assay, suggesting that the host on which the previous generations had developed probably had little or no effect.

Our results indicate a positive relationship between adult preference and larval performance, except for emerging beetles' size which was not affected by the larval host. This positive relationship was probably a consequence of the extended contact between adults and the host plant prior and during oviposition and the obligation of larvae to develop where eggs were laid, as expected from the phylogenetic constraints hypothesis. Both preference and performance parameters were high on *Picea abies*, whereas tree species having few attacks were also the hosts in which larval performance was the worst. When intermediate level of adult preference occurred, intermediate or high larval performance was recorded. According to the optimal oviposition theory (Jaenike, 1990), *P. chalcographus* preferentially oviposit into host species on which their offspring perform best but occasionally they also lay eggs into less suitable plant species. Alternative hosts of *P. chalcographus* can be ranked depending on both adult preference and larval performance. *Picea sitchensis*, an exotic congener of *Picea abies*, was the second most attacked species, and breeding success was close for these hosts in both the choice and the no-choice assays. Although attack density was lower on *Picea sitchensis* than on *Picea abies*, *Picea sitchensis* provided an adequate substratum for the larval development.

Our laboratory observations concur with our field observations in France where attacks by *P. chalcographus* occurred on *Picea sitchensis*, but at lower levels than on *Picea abies* (C. Bertheau *et al.*, unpublished). Similarly, other exotic *Picea* species, like *Picea pungens*, are often colonized by *P. chalcographus* (Zumr, 1992). Both *Pinus* species assessed in our study were the less suitable hosts for *P. chalcographus*, especially *Pinus sylvestris* where the beetle survival rate was so low that no successive reproduction occurred. Field reports mentioned the occurrence of *P. chalcographus* in different pine species, including *Pinus sylvestris* and *Pinus contorta* (Balachowsky, 1949; Chararas, 1962; Austarå *et al.* 1983; Zumr, 1992; Pfeffer, 1994), and frequent attacks of *P. chalcographus* have been reported on trap trees of the exotic *Pinus strobus* (Zumr, 1992; C. Bertheau *et al.*, unpublished). Nonetheless, except for *Pinus strobus*, *P. chalcographus* never generates significant damage on these trees, and field surveys using trap trees reported only very sporadic attacks on *Pinus sylvestris* (Zumr, 1992; C. Bertheau *et al.*, unpublished). This is congruent with the low adult preference and larval performance found for the *Pinus* species used in our assay. The low performance, however, contradicts the results of a previous experimental breeding on *Pinus sylvestris* (Führer & Muehlenbrock, 1983). Similarly, the low performance observed in the same study in *Pseudotsuga menziesii* disagrees with our results. In this tree species, *P. chalcographus* exhibited adult preference and larval performance intermediate between those in *Picea* and *Pinus* species or even close to those in *Picea sitchensis*. The discrepancy between our results and this previous experimental breeding can be the consequence of differences in laboratory conditions.

Host preference ranking of oligophagous insects often mirrors the taxonomic relationship among plants, enabling them to colonize related plant species (Schoonhoven, 1991). Some insects, such as the leafhopper *Aphrophora alni*, seem to be able to classify the plant species of their host range with regard to genus and family (Nuorteva, 1952 in Schoonhoven *et al.*, 2005). In our study, the preference of *P. chalcographus* for tree species went to *Picea* species, then to *Pseudotsuga menziesii* compared to *Pinus* species. Few data on the phylogenetic relationships among Pinaceae are available. Classification of Belgian native and exotic Pinaceae, based on morphological and genetic characters, clusters *Pseudotsuga* with *Picea* and *Pinus* in the subfamily of the Pinoideae (Verhaeghe, 2003). Different molecular markers have also shown that these three genera belong to the same clade, but *Picea* and *Pinus* species are genetically closer to each other than to *Pseudotsuga menziesii* (Aaron, 1996; Wang *et al.*, 2000). The preference ranking of *P. chalcographus* in our study is thus only partially in agreement with this phylogenetic relationship. Taxonomic relatedness could play a role in host selection at the scale of the genus, within *Picea* genus, but not at higher taxonomic levels, where other factors could be more decisive.

Among other factors that could influence beetle preference, bark thickness appears to be a good candidate since it was negatively correlated to beetle preference in our study. The lower attack densities encountered on *Pinus* species compared to *Picea* and *Pseudotsuga* species could be the consequence of thicker bark. This agrees with *P. chalcographus* distribution on trees in the field, i.e. in trunks and branches where the bark is thin (Balachowsky, 1949; Chararas, 1962). Thus, it seems that *P. chalcographus* seeks similar resources among hosts (e.g. thin bark) rather than phylogenetic relationships. This would explain the high attack rate in the field and the maximum breeding success in experimental breeding of *P. chalcographus* on *Pinus strobus*, of which bark thickness is comparable to that of *Picea abies* (Führer & Muehlenbrock, 1983; Zurm, 1992; C. Bertheau *et al.*, unpublished). Further studies including *Pinus strobus* would help distinguishing the effect of plant taxonomic relatedness from the effect of resource similarity among hosts. Another factor that could also interfere in beetle preference is tree chemistry. Secondary metabolites produced by plants may be somewhat characteristic of a particular genus or even family (Schoonhoven *et al.*, 2005), and host selection mechanisms by bark beetles, including *P. chalcographus*, are complex but driven to a large degree by plant compounds such as monoterpenes (Chararas, 1962; Byers, 2004). Whether a chemical relatedness among *P. chalcographus* hosts can influence beetle preference remains to be investigated.

Although adult preference and larval performance among different host trees are decisive parameters to assess bark beetles' ability to cause extensive damage, they have been poorly studied in Europe (Walker & Ross, 1975; Chararas *et al.*, 1982; Lieutier *et al.*, 1997; Faccoli, 2007). *Pityogenes chalcographus* exhibit a positive relationship between adult preference and larval performance suggesting that preferred host species are more likely to undergo damage. The preferences among its host range seem to be related to resource similarity (bark thickness) rather than to plant taxonomic relatedness. Resource relatedness to preferred native hosts appears to be an important parameter to consider in forest management, especially for risk assessment in mixed conifer forests and in exotic conifer stands. Our study also indicates that special attention should be given to *Picea sitchensis* and *Pseudotsuga menziesii*, because they were adequate substrate for *P. chalcographus* development. Conversely, *Pinus contorta* did not appear to be a species at risk.

Acknowledgments

This work was supported by a grant from the French Ministry of Agriculture (General Directorate of Forests and Rural Affairs). We are grateful to Philippe Massot and Rock Chambon (Office National des Forêts) and to Dr Alain Roques (INRA Orléans), for their help in obtaining conifers trees, as well as to Carine Martin (LBLGC Orléans) and Vincent Lesieur (Orléans University trainee) for helping to set up the experiments. We also thank anonymous reviewers for their very useful and constructive comments and David Coyle (University of Wisconsin) for linguistic proofreading.

III.2.2 Résultats complémentaires

L'étude des préférences et des performances de *P. chalcographus* nous a également permis de préciser certains traits de son cycle biologique. Ces observations, dont certaines ont déjà été citées dans l'article, sont reprises ici sous forme de points.

III.2.2.1 Le dimorphisme sexuel

Le dimorphisme sexuel est très commun chez les scolytes (Balachowsky, 1949). Comme nous l'avons indiqué, il est marqué chez *P. chalcographus* au niveau de la déclivité élytrale et du front. Cependant, nos analyses morphométriques ont mis aussi en évidence, pour la première fois, un dimorphisme sexuel au niveau des mensurations, les mâles étant significativement plus trapus et plus petits que les femelles (Figure III·9).

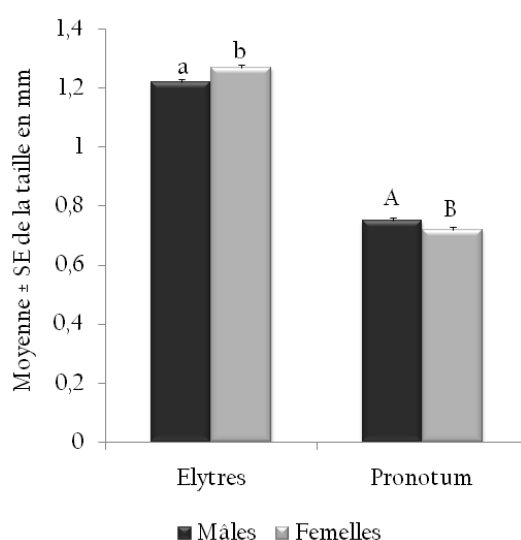


Figure III·9: Taille moyennes des élytres et du pronotum des individus mâles et femelles adultes *P. chalcographus*. Les histogrammes avec les mêmes lettres ne diffèrent pas significativement les uns des autres (test de Kruskal-Wallis, $P < 0,05$).

III.2.2.2 L'oligophagie

Nos expériences ont permis de confirmer que *P. chalcographus* avait une réelle préférence pour *Picea abies* mais qu'il était capable d'attaquer et de se développer sur plusieurs essences de Pinaceae aussi bien autochtones qu'exotiques. De plus, nous avons mis en évidence que l'un des

facteurs limitant à la fois le choix de l'hôte et le développement de ses larves pouvait être l'épaisseur de l'écorce.

III.2.2.3 L'accouplement

Lors de l'écorçage des rondins du test de choix, nous avons remarqué, sur 4 rondins de *Picea abies*, un nombre d'attaque et de systèmes fertiles plus important que le nombre de mâles placés dans les containers. Nous nous sommes donc demandé s'il était possible qu'un mâle initie plusieurs systèmes successifs. Les données sur les répétitions de l'accouplement sont très controversées chez les Scolytinae. Il est généralement admis que les mâles ne se reproduisent qu'une fois avec la même femelle mais qu'occasionnellement des accouplements supplémentaires peuvent avoir lieu (Chararas, 1962). Plusieurs auteurs ont observé des accouplements répétés chez *P. chalcographus*, mais ils précisent que ce phénomène ne constitue pas la règle (Chewyreu, 1905; Schwerdtfeger, 1944; Chararas, 1962). Ainsi, si plusieurs accouplements ont lieu, ils se font ordinairement dans le même système. Or, dans notre expérience, nous avons plus de système fertile que de mâles. Une sex-ratio en faveur des femelles suggère que les mâles ont foré de nouvelles chambres d'accouplement et se sont accouplés avec des femelles vierges. Il est cependant possible que des initiations de systèmes abandonnés soient utilisées par des femelles réemergentes après une première ponte, pour préparer une génération sœur.

III.2.2.4 Les galeries maternelles

Nous avons observé des galeries maternelles fertiles sans chambre d'accouplement. Cela pourrait résulter d'un dérangement des femelles en cours de ponte ou d'une surpopulation dans le système d'origine, les femelles fécondées ressortant alors de l'écorce et forant une nouvelle galerie maternelle, mais de telles galeries maternelles isolées peuvent également correspondre à des galeries de générations sœurs (Chararas, 1962; Sittichaya, 2005). Bien qu'en nombre très limité, nous avons également remarqué qu'il existait des galeries maternelles très courtes sans encoche de ponte (Figure III-10), correspondant sans doute à des nutriments de maturation sexuelle de jeunes adultes ou de régénération des femelles avant une seconde ponte. Elles pourraient cependant aussi résulter de l'activité de femelles ayant débuté une génération sœur mais qui auraient stoppé leurs galeries parce que les conditions locales auraient été défavorables (Chararas, 1962).



Figure III.10: Galerie maternelle courte sans encoche de ponte ni chambre d'accouplement.

Nos observations n'ont, certes, pas mis en évidence de nouveaux traits biologiques caractéristiques du chalcographe, excepté au niveau du dimorphisme sexuel (mais tel n'en était pas le but). Elles ont néanmoins permis de confirmer certaines caractéristiques déjà observés tant en conditions naturelles qu'au laboratoire. Il est important de signaler enfin que les caractéristiques reproductives de *P. chalcographus* restent les mêmes chez toutes les essences hôtes colonisées.

III.3 Etude génétique des populations de *Pityogenes chalcographus*

Chez les insectes phytophages, l'extension de la gamme d'hôte peut représenter une voie importante par laquelle la diversification et la spéciation sympatrique se produisent (Bush, 1975; Futuyma & Moreno, 1988; Jaenike, 1990; Thompson, 1996). La colonisation d'un nouvel hôte nécessite en effet une adaptation spéciale face aux caractéristiques écologiques et physiologique de celui-ci (Bernays & Chapman, 1994; Schoonhoven et al., 2005; Diegisser et al., 2009) et peut impliquer une modification des préférences de l'insecte (Bush, 1975; Dobler & Farrell, 1999; Drès & Mallet, 2002). Ces processus peuvent alors favoriser une spécialisation d'hôte et par conséquent entraîner une différenciation génétique entre populations sans isolement géographique (Craig et al., 1997; Drès & Mallet, 2002). Ainsi, l'examen de la diversité et de la structure génétique des populations d'insectes phytophages, notamment au moyen de marqueurs moléculaires appropriés, est d'une importance majeure pour comprendre les mécanismes d'adaptation à la plante-hôte et peut apporter en conséquence une aide considérable dans la gestion des forêts lorsque que ces insectes sont de dangereux ravageurs. Dans le cadre de cette thèse, il était donc intéressant d'étudier si la colonisation de nouvelles essences de conifères exotiques par *P. chalcographus* pouvait avoir un effet sur la structure génétique de ses populations.

Les avancées considérables en génétique moléculaire durant les dernières décennies ont conduit à une utilisation croissante des marqueurs moléculaires pour l'étude de la génétique des populations d'insectes (Loxdale & Lushai, 1998; Caterino et al., 2000; Kerdelhué & Rasplus 2002). La première étape de notre travail dans ce domaine a donc consisté à sélectionner les marqueurs moléculaires intéressants pour notre étude.

III.3.1 Choix des marqueurs génétiques moléculaires

Les marqueurs moléculaires sont des outils dont le niveau de polymorphisme permet de détecter avec une précision plus ou moins fine la variabilité génétique au sein d'une espèce, de comprendre les processus à l'origine d'une éventuelle structuration entre ses populations, liée notamment aux arbres-hôtes et/ou à la distribution géographique et de proposer divers scénarios sur l'histoire évolutive de cette espèce (Avisé et al., 1987). Pour rendre compte de tous ces événements, les marqueurs moléculaires doivent être neutres, c'est-à-dire non soumis aux pressions de sélection de l'environnement et être suffisamment variables pour permettre de discriminer finement les différences génétiques entre populations (Hewitt, 1996). Néanmoins, ils

ne doivent pas être trop variables afin d'éviter les phénomènes d'homoplasie¹⁰ et de permettre de relier les informations entre elles (Sunnucks, 2000). Suivant les fragments d'ADN étudiés, les marqueurs moléculaires peuvent avoir des taux d'évolution différents (Navajas, 1998) et peuvent être plus ou moins informatifs selon les espèces étudiées. Ainsi, le choix du marqueur moléculaire est une étape cruciale dans l'étude de la variabilité génétique d'une espèce. Actuellement, il est de plus en plus conseillé de considérer différents marqueurs au sein d'une même étude. En effet, cela permet de rassembler des informations similaires, différentes voir complémentaires, rendant l'interprétation des résultats très instructive. De plus, cela rend possible la mise en évidence de processus génétiques qu'il aurait été difficile de déduire d'une étude avec un seul marqueur, ou la confrontation d'hypothèses évolutives proposées à partir de marqueurs hérités différemment (histoire maternelle pour les gènes mitochondriaux, histoire biparentale pour les marqueurs nucléaires) ou ayant des rythmes différents d'évolution (Roe & Sperling, 2007).

Afin d'étudier la distribution de la variabilité génétique ainsi que la structure génétique des populations de *P. chalcographus*, il nous donc a semblé pertinent d'étudier différents marqueurs moléculaires indépendants à savoir, (1) *un marqueur mitochondrial*, le gène de la cytochrome oxydase II (COII); (2) *un marqueur nucléaire*, l'« espaceur » inter-génique ITS2 (Internal Transcribed Spacer) et enfin (3) *les marqueurs microsatellites*. Ces trois marqueurs, couramment utilisés en entomologie (Kerdelhué & Rasplus, 2002), ont été sélectionnés pour leur intérêt et de leur complémentarité. Leurs caractéristiques, intérêts et limites sont présentés ci-dessous, en s'appuyant sur des articles de synthèse présentant de manière très complète les différents types de marqueurs (Loxdale & Lushai 1998, Caterino et al. 2000, Kerdelhué & Rasplus 2002).

III.3.1.1 Les marqueurs mitochondriaux

Les mitochondries sont des organites endosymbiotiques présents dans la grande majorité des cellules eucaryotes qui ont conservé leur propre génome. L'ADN mitochondrial des insectes est circulaire et possède une organisation simple, c'est-à-dire sans intron dans les séquences codantes. Il échappe aux processus de recombinaison et sa transmission maternelle est dite non-mendélienne. Son taux de mutation est plus élevé que celui du génome nucléaire (5 à 10 fois, Hewitt, 2001) mais variable suivant les régions du génome. L'ADN mitochondrial peut donc être considéré comme une molécule mosaïque, possédant des zones à taux d'évolution rapide tandis que d'autres sont bien conservées, permettant la définition d'amorces universelles (Lunt et al. 1996) qui rendent possible son utilisation chez de très nombreuses espèces. Il s'ensuit que l'ADN

¹⁰ Homoplasie : risque d'observer deux allèles identiques résultants d'histoire mutationnelle différentes.

mitochondrial est approprié aux études intra-spécifiques et, à cause de son héritabilité maternelle, reflète directement l'histoire évolutive des femelles, marquant éventuellement des préférences pour un hôte particulier, ce qui en fait un marqueur pertinent pour étudier les effets des changements d'hôtes sur les populations (Diegisser et al., 2009). Les gènes de la cytochrome oxydase I et II sont les marqueurs les plus fréquemment utilisés dans les études de structuration des populations. Néanmoins, ils présentent quelques inconvénients, notamment l'impossibilité d'étudier les hybrides d'espèces (par suite de l'héritabilité maternelle), des phénomènes d'hétéroplasmie¹¹ (Simon et al., 1994), ainsi que la présence de pseudogènes (Zhang & Hewitt, 1996).

III.3.1.2 Les marqueurs nucléaires

Le génome nucléaire est important (e.g. $1,4 \times 10^8$ bases chez *Drosophila melanogaster*, Hoskins et al., 2002). Il code pour plusieurs milliers de protéines et existe en deux exemplaires par cellule diploïde. Les gènes codant pour ces protéines sont situés sur les chromosomes et ne constitue qu'une faible proportion du génome. En effet, celui-ci est formé en grande partie de séquences non-codantes comme par exemple des introns, transposons ou « espaceurs » nucléaires inter-géniques (ITS) (Lewin, 2004). Le taux de mutation et la répartition des sites polymorphes sont très variables dans le génome nucléaire. En effet, certains loci peuvent être très conservés comme pour le gène ribosomique nucléaire 18s, alors que d'autres ont des taux d'évolution plus rapides comme les introns ou encore les ITS (Harry, 2001). Les gènes ribosomiques nucléaires 18s et 28s ainsi que les deux « espaceurs » inter-géniques ITS1 et ITS2 sont les marqueurs nucléaires les plus fréquemment utilisés pour étudier la variabilité entre espèces mais aussi au sein d'une espèce pour révéler la présence d'hybrides. Néanmoins, l'utilisation de ces marqueurs reste relativement occasionnelle. Le problème limitant leur utilisation est souvent la présence de copies multiples dans le génome et les difficultés d'amplification rencontrées dès lors qu'on essaye d'utiliser ces gènes sur des groupes taxonomiques autres que ceux pour lesquels les amorces ont été développées (Danforth & Ji, 1998).

III.3.1.3 Les marqueurs microsatellites

Appelés également STR (*Short Tandem Repeats*) ou encore SSR (*Simple Sequence Repeats*), les marqueurs microsatellites sont des fragments d'ADN composés de motifs de 2 à 6 nucléotides

¹¹Hétéroplasmie : C'est la présence de génomes différents, normaux et mutés, au sein d'un individu issus des cellules et des mitochondries.

répétés en tandem jusqu'à plusieurs dizaine de fois (Harry, 2001). Les motifs les plus utilisés sont des répétitions di-, tri- et tetra-nucléotides. Ces marqueurs sont présents dans la plupart des génomes eucaryotes ainsi que dans certains génomes procaryotes, en quantité plus ou moins importante (Estoup & Angers, 1998; Tóth et al., 2000). Cependant, leur fréquence peut varier suivant les espèces (Jarne & Lagoda, 1996; Estoup & Angers, 1998). Ils se retrouvent, néanmoins, sur l'ensemble du génome, le plus fréquemment au niveau des introns et régions inter-géniques, mais également au niveau d'exons (Hancock, 1995). Ils sont hautement polymorphes et très variables du fait de leur taux de mutation élevé, avoisinant les 10^{-3} par locus et par génération contre 10^{-9} par nucléotides et par génération pour des séquences classiques d'ADN eucaryote (Estoup & Angers, 1998). Il est généralement accepté que le premier mécanisme d'évolution des microsatellites est un glissement de l'enzyme polymérase lors de la réplication de l'ADN (Levinson & Gutman, 1987; revu par Jarne & Lagoda, 1996). Ce « bégaiement » induit des erreurs se manifestant le plus souvent par un ajout ou une soustraction d'un motif microsatellite. Ainsi, on comprend pourquoi les allèles, c'est-à-dire les différentes formes d'un marqueur microsatellite, correspondent au nombre de répétitions du motif donné. Le polymorphisme des microsatellites porte donc sur la taille des allèles (*i.e.* en nombre de nucléotides) pour un locus choisi. La taille des allèles est variable d'une espèce à l'autre, d'un individu à l'autre et d'un allèle à l'autre chez un même individu. En revanche leur localisation sur le génome est relativement conservée entre les espèces. Les marqueurs microsatellites sont généralement neutres et ont une transmission de type mendélien, utile pour établir les relations de pedigree entre individus. De plus, ils ont l'avantage d'être co-dominants, ce qui signifie qu'il est possible de révéler les deux copies de chaque locus microsatellites présentes sur les paires de chromosomes homologues dans les génomes diploïdes. Il est donc possible de distinguer les hétérozygotes et de connaître les génotypes des individus pour plusieurs loci microsatellites analysés. Ainsi, de part leurs diverses caractéristiques, les microsatellites sont souvent considérés comme les marqueurs les plus utiles et les plus fins pour les études intra-spécifiques. Ils permettent en particulier de mettre en évidence la structuration des populations et les flux de gènes, domaine où les marqueurs traditionnels ont un pouvoir limité.

III.3.2 Présentation de l'article et principaux résultats

L'addition de nouvelles essences dans la gamme d'hôtes des insectes phytophages peut donner lieu à deux situations évolutives significativement différentes (Diegisser et al., 2009). Les populations d'une espèce d'insecte peuvent être capables d'utiliser de nouveaux hôtes sans perdre la capacité d'utiliser leurs hôtes naturels (Hare, 1990). Cette situation peut être observée si l'insecte est pré-adapté aux nouvelles essences hôtes et que son installation sur ces dernières n'entraîne pas une perte de sa valeur sélective sur ses hôtes naturels. Dans ce cas, les insectes possèdent généralement une large gamme d'hôtes et leurs populations ne sont pas censées être génétiquement différenciées. A l'inverse, les populations d'autres espèces peuvent être incapables de s'adapter simultanément sur différents hôtes. Dans ce cas, l'ajout d'une nouvelle essence à la gamme d'hôtes peut entraîner des modifications dans les préférences ainsi que des compromis¹² de performance (Jaenike, 1990; Via, 1990). Ces événements peuvent alors favoriser une spécialisation d'hôte et par conséquent entraîner une différenciation génétique entre populations (Bush, 1975; Diehl & Bush, 1984; Jaenike, 1990; Thompson, 1996; Drès & Mallet, 2002).

Comme nous l'avons indiqué précédemment, *P. chalcographus* est un des principaux ravageurs de *P. abies*. Bien que cette essence apparaisse comme son hôte préféré et le plus favorable à son développement (Bertheau et al., sous presse), ce scolyte est également capable d'utiliser d'autres essences de Pinaceae européennes comme hôtes alternatifs telles que *P. sylvestris* ou encore *A. alba* (Zumr, 1992; Pfeffer, 1994; Bertheau et al., soumis). De plus, avec l'intensification de la sylviculture dans les forêts d'Europe (Zobel et al., 1987), il a étendu sa gamme d'hôtes naturels à différentes essences de Pinaceae nord-américaines appartenant aux genres *Picea*, *Pinus*, *Abies* et *Pseudotsuga* (Austarå et al. 1983; Zumr, 1992; Pfeffer, 1994; Bertheau et al., soumis). En considérant les différents traits de vie de *P. chalcographus* (e.g. large gamme d'hôtes, insecte endophyte) ainsi que les résultats de l'étude comportementale (i.e. *P. sitchensis* et *P. menziesii* choisies après *P. abies*, et faible voire aucune diminution de la valeur sélective sur ces deux essences exotiques), il semblait intéressant de rechercher si l'extension de la gamme d'hôtes de *P. chalcographus* à des conifères exotiques pouvaient avoir un effet sur la structure génétique de ses populations.

Les objectifs de cette étude étaient donc dans un premier temps de chercher à connaître l'étendue de la diversité génétique des populations de *P. chalcographus* dans le Limousin et le Jura, puis de tester si une éventuelle différenciation génétique entre les échantillons collectés sur différentes essences hôtes, reflétait une certaine spécialisation vis-à-vis de ces mêmes essences. De plus, il apparaissait pertinent de replacer nos échantillons français issus de diverses essences

¹² Ici utilisé pour l'expression anglaise « trade-off ».

hôtes dans l'étude phylogéographique de *P. chalcographus* réalisée sur *P. abies* en Europe (Avtzis et al., 2008a).

La structure génétique de *P. chalcographus* a été évaluée à l'aide d'un marqueur mitochondrial (COII) et d'un marqueur nucléaire (ITS2) sur 17 sites échantillonnés dans le Limousin et le Jura sur huit essences de conifères, soit autochtones (*Picea abies*, *Pinus sylvestris* et *Abies alba*), soit exotiques (*Picea sitchensis*, *Pinus strobus*, *Abies grandis*, *Pseudotsuga menziesii* et *Thuja plicata*). Un site correspond à une parcelle donnée d'une même essence. Un fragment de 638 paires de base (pb) du COII et un fragment de 512 pb de l'ITS2 ont été systématiquement séquencés chez 61 et 29 individus, respectivement. L'ADN mitochondrial de huit populations échantillonnées sur *P. abies* dans huit pays européens a également été amplifié afin de placer nos échantillons français dans la phylogéographie européenne. Des calculs de diversité génétique et diverses analyses phylogénétiques et de structuration des populations ont ensuite été réalisés à partir de l'alignement des séquences mitochondriales et nucléaires obtenues.

Bien que les séquences COII montrent une diversité nucléotidique faible ($\pi = 0.007 \pm 0.004$), elles révèlent cependant une importante diversité haplotypique (25 haplotypes¹³ pour 61 individus ; $H_d = 0.77 \pm 0.06$). Cette importante diversité haplotypique est également observée au sein de chacune des essences hôtes étudiées. Les séquences ITS2 mettent en évidence un faible polymorphisme (5 séquence type¹⁴ pour 29 individus ; $G_d = 0.615 \pm 0.052$) et une diversité nucléotidique très faible ($\pi = 0.0014 \pm 0.0012$).

Les résultats de l'analyse moléculaire de variance (AMOVA) des séquences mitochondriales ne révèlent pas de structuration des populations que ce soit par la géographie, par les essences hôtes ou par l'origine des hôtes (autochtones ou exotiques). En effet, la majorité de la diversité génétique se retrouve à l'intérieur des populations de *P. chalcographus* quelque soit le facteur testé (97-98% de la variation au sein des populations). Les résultats des séquences nucléaires confirment ces observations. De même, des différences génétiques entre les essences hôtes n'entraînent pas de différenciation des populations d'insectes qui les exploitent, traduisant ainsi une absence de spécialisation pour l'hôte. Cette absence de structuration met en évidence que la géographie et les essences hôtes n'entraînent pas, à l'échelle de notre étude, une réduction des flux de gènes entre populations de *P. chalcographus*.

¹³ Haplotype : variant mitochondrial

¹⁴ Séquence type : variant nucléaire

La reconstruction phylogénétique basée sur le principe du neighbor-joining¹⁵ (NJ) et obtenue grâce aux séquences COII des populations françaises et européennes, confirme la présence de trois clades différents, préalablement trouvés par Avtzis et al. (2008a). Le clade I regroupe six haplotypes uniques correspondant à des individus du Jura, du Limousin et d'Europe échantillonnés uniquement sur *P. abies*. Le clade II est formé de trois haplotypes uniques et regroupe des individus du Jura, d'Italie et de Finlande collectés sur *P. abies* et *P. menziesii*. Le clade III, majoritaire, regroupe des individus du Jura, du Limousin et d'Europe échantillonnés sur toutes les essences autochtones et exotiques de conifères étudiées. Par comparaison avec la phylogéographie d'Avtzis et al. (2008a), le clade I est fréquemment détecté dans le nord de l'Europe alors que le clade III est principalement présent dans le centre de l'Europe.

Bien que l'échantillonnage n'ait été réalisé que sur 17 sites dans deux régions, nous avons mis en évidence une importante diversité génétique chez *P. chalcographus* qui, combinée à un manque de structure génétique de ses populations, semble témoigner d'un certain niveau de migration des individus. Ces observations suggèrent que *P. chalcographus* possède un niveau de plasticité élevé vis-à-vis de ses hôtes, lui permettant de coloniser facilement différentes essences de Pinaceae, ainsi qu'une très bonne capacité de dispersion. L'ensemble de ces résultats semble aller dans le sens de la première hypothèse énoncée par Diegisser et al. (2009), selon laquelle l'ajout d'un nouvel hôte dans la gamme déjà existante n'affecterait pas la structure génétique des populations de l'insecte. Cette absence de spécialisation pour une essence hôte donnée fait du chalcographe un ravageur potentiellement important, à la fois pour *P. abies* et pour d'autres essences de Pinaceae d'intérêt économique. Ce résultat est important à considérer pour la gestion des ravageurs forestiers, et plus particulièrement dans l'évaluation des risques encourus par les forêts plurispécifiques de conifères.

¹⁵ Cette méthode phénétique utilise des distances évolutives calculées entre paires de taxons et l'arbre phylogénétique qui en découle est construit en utilisant un algorithme fondé sur les relations entre les valeurs de distances. La méthode du Neighbor Joining (NJ ; Saitou & Nei, 1987) suppose que les distances sont proches de l'additivité et ne fait donc pas l'hypothèse d'une horloge moléculaire, en autorisant des taux de mutations différents sur les branches de l'arbre. La matrice de distances initiale permet de construire un arbre en étoile. Celle-ci est ensuite corrigée pour tenir compte non seulement de la distance de chaque paire de séquence, mais également de la distance de chaque séquence avec l'ensemble des autres. Les séquences sont ensuite reliées deux par deux en fonction de leur proximité dans cette matrice corrigée (Kerdelhué & Rasplus, 2002).

ARTICLE 4

DOES HOST RANGE EXTENSION INFLUENCE POPULATION GENETIC STRUCTURE OF *PITYOGENES CHALCOGRAPHUS* L. (COLEOPTERA: SCOLYTINAE)?

Host range extension of phytophagous insects with new host plant species may result in subsequent host plant specialization, which could contribute to the formation of host-races and eventually to sympatric speciation. The bark beetle *Pityogenes chalcographus* L. belongs to the main pests in *Picea abies* L. Karst., but it is also recorded on other European Pinaceae species. As a result of introductions of North American conifer species in the French forests, this insect could extend its host range to exotic Pinaceae species. Our goal was to evaluate whether the genetic structure of *P. chalcographus* can be structured by such a wider host range and could reveal a possible host specialization. Sixty one individuals of *P. chalcographus* collected on eight native and exotic conifer species in two regions in France (Limousin and Jura) were studied using mitochondrial (COII) and nuclear (ITS2) sequences. While *P. chalcographus* showed a high haplotypic diversity within regions and within host species, the study revealed a lack of genetic structure, specially by host species. Moreover, taxonomically close tree species were not exploited by genetically close insect populations, thus providing an additional trend of a non-specialization of the populations to their different hosts. This high level of host plasticity and a high dispersal capacity could have played key roles in the rapid extension of the host range of *P. chalcographus*. These findings should be considered in pest forest management, especially for risk assessment in mixed coniferous forests including tree species of important economic interest.

Cet article rapporte l'ensemble des résultats concernant l'approche génétique, il sera revu pour une version définitive avant sa soumission.

En preparation: C. Bertheau, S. Bankhead-Dronnet, C. Martin, F. Lieutier and G. Roux-Morabito.

Does host range extension influence population genetic structure of *Pityogenes chalcographus* L.
(Coleoptera: Scolytinae)?

Introduction

Most phytophagous insects exploit a limited number of host plants, mostly belonging to the same genus (*i.e.* monophagous species) or a same family (*i.e.* oligophagous species) (Strong et al., 1984; Thompson, 1994; Schoonhoven et al., 2005). They possess therefore a definite host range corresponding to important physiological and behavioural adaptations of the insects (Vanbergen et al., 2003; Ohshima & Yoshizawa, 2006). Consequently, any host range extension including a new host plant species can be expected to provide considerable challenges to phytophagous populations (Vanbergen et al., 2003), which could lead to modifications in their life history traits. It is largely assumed that insect shift onto a new host involves at least modification in insect host preference (Bush, 1975; Dobler & Farrell, 1999; Drès & Mallet, 2002) and may also requires adaptation specially to the new host's ecology and physiology (Bernays & Chapman, 1994; Schoonhoven et al., 2005). According to Diegisser et al. (2009), the incorporation of a new host in the host range of phytophagous insects could result in two kinds of consequences differing significantly in their evolutionary implications. The first hypothesis suggests that insect populations are able to use the novel host without losing any ability to exploit their natural hosts (Hare, 1990). This outcome might be observed either if the insects are pre-adapted, so that no new adaptation is required, or if necessary adaptations evolve without decreasing their fitness on the natural host. In both cases the populations having a wide host range are not expected to be genetically differentiated. Alternatively, insects might not be able to adapt to the novel host and natural host(s) simultaneously. Adaptations to one host are often maladaptive on another host, resulting in host plant associated fitness trade-offs (Via, 1990) and consequently to specialized populations via selection pressure that may lead to sympatric speciation and eventually to the formation of host races (Bush, 1975; Diehl & Bush, 1984; Jaenike, 1990; Thompson, 1996; Drès & Mallet, 2002).

Host taxonomy is one of the main driving factors involved in successful host shift in phytophagous insects. Indeed, the probability of an insect to successfully develop on a new host plant would be influenced by chemical, physical and ecological similarities between the novel and the natural hosts (Elrich & Raven, 1964; Strong et al., 1984; Becerra, 1997; Wahlberg, 2001; Lopez-Vaamonde et al., 2003). Host plants belonging to the same genus or family mainly gather these conditions, even if it is not rare to observe plant species taxonomically distant sharing similar secondary compounds (Strong et al., 1984; Becerra, 1997; Wahlberg, 2001). Therefore, host shifts in phytophagous insects preferentially occur between closely related host plants than distantly related ones (Connor et al., 1980; Strong et al. 1984; da Ros et al., 1993; Degomez & Wagner 2001; Lopez-Vaamonde et al., 2003; Roques et al., 2006).

The European six toothed bark beetle, *Pityogenes chalcographus* L. (Coleoptera, Scolytinae) constitutes an interesting model to test if population genetic structure could be modified by the addition of new host species within the host range. *Pityogenes chalcographus* belongs to the main pests of Norway spruce, *Picea abies* L. KARST., forests (Grégoire & Evans, 2004). Although *P. abies* is its preferred host (Chararas, 1962; Zumr, 1992; Bertheau et al., in press) and the most suitable for its development (Bertheau et al., in press), it is not strictly a monophagous species. This beetle is able to use additional European Pinaceae species as alternative hosts, such as Scots pine, *Pinus sylvestris* L., European Silver-fir, *Abies alba* MILL. or European Larch, *Larix decidua* MILL. (Zumr, 1992; Pfeffer, 1994; Bertheau et al., unpublished). Moreover, with the intensive reforestation in European forests (Zobel et al., 1987), *P. chalcographus* has extended its host range to different exotic North American Pinaceae species belonging to the genus *Picea*, *Pinus*, *Abies* and *Pseudotsuga* (Austarå et al. 1983; Zumr, 1992; Pfeffer, 1994; Bertheau et al., unpublished). Behavioral assays on both native and exotic Pinaceae species within *P. chalcographus* host range have shown that the two exotic species *Picea sitchensis* (Bong.) Carrière and *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco were the second and the third choices by *P. chalcographus* after its main host *P. abies*, and that they allowed beetle fitness to be similar or slightly lower than on *P. abies* (Bertheau et al., in press). Thus, *P. chalcographus* ability to colonize and to develop on exotic Pinaceae species reveals a fast adaptation to novel hosts within about 200 years of ancientness of extensive plantations of North American conifers (Agnioletti & Anderson, 2000). We hypothesize that the combination of a wider range of suitable hosts and a good fitness on exotic hosts may be expected to have no effect on *P. chalcographus* genetic structure. However, the high degree of intimacy with their hosts due to bark beetles' endophytic life cycle character could reinforce insect local adaptive structure (Mopper, 1996; Kerdelhué et al., 2002). This isolating factor goes against the previous hypothesis since it favors host specialization, and therefore leads to a genetic differentiation among populations. So far, the possible effect of the addition of new tree species in the insect's host range on its population genetics has never been studied in bark beetles.

We used mitochondrial (mtDNA) and nuclear DNA (nuDNA) markers to first investigate the distribution of the genetic diversity in *P. chalcographus* samples in two French regions (Limousin and Jura) that have undergone intensive reforestation with exotic North American conifers. Secondly, we tested whether a possible genetic differentiation among *P. chalcographus* samples grouped by host species was correlated with taxonomic proximity among these host species. This study should improve our understanding of how a host range expanded with new conifer species, following recent extensive reforestation, may influence the genetic structure of this bark beetle.

Materials and Methods

Beetles sampling

During 2006 and 2007, 61 adults of *P. chalcographus* were obtained on trap-trees from 17 sites in two regions of France (Limousin and Jura), which were chosen for their abundance of both exotic North American and native conifers. In each region, the samples came from both native tree species (*P. abies*, *P. sylvestris* and *A. alba*) and exotic ones [*P. sitchensis*, *Pinus strobus* L., *Abies grandis* Douglas ex (D. Don) Lindl., *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco and *Thuja plicata* Donn ex D. Don.]. In this study, we consider one *site* as one given conifer species stand on which bark beetles were sampled. As a result of the matrilineal inheritance of mtDNA, only one individual per mother gallery was used in the analyses in order to avoid biased haplotype diversity due to siblings sampling. Samples were immediately stored in absolute ethanol. Furthermore, to compare our results with the phylogeography of *P. chalcographus* (Avtzis et al., 2008a), we also analyzed 11 adults sampled on *P. abies* from 8 European localities. Six additional DNA extractions were provided by C. Stauffer's group (University of BOKU, Vienna, Austria) as three additional adults by M. Kytö (Finnish Forest Research Institute, Vantaa, Finland). The sampling sites and host conifer species are summarized in Table 1.

Molecular genetics analyses

DNA extraction. Due to the presence of fungi and nematodes in bark beetles' abdomens, genomic DNA was extracted from the head of the adults. Up to five individuals were tested per site for the mtDNA analysis, and two for the nuclear marker. Total genomic DNA was extracted using the GenElute Mammalian Genomic DNA kit (Sigma) and was eluted in 100 µL of the elution solution provided in the kit.

Mitochondrial DNA amplification and sequencing. We amplified a 676 bp fragment of the mitochondrial gene of the Cytochrome Oxidase subunits 2 (COII) by Polymerase Chain Reaction (PCR), using the Sigma Red Taq package. A first experiment allowed us to obtain only a few sequences using the non-specific primers C2-J-3138 5'-AGAGCCTCTCC TTTAATAGAACA-3' (Simon et al., 1994) and TK-N-3782, 5'-GAGACCATTACT TGCTTTCAGTCATCT-3' (Bogdanowicz et al., 1993).

Table 1: Characteristics of *P. chalcographus* sampling sites ranged by host conifer species and host origin (native or exotic).

	Tree species	Tree origin	Locality	Country	Latitude	Longitude	Code	Nb. individuals COII/ITS2
FRENCH SITES	<i>Picea abies</i>	Native	Limousin-Chamboux	France	45°40	2°00	ChaEC	4 / 2
	<i>Picea abies</i>	Native	Limousin-Larfeuil	France	45°30	1°57	LarEC	5 / 2
	<i>Picea abies</i>	Native	Limousin-St Pierre Bellevue	France	45°54	1°53	SpbEC	5 / 2
	<i>Picea abies</i>	Native	Jura-Chaux	France	47°04	5°31	ChxEC	5 / 2
	<i>Picea abies</i>	Native	Jura-Montbarrey	France	47°01	5°37	MonEC	5 / 2
	<i>Pinus sylvestris</i>	Native	Jura-Chaux	France	47°02	5°33	ChxPS2	2 / 2
	<i>Abies alba</i>	Native	Jura-Chaux	France	47°04	5°32	ChxAA1	1 / 1
	<i>Picea sitchensis</i>	Exotic	Limousin-Chamboux	France	45°41	2°01	ChaES	5 / 2
	<i>Picea sitchensis</i>	Exotic	Limousin-Larfeuil	France	45°30	1°57	LarES	4 / 2
	<i>Pinus strobus</i>	Exotic	Jura-Chaux	France	47°02	5°35	ChxPW	5 / 2
	<i>Abies grandis</i>	Exotic	Limousin-Larfeuil	France	45°32	1°58	LarAG	2 / 1
	<i>Abies grandis</i>	Exotic	Jura-Chaux	France	47°02	5°38	ChxAG1	1 / 1
	<i>Abies grandis</i>	Exotic	Jura-Chaux	France	47°04	5°33	ChxAG2	2 / 1
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Exotic	Limousin-Chamboux	France	45°40	2°01	ChaDou	4 / 2
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Exotic	Jura-Chaux	France	47°02	5°33	ChxDou	5 / 2
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Exotic	Jura-Montbarrey	France	47°00	5°37	MonDou	5 / 2
	<i>Thuja plicata</i>	Exotic	Jura-Chaux	France	47°04	5°30	ChxTP	1 / -
EUROPEAN SITES	<i>Picea abies</i> ^a	Native	Vantaa	Finland	60°17	25°04	FinEC	3 / -
	<i>Picea abies</i> ^b	Native	Uhrlirske Janoviec	Czech Republic	49°50	15°10	CzEC	1 / -
	<i>Picea abies</i> ^b	Native	Heubronn	Germany	47°45	7°45	GeEC	1 / -
	<i>Picea abies</i> ^b	Native	Asiago	Italy	45°52	11°30	ItEC1	2 / -
	<i>Picea abies</i> ^b	Native	Tolmezzo	Italy	46°24	13°01	ItEC2	1 / -
	<i>Picea abies</i> ^b	Native	Vilnius	Lithuania	54°41	25°19	LiEC	1 / -
	<i>Picea abies</i> ^b	Native	Eina	Norway	60°38	10°36	NoEC	1 / -
	<i>Picea abies</i> ^b	Native	Hajnowka	Poland	52°45	23°36	PLEC	1 / -

^a *P. chalcographus* samples given by M. Kytö, Finnish Forest Research Institute, Vantaa, Finland^b DNA extractions given by C. Stauffer team, University of BOKU, Vienna, Austria

Two microliters of DNA extraction, in 50µl reaction volumes, were used as template for 35 cycles of amplification. The reaction was performed under the following conditions: denaturation step at 95°C for 1 min, annealing at 46°C for 1 min, and extension at 72°C for 1 min 30. An initial cycle employed a 3 min denaturation at 95°C and a final cycle had an extension step of 72°C for 10 min. Secondly, we could design new *Pityogenes chalcographus*-specific primers C2PcF 5'-TAGAACA ACTAAATTTCTTCCATG-3' and C2PcR 5'-GTCATCTAATGAGGTTTTATCTGTGG-3', using OLIGO[®] software, in order to successfully amplify a 670-pb sequence with the same conditions as above, except that the annealing temperature was set to 61°C. PCR products were purified using the GenElute PCR clean-Up kit (Sigma) and directly sequenced with the corresponding

amplification primers. Sequencing was performed using the big-dye terminator kit (PE Applied Biosystems) and carried out with a ABI 3100 automatic sequencer. All sequences were carefully checked by hand before analysis.

Nuclear DNA amplification and sequencing. The full ITS2 region was also analyzed for the 61 French individuals of *P. chalcographus*. It included the end of the 5.8S and the beginning of the 28S ribosomal gene was amplified using primer pair: ITS2F 5'-TGTGAAGTGCAGGAACATG-3' and ITS2R 5'-AATGCTTAAATTYAGGGGGTA-3' (Campbell et al., 1993). One microliter of DNA extraction, in 50µl reaction volumes, was used as template for 30 cycles of amplification. The reaction was performed under the following conditions: denaturation step at 95°C for 1 min, annealing at 51°C for 1 min, and extension at 72°C for 1 min. An initial cycle employed a 3 min denaturation at 95°C and a final cycle had an extension step of 72°C for 5 min. Purification of PCR products and sequencing conditions were similar to those used for the mitochondrial domain.

Data analysis

The obtained sequences were aligned using CLUSTAL W (Thompson et al., 1994) as implemented in BIOEDIT. We used ARLEQUIN 3.11 (Excoffier et al., 2005) and Dnasp 4.50.3 (Rozas et al., 2003) to compute indices of within-population diversity on the French samples, both for COII and ITS2 sequences: number of different haplotypes, haplotype diversity H_d (mean $\pm$ SD), nucleotide diversity π (mean $\pm$ SD) and the mean number of pairwise nucleotide differences between haplotypes. They were calculated first for each region, and secondly for each host tree species (with samples from the same host species gathered altogether, whatever the region, see Results). Haplotype diversity corresponds to the probability that two randomly chosen haplotypes are different (Nei, 1987), whereas nucleotide diversity also takes into account the nucleotide divergence between haplotypes (Tajima, 1983). Once samples were gathered by tree host species, the corresponding allelic richness r was calculated from haplotype frequencies using the rarefaction method proposed by Petit et al., (1998) with the software CONTRIB (<http://www.pierroton.inra.fr/genetics/labo/Software/Contrib/>). The rarefaction size r was set to 5 among the groups for the mtDNA marker, and to 4 for the nuclear marker.

Analysis of Molecular Variance (AMOVA; Excoffier et al., 2005) was used to partition molecular variance into different hierarchical levels in *P. chalcographus* using ARLEQUIN 3.11. Samples were grouped either according to the region (Jura and Limousin), to conifer species, or to host origin consideration (native vs. exotic). The significance level of F_{ST} -statistics was

determined using a non-parametric permutation procedure with 1000 randomizations, also implemented in ARLEQUIN. Moreover, for each region, we wanted to define groups of sites that were geographically homogeneous and maximally differentiated from each other as proposed by the spatial analysis of molecular variation using SAMOVA (Dupanloup et al., 2002). This analysis should help to first identify the number of *P. chalcographus* populations in Limousin and in Jura, and secondly to verify whether insect samples collected on a given host species, even far away from each others, are grouped together or not. The method requires the *a priori* definition of the number of groups (K) of populations that exists, and generates *F*-statistics (F_{SC} , F_{ST} and F_{CT}) using an AMOVA approach. The genetic differentiation among groups, expressed by the F_{CT} value associated to the K groups, is computed using pairwise differences between DNA sequences as molecular distance method (Dupanloup et al., 2002). Since sites with only one individual/haplotype had to be excluded, the analyses were performed on seven sites in Limousin and seven other sites (instead of ten) in Jura. We used 100 simulated annealing processes for each value of K from K = 2 to K = 6 (since the program does not run as K reaches the maximal number of groups).

Finally, an exact test of population differentiation based on haplotype frequencies (Raymond & Rousset, 1995) was performed to test the null hypothesis of random distribution of individuals between pairs of sites.

We tested whether the genetic divergence among the samples from different host conifer species was influenced by the taxonomic proximity between tree species. Thus, to highlight a possible *P. chalcographus* specialization process onto its various host species, we assumed that the more genetically distant the conifer species are, the higher the genetic differences among *P. chalcographus* samples developing on those conifer species should be. First, pairwise values of Kimura-2 Parameter genetic distances (Kimura, 1980) among the eight conifer species were taken from Bertheau *et al.* (unpublished). The dissimilarity matrix including all possible tree species pairs was constructed from the previously cited genetic distance matrix. Secondly, pairwise Φ_{ST} values were computed among *P. chalcographus* samples grouped per host species as implemented in ARLEQUIN 3.11. In addition to use variation in haplotype frequencies as in conventional F_{ST} statistics, the index Φ_{ST} takes into account pairwise differences between haplotypes, which makes it the molecular analogous of Wright's fixation index (Excoffier et al., 1992). Finally, with a permutation test strategy (10,000 permutations; Mantel, 1967; Smorse et al., 1986), we performed Mantel tests to test if the matrix of genetic distances among host species was correlated with each of the independent matrices of genetic divergence among *P. chalcographus* samples, using XLSTAT 7.1.

To examine how the studied samples integrated in a previous phylogeographic study of *P. chalcographus* on its main host *P. abies* (Avtzis et al., 2008a), we performed a phylogenetic analysis (Saitou & Nei, 1987) using COII sequences of the 61 French individuals and the 11 others from the 8 European localities. We constructed a neighbor-joining tree (NJ) from the pairwise distances estimated using the Tamura & Nei (1993) substitution model as implemented in MEGA version 4.0 (Tamura et al., 2007). The robustness of the NJ tree was assessed by 500 bootstrap replicates. In addition, a maximum parsimony (MP) and a maximum-likelihood (ML) approaches were used as implemented in PAUP*4b10 (Swofford, 2000). For MP analysis, we performed a heuristic search option using 100 random-addition sequence replicates and explored tree space by the Tree Bisection and Reconnection branch swapping. Bootstrapping was performed with 100 replicates. For ML analysis, the best model was estimating using MODELTEST v3.7 (Posada & Crandall, 1998). To test for constancy in rates of COII evolution among lineages, we constructed maximum-likelihood phylogenetic trees with and without a molecular clock enforced using PAUP. We used a likelihood-ratio test (LRT; Felsenstein, 1988) with a homogeneous rate of evolution as the null hypothesis. The LRT statistic was defined as twice the difference of log-likelihood scores from constrained and unconstrained trees, and compared to a χ^2 distribution with $N - 2$ degrees of freedom (N = number of sequences in the tree).

A statistical parsimony network, constructed with the French and European samples was computed using TCS version 1.21 (Clement et al., 2000) and we used topological and frequency criteria (Crandall & Templeton, 1993) to solve cladogram ambiguities.

Results

Sequence alignment and genetic diversity

Mitochondrial DNA. A total of 61 COII gene sequences were aligned over 638-bp. No insertion and deletion of sequence was found between the individuals analyzed. Furthermore, the occurrence of pseudogenes was not observed among the sequences. We obtained 25 different haplotypes (GenBank accession numbers in progress), with one major haplotype Pc1 (shared by 29 individuals) and 18 found only once (define as unique haplotype), or shared by 2 to 3 individuals (Pc4, Pc12, Pc13, Pc17, Pc21 and Pc22 see Table 2). Haplotypes were defined by 34 polymorphic sites (23 of which were parsimony informative), all being substitutions of which 32 were transitions and 2 transversions. The proportion of different haplotypes overall samples yielded a high haplotype diversity of 0.77 ± 0.06 . In contrast, nucleotide diversity ($\pi = 0.007 \pm 0.004$) and mean number of pairwise differences (4.87 ± 2.41) were generally low.

Table 2: mtDNA haplotypes and nuDNA sequence types found in *P. chalcographus* populations of studied. Codes for populations were given in Table 1. For mtDNA, the haplotypes are grouped within clades according to the phylogenetic reconstruction (see Results).

	COII		ITS2	
	Code	Haplotype	Clade	Sequence type
FRENCH SITES	ChaEC	Pc1(3), Pc27(1)	III (3), I (1)	A(1), B(1)
	LarEC	Pc1(3), Pc22(1), Pc31(1)	III (4), I (1)	B(2)
	SpbEC	Pc1(1), Pc8(1), Pc11(1), Pc28(1), Pc29(1)	III (3), I (2)	A(1), B(1)
	ChxEC	Pc1(1), Pc2(1), Pc3(1), Pc15(1), Pc32(1)	III (4), I (1)	Aa(1), Ba(1)
	MonEC	Pc1(2), Pc14(1), Pc21(1), Pc23(1)	III (5)	B(2)
	ChxPS2	Pc12(1), Pc13(1)	III (2)	A(1), B(1)
	ChxAA1	Pc1(1)	III (1)	A(1)
	ChaES	Pc1(5)	III (5)	A(1), B(1)
	LarES	Pc1(2), Pc17(2)	III (4)	A(1), B(1)
	ChxPW	Pc1(3), Pc5(1), Pc16(1)	III (5)	A(2)
	LarAG	Pc1(1), Pc18(1)	III (2)	A(1)
	ChxAG1	Pc21(1)	III (1)	B(1)
	ChxAG2	Pc1(1), Pc19(1)	III (2)	A(1)
	ChaDou	Pc1(2), Pc4(1), Pc7(1)	III (4)	B(1), Ab(1)
	ChxDou	Pc1(2), Pc4(1), Pc13(1), Pc22(1)	III (5)	A(1), B(1)
	MonDou	Pc1(2), Pc12(1), Pc13(1), Pc25(1)	III (4), II (1)	A(1), B(1)
	ChxTP	Pc22(1)	III (1)	–
EUROPEAN SITES	FinEC	Pc1(1), Pc10(1), Pc24(1)	III (2), II (1)	–
	CzEC	Pc1(1)	III (1)	–
	GeEC	Pc20(1)	III (1)	–
	ItEC1	Pc9(2)	III (2)	–
	ItEC2	Pc26(1)	II (1)	–
	LiEC	Pc13(1)	III (1)	–
	NoEC	Pc30(1)	I (1)	–
	PIEC	Pc6(1)	III (1)	–

The within-population diversity indices were summarized per region and per host in Table 3. The haplotype diversity was higher in Jura than in Limousin, while the nucleotide diversity and the mean number of pairwise nucleotide differences between haplotypes showed a similar pattern in the two regions. The haplotype diversity (H_d) within host species groups ranged from 0.39 to 0.90 with an average of 0.73. The lowest H_d was found in the exotic species *P. sitchensis*, with two different haplotypes out of nine individuals sampled. H_d was high for the native *P. abies* and the three exotic species *A. grandis*, *P. menziesii* and *P. strobus*. According to the values of the allelic richness after rarefaction, insects from *P. abies* did not have the highest number of haplotypes anymore, when insect samples had similar size in each host species. Nevertheless, allelic richness

was still high for most host species, since more than two haplotypes were found on average with only five individuals.

Table 3: Within-population diversity indices of *P. chalcographus* samples (a) for COII and (b) for ITS2. Because of unequal sampling size per host species, allelic richness was calculated using rarefaction size as indicated between square brackets.

a : COII		No. of individuals	No. of haplotypes	Haplotypic diversity (H_d)	Mean number of pairwise difference	Nucleotide diversity (π)	Allelic richness after rarefaction* (r)
REGION	Limousin	29	12	0.66	4.51	0.007	
	Jura	32	16	0.85	4.99	0.008	
HOST SPECIES	<i>Picea abies</i>	24	15	0.84	6.87	0.01	2.87 [5]
	<i>Pinus sylvestris</i>	2	2	-	-	-	-
	<i>Abies alba</i>	1	1	-	-	-	-
	<i>Picea sitchensis</i>	9	2	0.39	1.17	0.002	0.83 [5]
	<i>Pinus strobus</i>	5	3	0.70	2.40	0.004	2.00 [5]
	<i>Abies grandis</i>	5	4	0.90	4.20	0.006	3.00 [5]
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	14	7	0.81	3.91	0.006	2.61 [5]
	<i>Thuja plicata</i>	1	1	-	-	-	-
b : ITS2		No. of individuals	No. of sequence types	Genetic diversity (G_d)	Mean number of pairwise difference	Nucleotide diversity (π)	Allelic richness after rarefaction* (r)
REGION	Limousin	14	3	0.60	0.68	0.0013	
	Jura	15	4	0.66	0.8	0.0015	
HOST SPECIES	<i>Picea abies</i>	10	4	0.58	0.87	0.0016	1.46 [4]
	<i>Pinus sylvestris</i>	2	2	-	-	-	-
	<i>Abies alba</i>	1	1	-	-	-	-
	<i>Picea sitchensis</i>	4	2	0.67	0.67	0.0013	1.00 [4]
	<i>Pinus strobus</i>	2	1	-	-	-	-
	<i>Abies grandis</i>	4	2	0.5	0.5	0.0009	1.00 [4]
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	6	3	0.73	0.93	0.0018	1.60 [4]

The geographic distribution of the 25 haplotypes is shown figure 1. One major haplotype Pc1, shared by 29 individuals, was observed in the two regions on both native and exotic conifer species, except on *P. sylvestris* (native) and *T. plicata* (exotic). The haplotypes Pc4 and Pc17 were associated with a specific conifers species, *P. menziesii* and *P. sitchensis* respectively, while the haplotypes Pc12 and Pc21 were found only in Jura. The haplotypes Pc13 and Pc22 gathered individuals with no related locality or host species similarities. Overall, the haplotype distribution of *P. chalcographus* seemed not follow population geographic origin or host species (figure 1).

Nuclear DNA. Twenty-nine ITS2 sequences were aligned over 512-bp. No insertion and deletion of sequence was observed between the analyzed individuals. Only five distinct sequence types were obtained (GenBank accession numbers in progress) with four polymorphic sites (one of which was parsimony informative), all substitutions were transitions. Three sequence types were found only once (i.e. two on *P. abies* and one on *P. menziesii*), whereas both sequence types A and B were found in 13 individuals and were observed in the two regions and on both native and exotic conifer species (Table 2). The proportion of different sequence types in our sample yielded a genetic diversity of 0.615 ± 0.052 and the nucleotide diversity was very low with a value of 0.0014 ± 0.0012 . The genetic distances between all sequence types calculated with the Tamura & Nei model ranged from 0.002 to 0.006, with an average of 0.004.

The within-population diversity indices were summarized per region and per host in Table 3. These within regions indices had approximately similar values, and the genetic and nucleotide diversities within region corresponded to those of the total genetic and nucleotide diversities overall regions. Regarding the genetic diversity per host species, *P. menziesii* and *P. sitchensis* showed higher diversity than *A. grandis* and *P. abies*. Nevertheless, values of the allelic richness after rarefaction ranged from 1 to 1.6 among the host species tested.

Due to the low polymorphism level at ITS2 sequences, the following analyses were performed only with the COII marker.

Genetic structure

The results of the AMOVA analyses performed on French populations of *P. chalcographus* are presented in Table 4. When populations were grouped 'by region', the main part of the observed variability was due to the genetic difference within populations (97%). Similar results were observed for the host species group and the host origin groups. When populations were grouped 'by host' or 'by host origin', 97% and 98% of the genetic variation was found within populations, respectively. Nevertheless, all AMOVA results whatever region, host species or host origin were not significant. Moreover, the exact test of differentiation among sites was not significant ($P = 0.35149$).

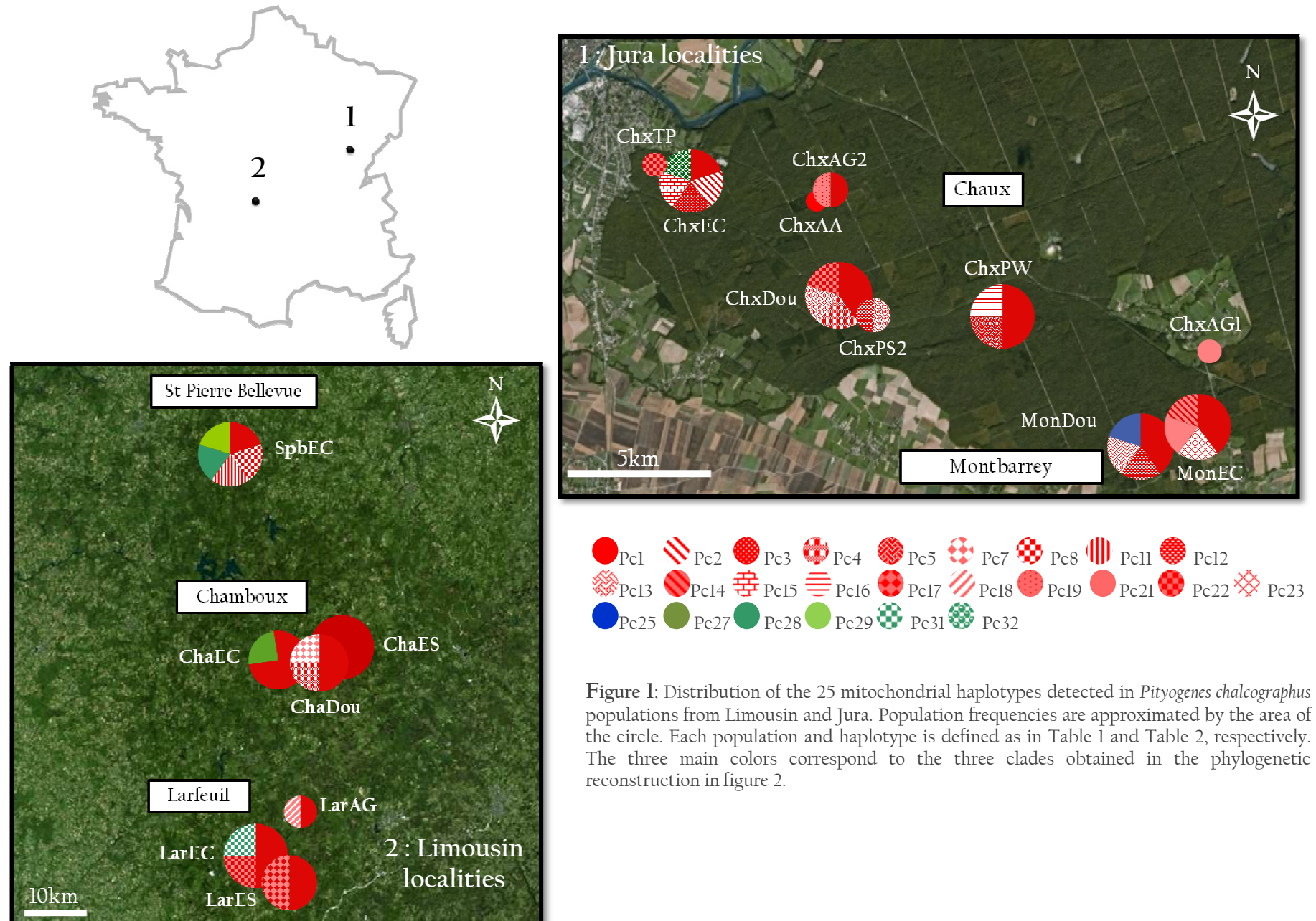


Figure 1: Distribution of the 25 mitochondrial haplotypes detected in *Pityogenes chalcographus* populations from Limousin and Jura. Population frequencies are approximated by the area of the circle. Each population and haplotype is defined as in Table 1 and Table 2, respectively. The three main colors correspond to the three clades obtained in the phylogenetic reconstruction in figure 2.

Table 4: Analysis of molecular variance (AMOVA) among French populations of *Pityogenes chalcographus*, with grouping by region, host species and host origin.

	Source of variation	Variance components	Percentage of variation
Grouping by region	Among groups	0.00868 Va	2.22% NS
	Among pops within groups	0.00253 Vb	0.65% NS
	Within populations	0.37955 Vc	97.13% NS
Grouping by host	Among groups	0.00713 Va	0.84% NS
	Among populations within groups	0.00140 Vb	0.36% NS
	Within populations	0.37955 Vc	97.80% NS
Grouping by host origin ^a	Among groups	-0.00273 Va	-0.71% NS
	Among populations within groups	0.00864 Vb	2.24% NS
	Within populations	0.37955 Vc	98.47% NS

NS, non significant

^a as in Table 1

Results from the SAMOVA analysis showed that in Jura, when the number of groups K of *P. chalcographus* populations increased from $K=2$ to $K=6$, the value of F_{CT} increased from 0.098 to 0.147, while F_{SC} decreased from -0.061 to -0.194, respectively (figure 3). Dupanloup et al. (2002) explained this relationship as following: when K increases, the number of populations within groups then becomes smaller, so that the proportion F_{SC} of variance is reduced (due to smaller differences between populations within each group), leading to a corresponding increase of F_{CT} .

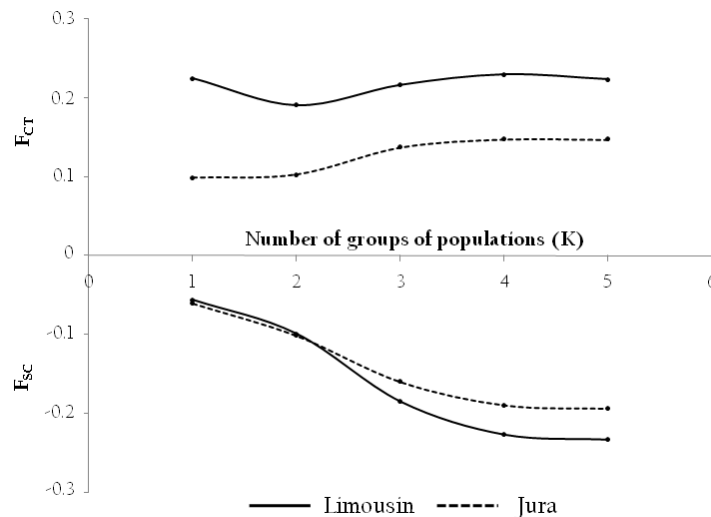


Figure 3: Plots of the F_{CT} and F_{SC} parameters for different values of K , the number of population groups, both for Limousin and Jura regions, generated using SAMOVA (Dupanloup et al. 2002).

Even if F_{SC} also decreased in Limousin, the previous relationship was not so clear in that region, since F_{CT} did not increase regularly. However, for both regions, the F_{CT} did not reach a plateau value. Instead, it steadily increased, especially in Jura, making it difficult a reliable estimation of the optimal number of groups. This failure in indicating the correct number of groups of genetically defined sampling sites may be due to the weakness of the degree of differentiation between groups, a problem underlined by Dupanloup et al. (2002). This lack of genetic differentiation was congruent with our previous results on AMOVA and the exact test of differentiation analyses.

Finally, regarding the suggested partitions subdividing the sampling sites among groups when successively different K values were tested in both regions with SAMOVA, *P. chalcographus* samples collected from the same tree species did not grouped together.

Correlation matrix

The genetic distances among the six host tree species were not correlated with the Φ_{ST} genetic differentiation indices among *P. chalcographus* samples grouped by host species (Mantel test, $r_s = 0.022$, $P = 0.99$). This means that tree species taxonomically close to each others were not exploited by genetically close insect populations.

Phylogenetic reconstructions with European samples.

The addition of the 11 European samples to the French data set created seven new haplotypes (Table 2). Six of them were unique and the seventh Pc9 gathered two individuals. The last three individuals gathered with the French haplotypes Pc1 and Pc13.

Only one sequence for each of the total 32 mitochondrial haplotypes was retained for phylogenetic reconstruction. The most appropriate model of sequence evolution was K81uf + I + G model, including invariable sites ($I = 0.7822$) and rate variation among sites ($G = 0.6128$) with unequal base frequencies (freqA = 0.3570; freqC = 0.1817; freqT = 0.3484; freqG = 0.1129). The likelihood-ratio test supported a molecular clock model for *P. chalcographus* ($\chi^2 = 43.77$, d.f. = 30, $P < 0.05$). Phylogenetic trees using NJ algorithm as well as MP and ML analyses yielded congruent trees which differed only in placement of haplotype within clades (NJ tree showed on figure 2). Three major clades were identified and numbered from I to III. Clade I was composed of six unique haplotypes (Pc27, Pc28, Pc29, Pc30, Pc31 and Pc32), corresponding to individuals sampled only on the native *P. abies*. Clade II gathered three unique haplotypes (Pc24, Pc25 and Pc26), corresponding to individuals sampled on *P. abies* and on the exotic *P. menziesii*. Finally, clade III,

the largest, was composed of the 23 others haplotypes, corresponding to 63 individuals on the eight native and exotic host conifer species. The distribution of haplotypes inside each clade was not restricted to a locality since they were found both in Limousin, Jura and European localities. Bootstrap values of the NJ, MP and ML phylogenetic trees were similar and well-supported the phylogenetic structure between the three clades. The genetic distances between all haplotypes, between the three clades and within clade were calculated with the Tamura & Nei model and summarized in Table 5.

Table 5: Comparison of average (min-max) Tamura & Nei genetic distances, within each clade, between clades and between all haplotypes.

	Clade I	Clade II	Clade III	Clade I-II	Clade I-III	Clade II-III	Total
Tamura & Nei	0.007	0.013	0.008	0.016	0.012	0.009	0.013
genetic distances	(0.002-0.014)	(0.008-0.016)	(0.002-0.016)	(0.002-0.029)	(0.002-0.029)	(0.002-0.019)	(0.002-0.029)

Because we found the same three major clades as in the phylogenetic reconstruction of Avtzis et al. (2008a), we decided to adopt a similar clade numbering. Thus, clade I, which gathered individuals sampled only on *P. abies*, grouped with haplotypes mostly observed in the northern regions of Europe. The French haplotypes found on both native and exotic conifer species grouped together (clade III) with haplotypes from Central Europe (clade IIIa). Clade II gathered haplotypes mainly in Italy. The haplotype network, summarizing the host plant association and phylogenetic relationships across all French and European mitochondrial haplotypes is presented in Appendix I.

Discussion

French *Pityogenes chalcographus* populations were examined with mtDNA and nuDNA sequencing in order to estimate whether the expansion of the insect host range following extensive reforestation with exotic conifer species could have contributed to structure the populations of this bark beetle. The COII gene turned out to be useful in our study because of its high variability and its propensity to unravel recent historical events. Our limited sampling size was due to strict selection criteria: first, the individuals were sampled in sympatric areas both on various native and exotic host species, and secondly we did not collect sampling siblings to avoid any relatedness-bias. Nevertheless, we obtained results suggesting that the host tree species may not constitute an effective isolating barrier between *P. chalcographus* populations.

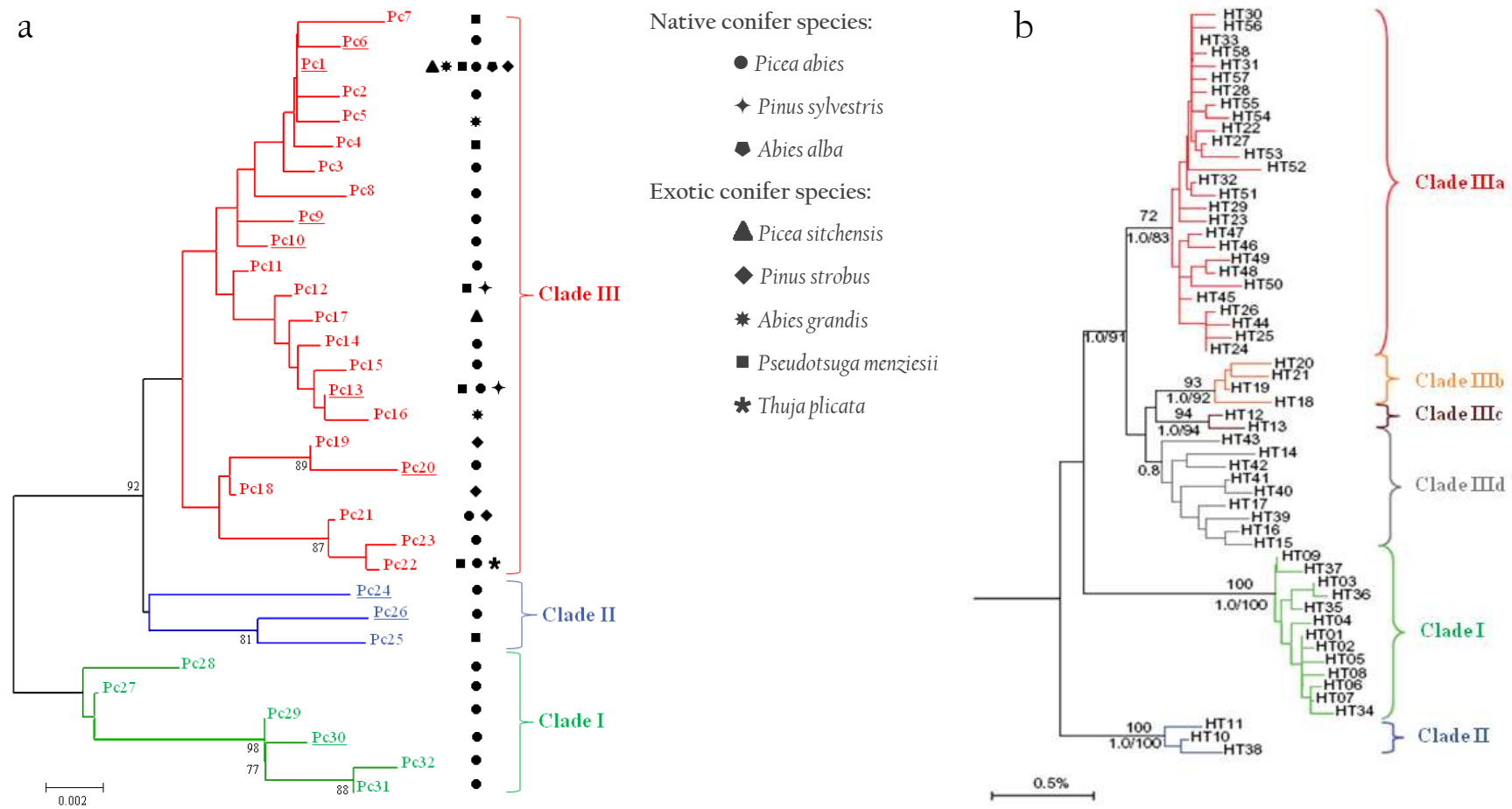


Figure 2: a Neighbour-joining tree of the 32 haplotypes of *Pityogenes chalcographus* from French and European countries based on the Tamura & Nei (1993) model. The haplotypes underlined gathered European individuals. The bar represents a distance of 0.2%. Bootstrap values, over 80%, are given above nodes. b Neighbour-joining tree of the 58 haplotypes of *P. chalcographus* based also on the Tamura & Nei model, coming from Avtzis et al., 2008. The bar represents a distance of 0.5%. Numbers on nodes represent support values and only those of peripheral nodes over 70% are shown. Neighbour-joining bootstrap values are given above nodes, whereas posterior probabilities and bootstrap values of Bayesian and maximum parsimony (MP) analysis are presented below nodes.

The COII gene sequencing revealed at first low nucleotide diversity due to a few mutations, but generating a high proportion of different haplotypes among *P. chalcographus* samples. This high level of haplotype diversity expressed as the number of haplotypes (25 haplotypes for 61 individuals) was greater than that for the COI marker in the same species (58 haplotypes for 262 individuals, Avtzis et al., 2008a). The high nucleotide variability of the COII gene compared to the COI gene has already been observed in other insect species (*Monochamus galloprovincialis*, Koutroumpa et al., 2008; *Dioryctria abietella*, Roux-Morabito et al., 2008). MtDNA variability observed for *P. chalcographus* was greater than in other European bark beetles, as *Ips typographus* L. (Stauffer et al., 1999), *Tomicus destruens* WOLL. (Horn et al., 2006) or *Tomicus piniperda* L. (Ritzerow et al., 2004). Nevertheless, before establishing such comparisons, we must also take into account the width of bark beetles' host range. Indeed, the generalist characteristic of a bark beetle could play a key role in individual migrations to find suitable hosts, which may increase gene flow among populations, leading to increasing genetic diversity and diminishing genetic differentiation. Peterson & Denno (1998) expected that generalist insect species with a greater diet breadth would be less prone to genetic differentiation than specialist ones with a restricted diet breadth. This could be the case of *P. chalcographus* since it has broader host range than all the above cited species (Chararas, 1962; Zúmr, 1992; Pfeffer, 1994; Bertheau et al., unpublished). Moreover, the high genetic diversity observed in both the native and the exotic conifer species suggests a strong potential of *P. chalcographus* to shift onto novel host species (Table 3). This could also contribute to increase the gene flows among populations.

The lack of global genetic differentiation among samples corroborates our hypotheses. The results of AMOVA showed that most of the genetic diversity was found within populations, whatever the grouping factor tested (i.e. region, host species or host origin). A similar pattern has been found in *T. destruens* (75-82% of variation within populations, Kerdelhué et al., 2002) and in *Orthotomicus erosus* WOLL. (87-93% of variation within populations, Pointeau, comm. pers.). Similarly, AFLP analysis of the large pine weevil, *Hylobius abietis* L. indicated mean intra-population genetic variation of 94% (Conord et al., 2006). Our phylogenetic analysis also reflected the lack of structure since the main clade (III) gathered individuals from different localities (Limousin and Jura) and on different host species (native and exotic) (Figure 1). Nuclear DNA sequencing confirmed these results since the two main sequence types A and B were observed whatever the geography or the host species studied (Table 2). Although diet breadth is known to play a significant role in structuring bark beetle populations (Sturgeon & Mitton, 1986; Cognato & Sperling, 2000), the lack of host differentiation is not rare. For example, lineage diversification of *Ips confusus* LECONTE was not greatly influenced by host specificity

(Cognato et al., 2003), no difference was found between populations of *Dendroctonus brevicomis* LECONTE or *D. ponderosae* HOPKINS collected from sympatric host species (Kelley et al., 1999; 2000), and no host effect was observed in *Polygraphus grandiclava* THOMSON populations (Avtzis et al., 2008b). Finally, the Mantel test was also in agreement with a non-specialization of the *P. chalcographus* populations to different hosts, since it did not provide any correlation between genetic distances among host tree species and genetic differentiation among *P. chalcographus* samples grouped by host tree species. Thus, taxonomically close tree species were not exploited by genetically close insect populations.

Subject to confirmation by a larger sampling size, the high genetic diversity associated with the lack of genetic structure of *P. chalcographus* populations would reveal an important gene flow among the different host species exploited by the beetle. Several hypotheses could explain this pattern. The dispersal ability of phytophagous insects appears to be an important ecological factor of population structure (Peterson & Denno, 1998). Indeed, these authors have showed that species with moderate mobility may feature a significant decline in gene flow with distance, while more vagile species display a complete lack of isolation by distance. *Pityogenes chalcographus* is known to have important dispersal ability since it is able to fly as far as a distance of 86 km (Nilssen, 1984). Moreover, like most of bark beetle species, *P. chalcographus* is confined to weakened or felled trees, especially on broken tops and branches and on logging waste (Hedgren et al., 2003). Thus, it seems to adapt to the patchy and ephemeral breeding resource in unmanaged forests, making easier its dispersal. Indeed, selection pressure and evolution may increase dispersal abilities in insects for which availability of suitable hosts is unpredictable in space and time (Gandon et al., 1998). In addition to beetle natural dispersal capacities and according to Kerdelhué et al. (2006), the transportation of cut trees via human activities such as wood trade could play a significant role in the increased beetles' trade. All these factors would homogenize *P. chalcographus* populations. Comparable high effective dispersal with lack of genetic differentiation has generally been reported for bark beetle species such as *I. typographus* (Sallé et al., 2006), *T. piniperda* (Kerdelhué et al., 2006) and *O. erosus* (Pointeau, comm. pers.).

The evolutionary history of *P. chalcographus* would have also influenced the genetic structure of the populations, as well past historical events of its main host *P. abies* (Avtzis, 2008a) as more recent historical events with extensive conifer plantations in Western Europe during the two last centuries (Agnolletti & Anderson, 2000). The phylogenetic reconstruction of the French *P. chalcographus* populations distinguished clade III that gathered beetles from different localities and hosts from clade I that grouped individuals collected only on its main host *P. abies*. One may hypothesize that beetles belonging to this last clade might correspond to ancestral populations

better adapted to *P. abies*. Nevertheless, this observation must be taken cautiously owing to our limited sampling and the presence of only unique haplotypes.

Although the dispersal ability of the beetle is important to consider in the population dynamic of *P. chalcographus*, our results demonstrated a significant level of plasticity to develop on various conifers. This was possible because the sampling was carried out in restricted geographic areas offering numerous conifer species which can constitute available resources for the beetle. Moreover, in each forest, *P. chalcographus* could experience as well its main host *Picea abies* as other alternative hosts. In a previous behavioral study of *P. chalcographus* (Bertheau et al., in press), we showed that, although *P. abies* was the preferred and the most suitable host of *P. chalcographus*, all tested conifer species were colonized. Moreover, no or a weak loss of beetle fitness has been observed on the congeneric *Picea sitchensis* and on *Pseudotsuga menziesii*. The similarities between its natural and alternative host species, such as morphological characteristics (i.e. thin bark thickness) and probably chemical compounds offered better abilities to adapt to new hosts (Bertheau et al., in press). All these considerations, together with the population genetic study and the biological and behavioral traits, suggest that *P. chalcographus* is able to use alternative hosts without losing any ability to exploit its natural host *P. abies*. This appears to be important to consider in pest management, especially for risk assessment in mixed conifers forests where tree species have an economic interest.

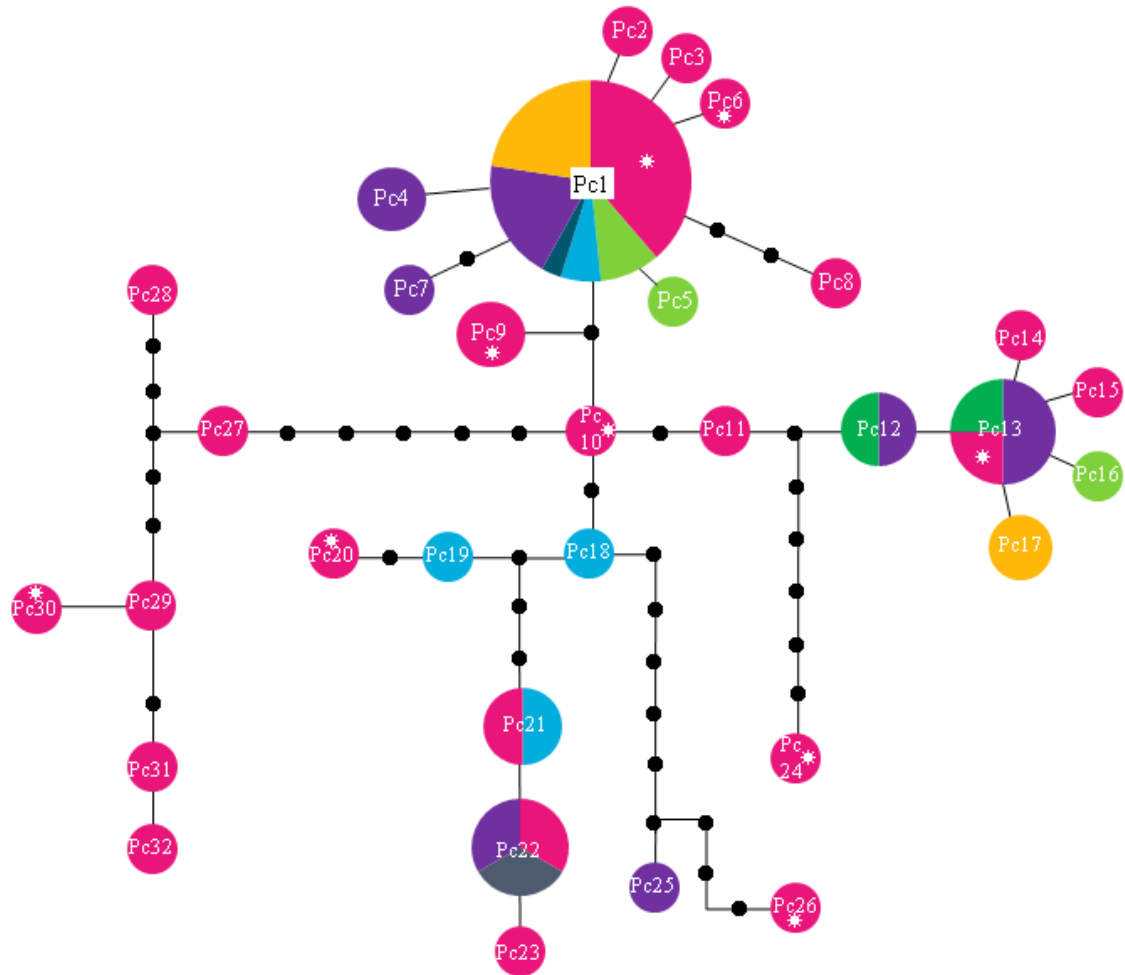
Our study has shown that a high genetic variability combined with a lack of population genetic specialization to host tree species could be linked to the generalist character of a phytophagous insect. However, a larger sampling size in the European distribution range of the beetle, in additional localities gathering natural and exotic conifers species is needed to confirm our findings. It would be also interesting to sample beetles in isolated natural stands of *P. abies* to precise the evolutionary relationship between *P. chalcographus* and its ancestral host. Moreover, it would be useful to add other molecular marker as AFLP or microsatellites in order to measure gene flow among *P. chalcographus* populations.

Acknowledgments

This work is part of the PhD thesis of C. Bertheau carried out under the directorship and supervision of F. Lieutier with the participation of G. Roux-Morabito as a co-supervisor. It was supported by grants from the French Ministry for Agriculture, Fisheries and Rural Affairs (General Directorate of Forests and Rural Affairs) and from the French Ministry of Research and Education. We are grateful to Philippe Massot and Dominique Jacquin (Office National des

Forêts) for their help in choosing the experimental plots and obtaining coniferous trees and to Jacques Garcia (INRA Orléans) for his field assistance. We thank Christian Stauffer (Vienna, Boku University) and Maarit Kytö, (Finnish Forest Research Institute, Vantaa, Finland) for providing European samples. We also thank Emmanuelle Magnoux (INRA Orléans) for her assistance with the automatic sequencer ABI 3100 and Vincent Lesieur (Orléans University trainee) for his technical participation. We are grateful to Christian Stauffer and Dimitrios Avtzis (Vienna, Boku University) for fruitful discussions.

Appendix 1: Haplotype network for 25 mitochondrial haplotypes detected in *Pityogenes chalcographus* from French and 7 additional haplotypes from European countries (*). Each line between circles represents one mutational change. Small empty circles represent inferred, undetected interior haplotypes. Haplotype frequencies are approximated by the area of the circle. Each haplotype is defined as in Table 2, with different color codes for host conifer species.



● *Picea abies* ; ● *Picea sitchensis* ; ● *Pinus sylvestris* ; ● *Pinus strobus* ; ● *Abies alba* ; ● *Abies grandis* ;
● *Pseudotsuga menziesii* ; ● *Thuja plicata*

III.3.3 Analyse complémentaire : étude de marqueurs microsatellites

Par suite des résultats obtenus avec les marqueurs COII et ITS2 mettant en évidence d'important flux de gènes entre populations de *P. chalcographus*, il semblait pertinent d'approfondir l'étude avec des marqueurs microsatellites. Ceux-ci ont été choisis pour mettre en évidence une différenciation plus fine entre les différentes populations de *P. chalcographus* étudiées, ainsi que les flux de gènes entre ces populations.

Nous disposions de sept marqueurs microsatellites spécifiques à l'espèce *P. chalcographus*, définis par Arthofer (2005 ; Tableau III.1).

Tableau III.1: Caractéristiques des marqueurs microsatellites de *P. chalcographus* mis au point par Arthofer, 2005

Locus	Fluoro-chrome	Amorce F (5'-3')	Amorce R (5'-3')	Taille	Motif
4le	TET	GAC GTT CTC CGA AAC CAG	AGC GAC ATC AAT TTT GGC	198pb	(GA) ₁₁
4lf	FAM	CTG CTT TAC GGC GAG GTT ACG	GAA CTC GCG TAT TTT GTC GAA	178pb	(TG) ₄ -C(GT) ₄
4lg	TET	TAG AAA TGG GTA GGC GTT C	CAC GTA GGA CGA ACG TTG A	197pb	(TC) ₂₀
43a	TET	TTG TTG GAA GCG CAA CAG TA	AGT GGC TGA GTG GCT AGT GC	178pb	(TG) ₉
44d	FAM	GAA TGA ATT GAT GCG AGA GTA	GTC ATC CTG CCA AGC TTT CAC	251pb	(TG) ₄ -(AG) ₁₀
44n	FAM	TCA CAC TGG TCT TCG AGC TG	GTC ACT GCA AGG GGA GAT TGC	228pb	(AC) ₆ -C-(CA) ₄
45b	HEX	GCA ACA CAG ACG AGG ACG T	ATA TTC CCG AAA GAA TCC AAG	240pb	(GA) ₁₈ -GG-(GA) ₉

Ainsi huit populations ont été analysées: ChxEC, ChaEC, LarEC, MonEC, LarES, ChxDou, MonDou, ChxPW, décrites dans le tableau 1 de l'article 4. Pour chacune d'elles nous disposions de 30 individus. Les autres populations n'ont pas pu être intégrées car représentées trop peu d'individus.

La technique d'extraction de l'ADN génomique de ces individus a été similaire à celle réalisée pour les analyses des marqueurs COII et ITS2. Les premiers essais de génotypage ont été effectués suivant les conditions PCR définies par W. Arthofer (Tableau III.2), sur deux individus de chaque population. Cependant, les résultats se sont avérés négatifs. Nous avons donc dû redéfinir les conditions d'extractions et de génotypage pour nos populations françaises de *P. chalcographus*.

En premier lieu, nous avons refait des extractions à partir d'un individu entier issu des populations ChxEC, LarEC, MonDou et ChxPW, identiquement au protocole de W. Arthofer afin de disposer d'une plus grande quantité d'ADN. Avec ces individus entiers, nous avons obtenu des concentrations d'ADN comprises entre 8 et 30 ng/μl, c'est à dire du même ordre de grandeur

que celles obtenues à partir de la tête seule (4 à 20 ng/μl). Par conséquent, nous avons maintenu l'utilisation de la méthode d'extraction d'ADN à partir des têtes des individus.

Nous avons ensuite recherché de nouvelles conditions PCR, appropriées à nos populations, afin d'amplifier les sept marqueurs microsatellites précédemment cités. Les conditions optimales d'amplification par PCR, pour chacun des marqueurs, ont ainsi été déterminées en faisant varier quatre paramètres fondamentaux :

- (1) *la température d'hybridation* qui peut influencer sur la spécificité des hybridations,
- (2) *la concentration en MgCl₂* qui peut s'avérer rapidement limitante ou saturante pour les réactions de polymérisation,
- (3) *la quantité d'ADN* qui, trop faible ou trop importante, peut bloquer la réaction.
- (4) *le nombre de cycles*

La technique de PCR par essai¹⁶ (touchdown PCR) a également été testée afin d'optimiser la fixation des amorces. Ces nombreuses mises au point ont été réalisées à l'aide d'amorces non fluorescentes et vérifiées sur gel d'agarose.

Trois marqueurs 4le, 4lg et 44d n'ont pas pu être amplifiés malgré les différentes mises au point. Les quatre marqueurs 4lf, 45b, 43a et 44n ont pu être amplifiés à froid suivant les conditions résumées dans le Tableau III.2. Ces derniers ont donc été génotypés avec des amorces fluorescentes sur le séquenceur automatique ABI 3100.

Tableau III.2: Conditions optimales de PCR pour chacun des marqueurs des populations françaises de *P. chalcographus* en comparaison à celles de Arthofer, 2005

Locus	Température d'hybridation (°C)	Concentration MgCl ₂ (mM)	Quantité d'ADN (μl)	Nombre de cycles
Conditions Arthofer (2005)	60	1	1	33
4lf, 43a, 44n	58	1	2	25
45b	58	1,2	2	25
44d, 4le, 4lg	–	–	–	–

Les résultats du génotypage ont donné des résultats non uniformes. Pour le marqueur 4lf, une amplification a été observée chez tous les individus, alors que pour les trois autres marqueurs, une amplification n'a été observée que pour certains individus. Cependant, quelques individus ont bénéficié de l'amplification pour les quatre marqueurs à la fois (Figure III.11).

¹⁶ La PCR par essais est un protocole détourné de la PCR classique, utilisé pour amplifier de l'ADN faiblement représenté et/ou subissant une compétition sur leurs amorces par des produits de pseudo-gène. Il consiste à avoir une température d'hybridation très haute lors des premiers cycles afin d'assurer une forte stringence et donc une amplification spécifique. Une fois que la séquence d'intérêt devient majoritaire vis-à-vis de ses compétiteurs, la température d'hybridation est progressivement abaissée afin d'assurer une meilleure efficacité de PCR.

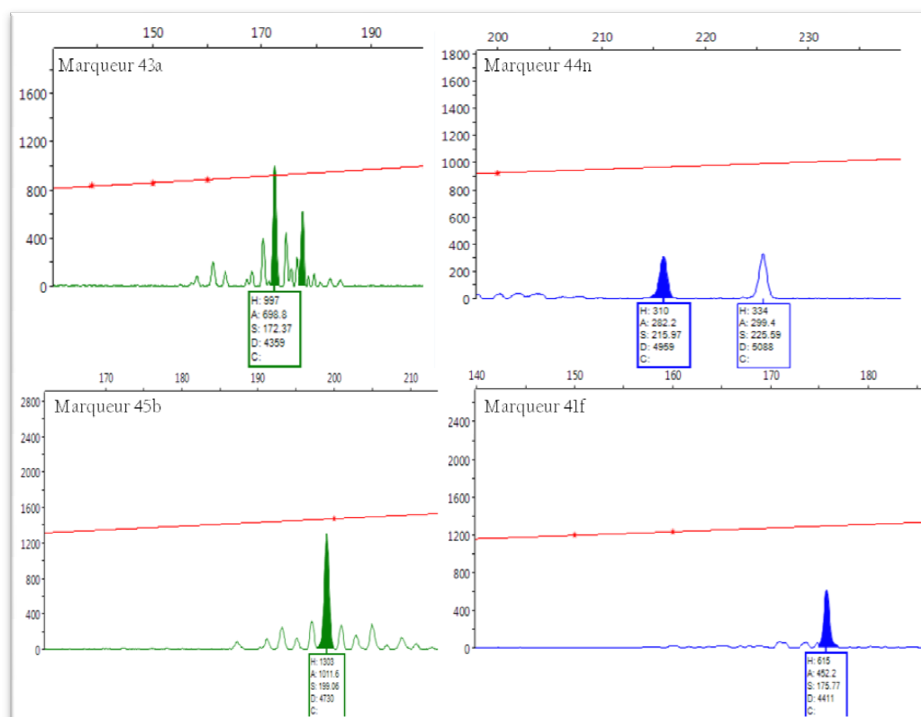


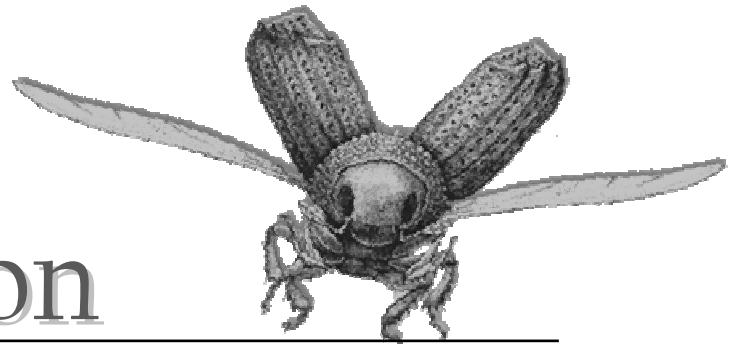
Figure III-11: Observation des allèles des marqueurs microsatellites 43a, 44n, 45b et 41f chez l'individu ChxPW1 à l'aide du logiciel PeakScanner (Applied Biosystems)

Cependant, en regardant de plus près le protocole proposé par W. Arthofer, nous nous sommes aperçus que les quantités d'ADN que nous utilisions étaient cinq à dix fois inférieures à celles qu'il préconisait (entre 100 et 250 ng). Malheureusement, la mauvaise qualité de nos préparations d'ADN (nombreuses impuretés protéiques) ne nous permettait pas d'augmenter la quantité d'ADN dans nos réactions de PCR. En effet, un trop grand nombre d'impuretés peut entraîner une forte perturbation de l'activité de l'enzyme responsable de l'amplification PCR (Taq polymérase). Dans ces conditions, augmenter la quantité d'ADN revenait à augmenter la quantité d'impuretés, empêchant alors une bonne amplification. Il conviendrait donc d'obtenir une préparation d'ADN de meilleure qualité (sans impureté) pour atteindre la quantité d'ADN adéquate.

Les nombreuses difficultés rencontrées lors de la mise au point des conditions PCR, le manque de reproductivité entre les individus lors du génotypage, mais également le manque de temps pour y remédier face au calendrier de la thèse, nous ont contraint à suspendre cette approche.

Conclusion

Générale



Conclusion générale

En se plaçant dans la problématique générale des mécanismes d'adaptation des insectes forestiers phytophages à de nouveaux arbres-hôtes, ce travail de thèse s'est focalisé sur l'étude du rôle de deux facteurs importants : (1) la proximité phylogénétique et la similitude de ressources entre l'hôte naturel et le nouvel hôte; (2) l'étendue du spectre d'hôtes naturels de l'insecte. Quatre approches complémentaires (*i.e.* méta-analyse, inventaire terrain, tests comportementaux et analyses génétiques), réalisées à différentes échelles taxonomiques et géographiques, ont été développées. Les objectifs étaient, d'une part d'approfondir les connaissances sur les capacités des insectes forestiers à étendre leur gamme d'hôtes, d'autre part d'apporter des informations utiles au gestionnaire forestier pour évaluer les risques économiques et écologiques qui découlent de ces adaptations. Dans cette section finale, nous nous proposons donc d'établir un bilan. Nous examinerons les résultats, d'abord en les resituant de façon synthétique en regard des objectifs initiaux, puis en discutant leurs limites. Une dernière partie sera consacrée aux perspectives ouvertes par le travail de thèse, en suggérant des solutions aux problèmes rencontrés, ainsi que des pistes de développement scientifique et appliqué de l'étude.

1. Synthèse

Ce travail associé à la littérature a montré que, de manière générale, les insectes forestiers phytophages peuvent étendre facilement leur gamme d'hôtes naturels à de nouvelles essences, que se soit dans leur aire géographique naturelle en présence d'hôtes exotiques, ou dans de nouvelles zones suite à leur propre introduction. Cependant, cette capacité à coloniser et à se développer sur de nouveaux hôtes varie énormément avec l'étendue du spectre d'hôtes des insectes ainsi qu'avec la proximité taxonomique (*i.e.* proximité phylogénétique et similarité des ressources) entre l'hôte naturel et le nouvel hôte.

1.1 L'avantage pour un insecte forestier phytophage d'être généraliste

La méta-analyse, réalisée à grande échelle sur de nombreuses espèces d'insectes forestiers, intégrant à la fois des polyphages, des oligophages et des monophages, a montré que l'étendue du spectre d'hôte avait une influence significative sur les performances des insectes colonisant des arbres-hôtes nouveaux. Ce sont les monophages (*i.e.* spécialistes) qui subissent la plus grande diminution de valeur sélective lors de la colonisation de nouveaux hôtes, alors que celle des oligophages et des polyphages (*i.e.* généralistes) ne diminue que faiblement. En d'autres termes, plus la gamme d'hôtes naturels de l'insecte est large, meilleures sont ses performances sur de nouveaux arbres hôtes. Ces considérations à grande échelle ont également été montrées à plus faible échelle, au sein de la sous famille des Scolytinae. Bien que ces insectes soient préférentiellement associés à un genre de Pinaceae, la plupart possède un spectre d'hôtes plus ou moins large. Nous avons montré que les espèces de scolytes indigènes possédant une gamme d'hôtes naturels formées de plusieurs genres de Pinaceae colonisaient significativement un plus grand nombre d'essences exotiques. L'ensemble de ces résultats confirme que la spécificité d'hôte des insectes forestiers phytophages joue indéniablement un rôle majeur dans leur capacité à intégrer de nouveaux arbres-hôtes dans leur gamme d'hôtes naturels. Ceci réside sans doute principalement dans la plasticité de ces insectes à tolérer de nouvelles ressources alimentaires et/ou à vaincre les mécanismes de défenses des arbres. Ainsi, en accord avec Strong et al. (1984) et Fraser & Lawton (1994), nous pouvons dire que les insectes phytophages forestiers à large gamme d'hôtes naturels, indépendamment de l'échelle considérée, sont de meilleurs colonisateurs de nouvelles essences d'arbres que ceux dont la gamme d'hôtes est plus restreinte. Néanmoins, l'étendue du spectre d'hôte doit être considérée en interaction avec la proximité taxonomique entre l'hôte naturel et le nouvel hôte.

1.2 L'inconvénient pour un nouvel hôte d'être taxonomiquement proche des hôtes naturels

La proximité taxonomique entre hôtes naturels et nouveaux est un facteur assez difficile à appréhender à cause de la difficulté à distinguer l'effet de la proximité phylogénétique de l'effet de la similitude des ressources, sur les processus d'adaptation des insectes phytophages à de nouveaux hôtes. Nous avons tenté de discriminer ces effets dans les quatre approches développées au cours de la thèse. La méta-analyse, focalisée sur l'effet de la proximité phylogénétique entre hôtes, a montré que ce facteur n'avait aucune incidence sur les performances des insectes polyphages, mais intervenait de manière significative sur celles des oligophages et monophages. Plus le nouvel hôte est proche phylogénétiquement de(s) hôte(s) naturel(s) de l'insecte, plus les performances de celui-ci sur le nouvel hôte sont similaires voire meilleures que celles observées sur le(s) hôte(s) naturel(s). Ces conclusions générales dressées sur une large gamme d'insectes se vérifient quand on s'intéresse à un groupe particulier d'insectes tel que les scolytes. Le changement d'hôte est facilité lorsque les nouvelles essences appartiennent à la même sous famille que les essences hôtes naturelles, les essences congénères étant pour la plupart privilégiées. Cependant, cette facilité de passage sur un nouvel hôte semble due essentiellement à la présence de ressources similaires entre essences hôtes. L'épaisseur de l'écorce, caractéristique de l'hôte importante pour ces insectes endophytes, apparaît comme un facteur décisif dans leur changement d'hôte. Ainsi, comme différents auteurs l'ont souligné (Ehrlich & Raven, 1964; Hatcher, 1994 ; Becerra, 1997; Wahlberg, 2001), la colonisation de nouveaux hôtes par les insectes phytophages semble plus fortement influencée par la présence de ressources similaires (*i.e.* caractéristiques chimiques, morphologiques et physiologiques) entre hôte naturel et hôte nouveau que par leur proximité phylogénétique. Toutefois, comme les essences phylogénétiquement proches partagent généralement des ressources communes, il n'est pas étonnant de trouver un effet significatif de la proximité phylogénétique des essences hôtes sur les processus de changement d'hôte des insectes phytophages.

1.3 Apports complémentaires de ce travail

Parallèlement aux apports présentés ci-dessus, le travail de thèse a apporté des connaissances supplémentaires sur les relations plante-insecte, en particulier sur la sensibilité des essences forestières introduites, relativement aux essences autochtones. Notre étude sur la diversité des scolytes indigènes sur diverses essences de conifères autochtones et exotiques en France a montré que toutes les essences exotiques pouvaient être colonisées par diverses espèces

de scolytes et qu'aucune différence significative n'est observée en termes de richesse spécifique entre essences autochtones et exotiques. Ce résultat suggère que les scolytes, tout comme d'autres insectes phytophages des conifères sont capables de s'adapter rapidement à de nouvelles essences (voir les revues de Lindelow & Bjorkman, 2001 ; Roques et al., 2006 ; Lieutier, 2006). Bien qu'apparemment rapide, ce changement d'hôte présente généralement un coût. Avec la méta-analyse, nous avons apporté une vision générale quant aux performances des insectes forestiers (indigènes et exotiques) sur de nouvelles essences (conifères et feuillus) et ceci dans différentes zones biogéographiques du monde. Il en ressort que les performances de ces insectes sont, de manière générale, significativement plus faibles sur les nouvelles essences que sur leurs hôtes naturels. Il apparaît ainsi que les essences hôtes nouvelles sont rapidement exploitées par divers insectes phytophages mais que, de manière générale, elles sont moins favorables au développement des insectes que ne le sont les hôtes naturels. Ce coût en termes de performance lié au changement d'hôte peut toutefois être modulé en fonction des relations préférences-performances pour les espèces considérées.

En focalisant l'étude sur *P. chalcographus*, scolyte oligophage qui a intégré des essences hôtes nouvelles à sa gamme d'hôtes naturels, il apparaît que l'ordre de préférence dans le choix des hôtes par les adultes est identique à l'ordre d'adéquation des hôtes aux performances des larves. Ce constat, qui est loin d'être observé chez tous les insectes phytophages (Jaenike, 1990 ; Agosta, 2006), est en accord avec la théorie d'oviposition optimale qui stipule que les adultes choisissent comme site d'oviposition l'hôte qui convient le mieux au développement des larves (Jaenike, 1990). Ainsi, nous confirmons que *Picea abies* est l'essence hôte préférée de *P. chalcographus*, en même temps que la plus favorable au développement de ses larves, et nous mettons en évidence qu'après *P. abies*, l'insecte sélectionne deux essences exotiques, *Picea sitchensis* et *Pseudotsuga menziesii*, lesquelles se révèlent être également favorables au développement de ses larves. Afin de mieux appréhender l'évolution des relations plante-insecte, il est important d'associer ces différences de préférence-performance liées à l'hôte aux données génétiques.

L'objectif de l'étude génétique des populations de *P. chalcographus* était de déterminer l'influence, sur la structure génétique des populations de l'insecte, de la présence de nouvelles essences à sa gamme d'hôtes naturels. Les résultats ont mis en évidence une diversité génétique élevée, ainsi qu'une absence de structure génétique des populations de *P. chalcographus*, témoignant d'un flux de gènes considérable lié à d'importantes capacités de migration naturelle ou anthropique des individus. Ces observations suggèrent que *P. chalcographus* possède une plasticité élevée vis-à-vis de nouveaux hôtes, sans que l'on puisse pour autant associer cette facilité d'adaptation avec le niveau de diversité génétique observé chez cette espèce.

1.4 Bilan final des apports scientifiques de la thèse

La compréhension des mécanismes d'adaptation des insectes forestiers phytophages à de nouveaux arbres-hôtes représente un enjeu scientifique majeur faisant intervenir une multitude de facteurs et de processus biologiques complexes qu'il est difficile d'appréhender dans leur ensemble. Le travail de thèse a ainsi contribué à l'amélioration des connaissances dans cette problématique. Il a permis de démontrer l'importance de deux facteurs fondamentaux (*i.e.* étendue du spectre d'hôtes des insectes et proximité taxonomique entre hôte naturel et hôte nouveau) dans les relations arbre-insecte en général et conifère-scolyte en particulier. Il a apporté des connaissances supplémentaires sur l'évolution de la gamme d'hôte des insectes forestiers phytophages en présence de nouvelles essences hôtes et par conséquent sur la sensibilité de ces nouvelles essences par rapport aux essences autochtones.

1.5 Application à la prévision des risques dans les forêts accueillants de nouveaux hôtes

Nos résultats apportent aussi des informations intéressantes à considérer pour la gestion des ravageurs forestiers. La spécificité d'hôte des insectes ainsi que la proximité taxonomique entre l'hôte naturel et le nouvel hôte apparaissent comme deux bons prédicteurs pour estimer les risques de dommages encourus par les nouvelles essences hôtes. D'une manière générale, les insectes polyphages sont les plus à redouter par suite de la faible diminution voire même l'amélioration de leurs performances sur de nouveaux hôtes, et ceci quelque soit la proximité taxonomique entre hôtes naturels et nouveaux. Pour les insectes oligophages et monophages, le risque est moindre mais doit toutefois être considéré en liaison avec le degré de proximité taxonomique des essences hôtes naturelles et nouvelles. Parmi ces insectes, les scolytes, déjà connus comme d'importants ravageurs des forêts de conifères dans le monde, se révèlent également des ravageurs potentiels sur essences introduites. En effet, bien qu'endophytes, ils colonisent facilement en France les essences exotiques taxonomiquement proches de leurs hôtes autochtones, ainsi même que le sapin de Douglas, *P. menziesii*, sans congénère en Europe. Ils possèdent une capacité d'adaptation élevée à toutes les essences de conifères exotiques étudiées dans la thèse, ce qui suggère que d'importants dégâts pourraient intervenir lors de périodes de pullulations. De façon similaire, les scolytes, en particulier les espèces les plus généralistes, pourraient occasionner des dommages importants suite à leur introduction dans de nouveaux milieux.

La connaissance des préférences et des performances des diverses espèces de scolyte ainsi que la connaissance de la structure génétique de leurs populations apparaissent essentielles pour anticiper et contrôler les dégâts sur les essences nouvelles, aussi bien lors d'acclimatation d'essences exotiques que lors d'introductions d'insectes. Nos résultats sur le chalcographe, *P. chalcographus*, montrent que ce scolyte pourrait se révéler un dangereux ravageur non seulement en peuplement de *P. abies*, son hôte "classique", mais aussi en peuplement de *Picea sitchensis*, *Pseudotsuga menziesii* ou *Pinus strobus*. Notre inventaire terrain a confirmé que cette espèce, de part sa grande plasticité, était capable de coloniser une gamme d'hôte assez large au sein des Pinaceae. Ces conclusions sont à prendre en compte dans les méthodes de surveillance des forêts de conifères exotiques introduits en Europe, mais également dans de nombreux pays où le chalcographe est absent mais où des suivis et des détectations précoces doivent être envisagés pour éviter les conséquences dramatiques d'une introduction.

Parallèlement, la plantation d'essences exotiques dans des forêts possédant des essences autochtones éloignées taxonomiquement pourrait sans doute réduire la colonisation de ces nouvelles essences par les scolytes et, de manière plus générale, par les insectes oligophages et monophages.

2. Limites de l'étude

Nous présentons ici un certain nombre de limites rencontrées au cours de l'étude, liées essentiellement à des contraintes matérielles et temporelles, et auxquelles il nous paraît dans certains cas nécessaire de remédier pour conclure de façon définitive sur les questions que nous nous sommes posées ou donner une portée plus générale à nos résultats. Certains de ces aspects, constituant des pistes de recherche à part entière, seront repris dans le paragraphe suivant.

Nos critères stricts de sélection des sites d'études (*i.e.* forêts françaises rassemblant une grande variété de conifères autochtones et exotiques, mais possédant également divers degrés de relations phylogénétiques) nous ont conduits à sélectionner seulement deux régions. Par ailleurs, les contraintes liées aux expérimentations dans ces deux régions (*i.e.* autorisations, moyens techniques et économiques) ont fait que le nombre de répétition de parcelles pour chaque essence peut apparaître faible. De toute évidence, un plus grand nombre de parcelles échantillonnées pour chacune des essences de conifères étudiées compléterait ces différentes approches, aussi bien dans l'inventaire terrain que pour l'étude génétique.

L'étude de terrain sur la diversité des scolytes indigènes sur conifères autochtones et exotiques, nous a permis de connaître la richesse spécifique des scolytes sur chaque essence étudiée. Néanmoins, connaître en parallèle la densité d'attaque de chacune des espèces de scolytes aurait contribué à mieux estimer les risques encourus par les essences exotiques.

Par suite de la difficulté à obtenir toutes les essences souhaitées en quantité suffisante, les tests de l'étude comportementale n'ont pu être réalisés qu'avec deux paires d'essences autochtones et exotiques congénères (*Picea abies* vs. *Picea sitchensis* ; *Pinus sylvestris* vs. *Pinus contorta*) ainsi que *Pseudotsuga menziesii*. Or, la nature des résultats montre qu'il aurait été intéressant de compléter cette étude, non seulement avec d'autres paires d'essences comme *Abies alba*-*Abies grandis*, mais aussi avec l'essence exotique *Pinus strobus* qui est fortement attaquée sur le terrain par *P. chalcographus* et qui semble avoir une épaisseur d'écorce similaire à celle des *Picea* spp.

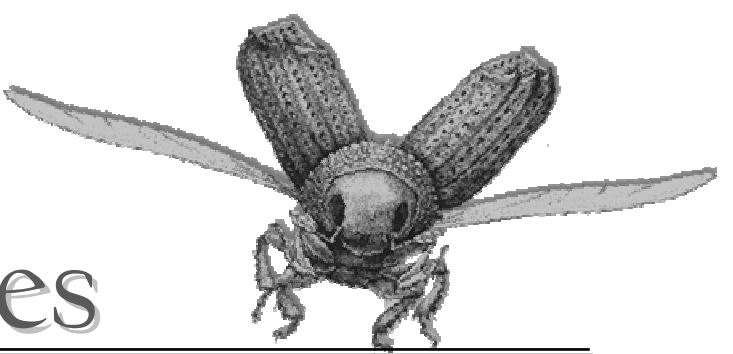
3. Perspectives

L'étendue du spectre d'hôtes des insectes ainsi que la proximité taxonomique (*i.e.* proximité phylogénétique et similarité des ressources) entre l'hôte naturel et le nouvel hôte semblent être des facteurs fondamentaux dans les modalités de changement d'hôtes des insectes forestiers phytophages. Néanmoins, compléter ce travail en étudiant d'autres facteurs tels que l'abondance des essences, la proximité géographique entre essences autochtones et exotiques ou l'intimité du contact entre l'insecte et son hôte, nous permettrait d'avoir une vision plus globale sur ces processus adaptatifs, d'autant plus qu'il est possible que, dans certaines conditions, ces facteurs prennent le pas sur ceux que nous avons étudiés. Par exemple, dans le chapitre II, nous avons émis l'hypothèse d'un effet potentiel de l'abondance des essences et de la proximité géographique entre essences autochtones et exotiques sur les processus de colonisation des nouvelles essences de Pinaceae par les scolytes. On peut en effet supposer qu'une très grande abondance du même hôte exotique crée une forte pression de sélection pour une adaptation rapide à celui-ci, conformément à l'hypothèse de la fréquence de rencontre (*encountered-frequency hypothesis*) de Strong et al. (1984), et comme cela a déjà été montré pour l'adaptation à l'épicéa de Sitka de plusieurs espèces de lépidoptères défoliateurs des Chênes (Fraser & Lawton, 1994). Dans ce contexte, il serait pertinent d'étudier le rôle de la structure de la forêt (*e.g.* plurispécifique avec des essences autochtones et exotiques) voire même à une échelle plus vaste celui de la structure du paysage. Les informations sur la nature et l'abondance des essences situées à proximité immédiate de chacune de nos parcelles pourraient ainsi être intégrées dans une nouvelle étude sur la variation de la richesse spécifique en espèces de scolytes. De plus, faute de n'avoir pu tester le rôle de l'intimité du contact entre les insectes et leurs hôtes, il serait intéressant de réitérer l'étude de la diversité en espèces de Lépidoptères géométrides indigènes ou d'autres insectes ectophytes, sur conifères autochtones et exotiques.

Décrypter la structure génétique des populations de *Pityogenes chalcographus* a permis de suggérer l'absence d'une spécialisation sur de nouveaux hôtes témoignant d'une bonne capacité de colonisation. Néanmoins, un échantillonnage plus conséquent sur l'ensemble de la zone de répartition géographique de *P. chalcographus*, dans différentes localités possédant des essences autochtones et exotiques en sympatrie, enrichirait l'étude. Il serait également intéressant d'analyser des individus de *P. chalcographus* dans divers peuplements autochtones de *P. abies*, isolés des plantations mixtes forestières, afin de préciser les relations évolutives entre l'insecte et son hôte préféré. De plus, nous avons émis l'hypothèse que le caractère généraliste de *P. chalcographus* pouvait être en relation avec une diversité génétique élevée et une absence de structuration par l'hôte. En effet, peu de données sont actuellement disponibles pour lier la diversité génétique et la

structure des populations d'insectes forestiers au degré de spécificité d'hôtes. Il serait donc intéressant de le tester en faisant une étude comparative portant sur diverses espèces d'insectes forestiers présentant des gammes d'hôtes variées. Les scolytes semblent constituer un bon modèle pour cette approche. Enfin, il serait également pertinent d'analyser les populations à l'aide de marqueurs plus variables tels que les microsatellites ou les AFLPs (Amplified Fragment Length Polymorphism) dans le but d'approfondir l'étude des flux de gènes chez *P. chalcographus*. D'autres marqueurs moléculaires dits adaptatifs comme les gènes impliqués dans les processus de reconnaissance des hôtes ou dans la détoxification des composés chimiques secondaires des arbres seraient intéressants de ce point de vue.

Références Bibliographiques



Références bibliographiques

- Aaron, L. (1996) Pinaceae. Pine trees and relatives. Version 01 January 1996 (temporary).
<http://tolweb.org/Pinaceae/21624/1996.01.01> in The Tree of Life Web Project,
<http://tolweb.org/>.
- Acheré, V., Favre, M., Besnard, G. & Jeabdroz, S. (2005) Genomic organization of molecular differentiation in Norway spruce. *Molecular Ecology*, 14, 3191-3201.
- Agnoletti, M. & Anderson, S. (2000) Forest history: international studies on socioeconomic and forest ecosystem change CAB International. CAB International: Wallingford.
- Agosta, S.J. (2006) On ecological fitting, plant-insect associations, herbivore host shifts, and host plant selection. *Oikos*, 113, 556-565.
- Agrawal, A.A. (2000) Specificity of induced resistance in wild radish: causes and consequences for two specialist and two generalist caterpillars. *Oikos*, 89, 493-500.
- Alosi Carter, M.C., Robertson, J.L., Haack, R.A., Lawrence, R.K. & Hayes, J.L. (1996) Genetic relatedness of north American populations of *Tomicus piniperda* (Coleoptera : Scolytidae). *Journal of Economic Entomology* 89, 1345-1353.
- Amezaga, I. (1996) Monterrey pine (*Pinus radiata* D. Don) suitability for the pine shoot beetle (*Tomicus piniperda* L.) (Coleoptera: Scolytidae). *Forest Ecology and Management*, 86, 73-79.
- Amezaga, I. & Rodríguez, M.A. (1998) Resource partitioning of four sympatric bark beetles depending on swarming dates and tree species. *Forest Ecology and Management*, 109, 127-135.
- Anderbrant, O., Schlyter, F. & Birgersson, G. (1985) Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. *Oikos*, 45, 89-98.
- Andow, D.A. & Imura, O. (1994) Specialization of phytophagous arthropod communities on introduced plants. *Ecology*, 75, 296-300.
- Annala, E. (1975) The biology of *Pissodes validirostris* Gyll. (Col., Curculionidae) and its harmfulness, especially in Scots pine seed orchards. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, 85, 1- 95.
- Annala, E., Heliövaara, K., Puukko, K. & Rousi, M. (1983) Pests on lodgepole pine (*Pinus contorta*) in Finland. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, 115, 1-21.

- Anulewicz, A.C., McCullough, D.G., Cappaert, D.L. & Poland, T.M. (2008) Host range of the emerald ash borer (*Agrilus planipennis* Fairmaire) (Coleoptera: Buprestidae) in North America: results of multiple-choice field experiments. *Entomological Society of America*, 37, 230-241.
- Arnqvist, G. & Wooster, D. (1995) Meta-analysis: synthesizing research findings in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 236-240.
- Arthofer, W. (2005) Mitochondrial and nuclear markers for analyzing the phylogeography of *Pityogenes chalcographus* (Coleoptera, Scolytidae): development, applications and pitfalls. Diploma thesis. University of Natural Resources and Applied Life Sciences, Vienna.
- Auerbach, M. & Simberloff, D. (1988) Rapid leaf-miner colonization of introduced trees and shifts in sources of herbivore mortality. *Oikos*, 52, 41-50.
- Aumonier, T. (2005). Les scolytes dans le massif landais suite aux tempêtes de 1999 - le bilan après cinq années de lutte. In *Bilan de la santé des forêts en 2004*, pp. 1-8, Min. Agri. Alim. Pêche Aff. Rur., Paris, <http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/scolytesso2005-2.pdf>.
- Austarå, Ö., Annila, E., Bejer, B. & Ehnström, B. (1983) Insect pests in forests of the Nordic countries 1977-1981. *Fauna Norvegica. Serie B*, 31, 8-15.
- Avisé, J.C., Arnold, J., Ball, R.M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J.E., Reeb, C.A. & Saunders, N.C. (1987) Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 489-522.
- Avtzis, D.N. (2006) Race differentiation of *Pityogenes chalcographus* (Coleoptera, Scolytidae): An ecological and phylogeographic approach. Diploma thesis. University of Natural Resources and Applied Life Sciences, Vienna.
- Avtzis, D.N., Arthofer, W. & Stauffer, C. (2008a) Sympatric occurrence of diverged mtDNA lineages of *Pityogenes chalcographus* (Coleoptera, Scolytinae) in Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94, 331-340.
- Avtzis, D.N., Knizek, M., Hellrigl, K. & Stauffer, C. (2008b) *Polygraphus grandiclava* (Coleoptera: Curculionidae) collected from pine and cherry trees: A phylogenetic analysis. *European Journal of Entomology*, 105, 789-792.
- Avtzis, N. (1986) Development of *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) in relation to food consumption. *Forest Ecology and Management*, 15, 65-68.
- Balachowsky, A. (1949) *Faune de France*. 50. Coléoptères Scolytides. Librairie de la faculté des Sciences, Paris.

- Bancroft, J.S., Smith, M.T., Chaput, E.K. & Tropp, J. (2002) Effects of eight host trees and larval history on weight gain of the Asian longhorned beetle. *Journal of the Kansas Entomological Society* 75, 308-316.
- Baraza, E., Zamora, R., Hodar, J.A., Gomez, J.M. (2007) Plant-Herbivore Interaction: Beyond a Binary Vision. In *Functional Plant Ecology*, Eds F.I. Pugnaire, F. Valladares, CRC Press, 481-499.
- Becerra, J.X. (1997) Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science*, 276, 253-256.
- Becerra, J.X. & Venable, D.L. (1999) Macroevolution of insect-plant associations: the relevance of host biogeography to host affiliation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 12626- 12631.
- Begg, C.B. & Mazumdar, M. (1994) Operating characteristics of a rank correlation test for publication bias. *Biometrics*, 50, 1088-1101.
- Bejer, B. (1981) Insect risks for introduced and native conifers in Northern Europe, especially in the Nordic countries. *EPPO Bulletin*, 11, 183-185.
- Benzécri, J.P. (1973) *L'analyse des Données: T.2., L'analyse Des Correspondances* Dunod, Paris, France.
- Bernays, E. & Graham, M. (1988) On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, 69, 886-892.
- Bernays, E.A. & Chapman, R.F. (1994) *Host-plant selection by phytophagous insects*. Springer, New York.
- Bernays, E.A. & Minkenberg, O.P.J.M. (1997) Insect herbivores: Different reasons for being a generalist. *Ecology*, 78, 1157-1169.
- Berryman, A.A. (1972) Resistance of conifers to invasion by bark beetle fungus associations. *BioScience*, 22, 598-602.
- Berryman, A.A. (1982). Population dynamics of bark beetles. In *Bark beetles of North American Conifers. A system for the Study of Evolutionary Ecology*. (eds J.B. Mitton & K.B. Sturgeon), University of Texas Press, Austin.
- Bertheau, C., Sallé, A., Roux-Morabito, G., Garcia, J., Certain, G., & Lieutier, F. (In press) Preference-performance relationship and influence of plant relatedness on host use by *Pityogenes chalcographus* L. (Coleoptera: Scolytinae). *Agricultural and Forest Entomology*.
- Birks, H.J.B. (1980) British trees and insects: a test of the time hypothesis over the last 13,000 years. *The American Naturalist*, 70, 600-605.
- Bogdanowicz, S.M., Wallner, W.E., Bell, J., O' Dell, T.M. & Harrison, R.G. (1993) Asian gypsy moths (Lepidoptera, Lymantriidae) in North America – Evidence from molecular data. *Annals of the Entomological Society of America*, 86, 710-715.

- Borowski, J. (1997) Harmful insects feeding on needles, buds, and young shoots of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco.) (in Polish). Sylwan, 141, 85-87.
- Boucher, D., Mauffette, Y. & Lavallée, R. (2001) Biological performance of the white pine weevil in different host species and in two ecological regions of southern Quebec. Canadian Journal Forest Research, 31, 2026–2034.
- Boyce, J.S. (1954) Introduction of exotic trees. Unasylva, 8.
- Brändle, M. & Brandl, R. (2001) Species richness of insects and mites on trees: expanding Southwood. Journal of Animal Ecology, 70, 491–504.
- Brändle, M., Kühn, I., Klotz, S., Belle, C. & Brandl, R. (2008) Species richness of herbivores on exotic host plants increases with time since introduction of the host. Diversity and Distributions, 14, 905–912.
- Bratt, K., Sunnerheim, K., Nordenhem, H., Nordlander, G. & Lindelöw, A. (2001) Pine weevil (*Hylobius abietis*) antifeedants from lodgepole pine (*Pinus contorta*). Journal of Chemical Ecology, 27, 2253–2263.
- Bright, D.E. (1976) The bark beetles of Canada and Alaska, Coleoptera Scolytidae. The Insects and Arachnids of Canada. Part 2. Canadian Department of Agriculture, Ottawa, Ontario, Canada.
- Bright, E.D. & Skidmore, R.E. (2002) A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera). National Research Council of Canada. NRC Research Press
- Brockerhoff, E.G., Bain, J., Kimberley, M. & Knížek, M. (2006 a) Interception frequency of exotic bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytinae) and relationship with establishment in New Zealand and worldwide. Canadian Journal of Forest Research, 36, 289–298.
- Brockerhoff, E.G., Jactel, H., Goldarazena, A., Berndt, L. & Bain, J. (2006 b). Risk assessment of European pests of *Pinus radiata*. New Zealand Forest Health Research Collaborative.
- Brockerhoff, E.G., Liebhold, A.M. & Jactel, H. (2006c). The ecology of forest insect invasions and advances in their management. Canadian Journal of Forest Research, 36, 263–268
- Bush, G. (1975) Mode of animal speciation. Annual Review of Ecology and Systematics, 6, 339–364.
- Byers, J.A. (1993) Avoidance of competition by spruce bark beetles, *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus*. Experientia, 49, 272–275.
- Byers, J.A. (2004). Chemical ecology of bark beetles in a complex olfactory landscape. In Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis. (eds F. Lieutier, K. Day, A. Battisti, J.C. Grégoire & H. Evans), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- Byers, J.A., Birgersson, G., Löfqvist, J., Appelgren, M. & Bergström, G. (1990) Isolation of pheromone synergists of bark beetle, *Pityogenes chalcographus*, from complex insect-plant odors by fractionation and subtractive combination bioassay. *Journal of Chemical Ecology*, 16, 861-876.
- Byers, J.A., Birgersson, G., Löfqvist, J. & Bergström, G. (1988) Synergistic pheromones and monoterpenes enable aggregation and host recognition by a bark beetle, *Pityogenes chalcographus*. *Naturwissenschaften*, 75, 153-155.
- Callaway, R.M. & Aschehoug, E.T. (2000) Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290, 251-253.
- Campbell, J.C., Steffen-Campbell, J.D. & Werren, J.H. (1993) Phylogeny of the *Nasonia* species complex (Hymenoptera: Pteromalidae) inferred from internal transcribed spacer (ITS2) and 28rDNA sequences. *Insect Molecular Biology*, 2, 225-237.
- Campbell, S. & Borden, J. (2006) Close-range, in-flight integration of olfactory and visual information by a host-seeking bark beetle. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 120, 91-98.
- Cappuccino, N. & Arnason, J.T. (2006) Novel chemistry of invasive exotic plants. *Biology Letters*, 2, 189-193.
- Carter, D.J. & Hargreaves, B. (1988) *Guide des Chenilles d'Europe*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel-Paris.
- Caterino, M.S., Cho, S. & Sperling, F.A.H. (2000) The current state of insect molecular systematics: a thriving tower of Babel. *Annual Review of Entomology* 45, 1-54.
- Certain, G., Bellier, E., Planque, B. & Bretagnolle, V. (2007) Characterising the temporal variability of the spatial distribution of animals: an application to seabirds at sea. *Ecography*, 30, 695-708.
- Chararas, C. (1962) *Scolytides des Conifères*. Paul Lechevalier, Paris.
- Chararas, C. (1973) Faculté d'adaptation d'*Orthotomicus erosus* Woll. à des conifères autres que ses essences hôtes habituelles. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences D*, 555-58.
- Chararas, C., Revolón, C., Feinberg, M. & Ducauze, C. (1982) Preference of certain Scolytidae for different conifers. A statistical approach. *Journal of Chemical Ecology*, 8, 1093-1109.
- Chessel, D., Dufour, A.-B. & Thioulouse, J. (2004) The ade4 package-I: One table methods. *R News*, 4, 5-10.
- Chewyreu, I. (1905) *L'énigme des Scolytiens (en russe)*. Liessnoi journal, St Petersburg.
- Chinery, M. & Cuisin, M. (1994) *Les Papillons d'Europe (Rhopalocères et Hétérocères diurnes)*. Delachaux & Niestlé, Lausanne-Paris.

- Clement, M., Posada, D. & Crandall, K.A. (2000) TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, 9, 1657-1659.
- Cognato, A.I., Harlin, A.D. & Fisher, M.L. (2003) Genetic structure among pinyon pine beetle populations (Scolytinae: *Ips confusus*). *Environmental Entomology*, 32, 1262-1270.
- Cognato, A.I. & Sperling, F.A.H. (2000) Phylogeny of *Ips* DeGeer species (Coleoptera: Scolytidae) inferred from mitochondrial cytochrome oxidase I DNA sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14, 445-460.
- Cohen, J. (1988) *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences* 2nd edn. Lawrence Earlbaum Associates, Hillsdale, New Jersey.
- Colautti, R.I., Bailey, S.A., van Overdijk, C.D.A., Amundsen, K., & MacIsaac, H.J. (2006). Characterised and projected costs of nonindigenous species in Canada. *Biological Invasions*, 8, 45-59.
- Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I.A. & MacIsaac, H.J. (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 7, 721 - 733.
- Connor, E.F., Faeth, S.H., Simberloff, D. & Opler, P.A. (1980) Taxonomic isolation and the accumulation of herbivorous insects: a comparison of introduced and native trees. *Ecological Entomology*, 5, 205-211.
- Conord, C., Lempérière, G., Taberlet, P. & Després, L. (2006) Genetic structure of the forest pest *Hylobius abietis* on conifer plantations at different spatial scales in Europe. *Heredity*, 97, 46-55.
- Cooper, H.M. (1998). *Synthesizing Research: A Guide for Literature Reviews*, 3rd edition. Thousand Oaks, CA: Sage.
- Cornell, H.V. & Hawkins, B.A. (2003) Herbivore responses to plant secondary compounds: A test of phytochemical coevolution Theory. *The American Naturalist*, 161, 507-522.
- Craig, T.P., Horner, J.D. & Itami, J.K. (1997) Hybridization studies on the host races of *Eurosta solidaginis*: implications for sympatric speciation. *Evolution*, 51, 1552-1560.
- Craig, T.P. & Ohgushi, T. (2002) Preference and performance are correlated in the spittlebug *Aphrophora pectoralis* on four species of willow. *Ecological Entomology*, 27, 529-540.
- Crandall, K.A. & Templeton, A.R. (1993) Empirical tests of some predictions from coalescent theory with applications to intraspecific phylogeny reconstruction. *Genetics*, 134, 959-969.
- Crawley, M.J. (1997) *Plant Ecology* Blackwell Scientific.
- Cripps, M.G., Schwarzländer, M., McKenney, J.L., Hinz, H.L. & Price, W.J. (2006) Biogeographical comparison of the arthropod herbivore communities associated with *Lepidium draba* in its native, expanded and introduced ranges. *Journal of Biogeography*, 33, 2107 - 2119.

- da Ros, N., Ostermeyer, R., Roques, A. & Raimbault, J.P. (1993) Insect damage to cones of exotic conifer species introduced in arboreta I. Interspecific variations within the genus *Picea*. *Journal of Applied Entomology*, 115, 113-133.
- Dajoz, R. (2008) *La Biodiversité. L'avenir de la planète et de l'Homme*. (eds Ellipse), Paris.
- Dalin, P. & Björkman, C. (2006). Native insects colonizing introduced tree species-patterns and potential risks. In *Invasive Forest Insects, Introduced Forest Trees, and Altered Ecosystems: Ecological Pest Management in Global Forests of a Changing World*. (eds T.D. Paine). Springer, Dordrecht.
- Danforth, B.N. & Ji, S. (1998) Elongation factor-1 α occurs as two copies in bees: implication for phylogenetic analysis of EF-1 α in insects. *Molecular Biology and Evolution*, 15, 225-235.
- De Lacos, E. (2004) *Les scolytes de Bourgogne*. Société d'Histoire Naturelle d'Autun, Autun.
- Degomez, T. & Wagner, M.R. (2001) Arthropod diversity of exotic vs. native *Robinia* species in northern Arizona. *Agricultural and Forest Entomology*, 3, 19-27.
- DeLoach, C.J., Lewis, P.A., Herr, J.C., Carruthers, R.I., Tracy, J.L. & Johnson, J. (2003) Host specificity of the leaf beetle, *Diorhabda elongata deserticola* (Coleoptera: Chrysomelidae) from Asia, a biological control agent for saltcedars (*Tamarix*: Tamaricaceae) in the Western United States. *Biological Control*, 27, 117-147.
- Delplanque, A., Giovanni, J.P., Roques, A. & Augustin, S. (1987) Primeros problemas entomologicos relacionados con la introduccion de *Pinus contorta* Dougl. en Francia. *Boletin de la Estacion Central Ecologia*, 16, 123-132.
- Devkota, B. & Schmidt, G.H. (1990) Larval development of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Thaumetopoeidae) from Greece as influenced by different host plants under laboratory conditions. *Journal of Applied Entomology*, 109, 321-330.
- DeWalt, S.J., Denslow, J.S. & Hamrick, J.L. (2004) Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta*. *Oecologia*, 138, 521-531.
- Diegisser, T., Tritsch, C., Seitz, A. & Johannesen, J. (2009) Infestation of a novel host plant by *Tephritis conura* (Diptera: Tephritidae) in northern Britain: host-range expansion or host shift? *Genetica*, doi 10.1007/s10709-009-9353-3
- Diehl, S. & Bush, G. (1984) An evolutionary and applied perspective of insect biotypes. *Annual Review Entomology*, 29, 471-504.
- Dobler, S. & Farrell, B.D. (1999) Host use evolution in *Chrysochus* milkweed beetles: evidence from behaviour, population genetics and phylogeny. *Molecular Ecology*, 8, 1297-1307.

- Dobler, S., Mardulyn, P., Pasteels, J.M. & Rowell-Rahier, M. (1996) Host-plant switches and the evolution of chemical defense and life history in the leaf beetle genus *Oreina*. *Evolution*, 50, 2373-2386.
- Dominik, J. (1972) Results of 20 years long observations on the damage done by insects to certain forest tree species in the Experimental Forest, Agricultural University, at Rogów] (in Polish). *Sylwan*, 116, 11-18.
- Drès, M. & Mallet, J. (2002) Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 357, 471-492.
- Du Merle, P., Brunet, S. & Cornic, J.F. (1992) Polyphagous potentialities of *Choristoneura murinana* (Hb.) (Lep., Tortricidae): a "monophagous" folivore extending its host range. *Journal of Applied Entomology*, 113, 18-40.
- Dubensky, M., Cameron, R.S. & Kellison, R. (2001) "Phytosanitary Protection and the Forest Industry: Policy Issues on Quarantine Pests", Exotic Forest Pest Online Symposium: <http://www.apsnet.org/online/exoticpest/Papers/dubensky.htm>.
- Dupanloup, I., Schneider, S. & Excoffier, L. (2002) A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology*, 11, 2571-2581.
- Eager, T.A., Berisford, C.W., Dalusky, M.J., Nielsen, D.G., Brewer, J.W., Hilty, S.J. & Haack, R.A. (2004) Suitability of Some Southern and Western Pines as Hosts for the Pine Shoot Beetle, *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Economic Entomology*, 92, 460-467.
- Eckert, A.J. & Hall, B.D. (2006) Phylogeny, historical biogeography, and patterns of diversification for *Pinus* (Pinaceae): Phylogenetic tests of fossil-based hypotheses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40, 166-182.
- Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18, 586-608.
- Eidmann, H.H. (1992) Impact of bark beetles on forests and forestry in Sweden. *Journal of Applied Entomology*, 114, 193-200.
- Ernst, N., Cappuccino, N. & Arnason, J.T. (2007) Potential novel hosts for the lily leaf beetle *Lilioceris lili* Scopoli (Coleoptera: Chrysomelidae) in eastern North America. *Ecological Entomology*, 32, 45-52.
- Esbjerg, P. & Feilberg, L. (1971) Infestation level of the European pine shoot moth (*Rhyacionia buoliana* Schiff.) on some provenances of lodgepole pine (*Pinus contorta* Loud.). The Danish Forest Experiment Station Report, 254, 345-358.
- Escherich, K. (1923) Die Forstinsekten Mitteleuropas. 2. Käfer. Paul Parey, Berlin.

- Estoup, A. & Angers, B. (1998). Microsatellites and minisatellites for molecular ecology :Theoretical and empirical considerations. In *Advances in molecular ecology* (eds G.R. Carvalho). IOS Press, Amsterdam.
- Evans, H. (1987) Sitka spruce insects: Past, present and future. In *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section B [PROC. R. SOC. EDINB., SECT. B.]*. Vol. Vol. 93, no. 1-2.
- Evans, H.F., McNamara, D.G., Braasch, H., Chadoeuf, J. & Magnusson, C. (1996) Pest risk analysis (PRA) for the territories of the European Union (as PRA area) on *Bursaphelenchus xylophilus* and its vectors in the genus *Monochamus*. *Bulletin OEPP/EPPO*, 26, 199-249.
- Excoffier, L., Laval, G. & Schneider, S. (2005) arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1, 47-50.
- Excoffier, L., Smouse, P.E. & Quattro, J.M. (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131, 479-491.
- Faccoli, M. (2007) Breeding performance and longevity of *Tomicus destruens* on Mediterranean and continental pine species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 123, 263-269.
- Fajcik, J. & Slamka, F. (1996) Motyle Strednej Europy. Die Schmetterlinge Mitteleuropas. I. Band. No 2422.
- Felsenstein, J. (1988) Phylogenies from molecular sequences: inferences and reliability. *Annual Review of Genetics*, 22, 521-565.
- Fornasari, L. (2004-2006) *Encyclopedia of entomology* Springer University of Florida, Dordrecht.
- Frankis, M.P. (1988) Generic inter-relationships in Pinaceae. *Notes RBG Edinb*, 45, 527-548.
- Fraser, S.M. (1997). Host specificity of forest insects. In *Forests and Insects*. (eds A.D. Watt, N.E. Stork & M.D. Hunter). Chapman & Hall, London.
- Fraser, S.M. & Lawton, J.H. (1994) Host range expansion by British moths onto introduced conifers. *Ecological Entomology*, 19, 127-137.
- Frenzel, M. & Brandl, R. (2003) Diversity and abundance patterns of phytophagous insect communities on alien and native host plants in the Brassicaceae. *Ecography*, 26, 723-730.
- Friberg, M. & Wiklund, C. (2009) Host plant preference and performance of the sibling species of butterflies *Leptidea sinapis* and *Leptidea reali* : a test of the trade-off hypothesis for food specialisation *Oecologia*, 159, 127-137.
- Führer, E. (1976) Fortpflanzungsphysiologische unverträglichkeit beim kupferstecher (*Pityogenes chalcographus* L.) - Ein neuer ansatz zur borkenkäferbekämpfung? *Forstarchiv*, 114-117.
- Führer, E. (1977) Studien über intraspezifische inkompatibilität bei *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, 83, 286-297.

- Führer, E. (1978) Rassendifferenzierung bei *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae). I. Morphologisches merkmale. Journal of Applied Entomology, 86, 392-402.
- Führer, E. & Muehlenbrock, B. (1983) Experimental breeding of *Pityogenes chalcographus* L. in different conifers. Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 96, 228-232.
- Futuyma, D.J. (2008) Ecology, Speciation, and Adaptive Radiation: The Long View. Evolution, 62, 2446-2449.
- Futuyma, D.J., Keese, M.C. & Funk, D.J. (1995) Genetic constraints on macroevolution: the evolution of host affiliation in the leaf beetle genus *Ophraella*. Evolution, 49, 797-809.
- Futuyma, D.J. & Moreno, G. (1988) The evolution of ecological specialization. Annual Review of Ecology and Systematics, 19, 207-233.
- Gandon, S., Ebert, D., Olivieri, I. & Michalakis, Y. (1998). Differential adaptation in spatially heterogeneous environments and Host-Parasite coevolution. In Genetic Structure and Local Adaptation in Natural Insect Populations (eds S. Mopper & S. Strauss). Chapman & Hall, London.
- Gao, B., Wen, X., H., G., Knížek, M. & Žďárek, J. (2005) Distribution and attack behaviour of the red turpentine beetle, *Dendroctonus valens*, recently introduced to China. Journal of Forest Sciences, 51, 155-160.
- Gardner, S.N. & Agrawal, A.A. (2002). Induced plant defence and the evolution of counter-defences in herbivores. Evolutionary Ecology Research, 4, 1131-1151.
- Gaston, K.J., Reavey, D. & Valladares, G.R. (1992) Intimacy and fidelity: internal and external feeding by the British microlepidoptera. Ecological Entomology, 17, 86-88.
- Gates, S. (2002) Review of methodology of quantitative reviews using meta-analysis in ecology. Journal of Animal Ecology, 71, 547-557.
- Giannini, R., Morgante, M. & Vendramin, G.G. (1991) Allozyme variation in Italian populations of *Picea abies* (L.) Karst. . Silvae Genetica, 40, 160-166.
- Glynn, C. & Lindelöw, A. (2002) Defoliation by the Needle-shortening Pine Gall Midge, *Thecodiplosis brachyntera*, on Pines in Central Sweden. Scandinavia Journal of Forest Research, 17, 150-157.
- Gratton, C. & Welter, S.C. (1998) Oviposition preference and larval performance of *Liriomyza helianthi* (Diptera: Agromyzidae) on normal and novel host plants. Population Ecology, 7, 926-935.
- Grégoire, J.C. (1988). The greater European spruce beetle. In Dynamics of Forest Insect Populations. (eds A.A. Berryman). Plenum Press, New York.
- Grégoire, J.C. & Evans, H. (2004). Damage and control of BAWBILT organisms, an overview. In Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis. (eds F. Lieutier, K. Day, A. Battisti, J.C. Grégoire & H. Evans). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- Gurevitch, J. & Hedges, L.V. (1993). Meta-analysis: Combining the results of independent experiments. In Design and Analysis of Ecological Experiments (eds S.M. Scheiner & J. Gurevitch). Chapman & Hall, New York.
- Gurevitch, J. & Hedges, L.V. (1999) Statistical issues in ecological meta-analyses. *Ecology*, 80, 1142-1149.
- Gurevitch, J., Howard, T.G., Ashton, I.W., Leger, E.A., Howe, K.M., Woo, E. & Lerdau, M. (2008) Effects of experimental manipulation of light and nutrients on establishment of seedlings of native and invasive woody species in Long Island, NY forests. *Biological Invasions*, 10, 821-831.
- Gurevitch, J., Morrow, L.L., Wallace, A. & Walsh, J.S. (1992) A meta-analysis of competition in field experiments. *The American Naturalist* 140, 539-592.
- Haack, R.A. & Kucera, D. (1993) New introduction - common pine shoot beetle, *Tomicus piniperda* (L.). USDA Forest Service, Northeastern Area, Pest Alert NA-TP-05-93: 2 p.
- Haack, R.A. & Poland, T.M. (2001) Evolving management strategies for a recently discovered exotic forest pest: the pine shoot beetle, *Tomicus piniperda* (Coleoptera). *Biological Invasions*, 3, 307-322.
- Haack, R.A., Hérard, F., Sun, J., & Turgeon, J.J. (2010). Managing invasive populations of *Anoplophora chinensis* and *A. glabripennis*: a worldwide perspective. *Annual Review of Entomology*, (in press).
- Hancock, J.M. (1995) The contribution of slippage-like processes to genome evolution. *Journal of Molecular Evolution*, 41, 1038-1047.
- Hare, J.D. (1990) Ecology and management of the Colorado potato beetle. *Annual Review of Entomology*, 35, 81-100.
- Harry, M. (2001) Génétique moléculaire et évolutive. Editions Maloine, collection 'Sciences Fondamentales', Paris.
- Hatcher, P. (1994) The importance of needle terpene composition in determining the macrolepidoptera species richness of Canadian conifers. *Oikos*, 71, 526-534.
- Hatcher, P.E. & Winter, T.G. (1990) An annotated checklist of British conifer-feeding Macro-Lepidoptera and their foodplants. *Entomologist Gazette*, 41, 177-196.
- Hedges, L.V. (1992) Meta-analysis. *Journal of Educational Statistics*, 17, 279-296.
- Hedges, L.V. & Olkin, I. (1985) Statistical Methods for Meta-Analysis. Academic Press, New York.
- Hedgren, P.O., Weslien, J. & Schroeder, L.M. (2003) Risk for attacks and tree mortality caused by *Pityogenes chalcographus* L. (Col.: Scolytidae) on young Norway spruce close to cut trees. *Scandinavia Journal of Forest Research*, 18, 39-44.
- Henry, C. (2006) Biologie des populations animales et végétales. Dunod edn., Paris.

- Hewitt, G.M. (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, 247-276.
- Hewitt, G.M. (2001) Speciation, hybrid zone and phylogeography - or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, 10, 537-549.
- Hinz, H.L. & Schwarzlaender, M. (2004) Comparing Invasive Plants from Their Native and Exotic Range: What Can We Learn for Biological Control? *Weed Technology*, 18, 1533-1541.
- Hopkins, A.D. (1917) A discussion of HG Hewitt's paper on 'insect behaviour'. *Journal of Economic Entomology*, 10, 92-93.
- Horn, A. (2006) Comparaison des distributions passées et présentes de deux espèces proches de scolytes, *Tomicus piniperda* et *T. destruens* (Coleoptera : Scolytinae), Diploma thesis, University of Orléans.
- Horn, A., Roux-Morabito, G., Lieutier, F. & Kerdelhué, C. (2006) Phylogeographic structure and past history of the circum-Mediterranean species *Tomicus destruens* Woll. (Coleoptera: Scolytinae). *Molecular Ecology*, 15, 1603-1615.
- Hoskins, R.A., Smith, C.D., Carlson, J.W., Carvalho, A.B., Halpern, A. & al. (2002) Heterochromatic sequences in a *Drosophila* whole-genome shotgun assembly. *Genome Biology*, 3, 1-16.
- Hulcr, J.I.R., Mogia, M., Isua, B. & Novotny, V. (2007) Host specificity of ambrosia and bark beetles (Col., Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) in a New Guinea rainforest. *Ecological Entomology*, 32, 762-772.
- Hunter, J.E. & Schmidt, F.L. (1990) *Methods of Meta-Analysis*. Sage Publications.
- IFN (Inventaire Forestier National) (1995) Département du Jura, résultats du troisième inventaire forestier 1992. www.ifn.fr/spip/IMG/pdf/IFN_39_3_JURA.pdf.
- Jactel, H. (1991) Dispersal and flight behaviour of *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Scolytidae) in pine forest. *Annales des Sciences Forestières*, 48, 417-428.
- Jactel, H. & Gaillard, J. (1991) A preliminary study of the dispersal potential of *Ips sexdentatus* Boern (Coleoptera: Scolytidae) with an automatically recording flight mill. *Journal of applied entomology*, 112, 138-145.
- Jaenike, J. (1990) Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology And Systematics*, 21, 243-273.
- Janz, N. & Nylin, S. (1998) Butterflies and plants: a phylogenetic study. *Evolution*, 52, 486-502.
- Jarne, P. & Lagoda, P.J.L. (1996) Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology & Evolution* 11, 424-429.

- Jobin, A., Schaffner, U. & Nentwig, W. (1996) The structure of the phytophagous insect fauna on the introduced weed *Solidago altissima* in Switzerland. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 79, 33-42.
- Keane, R.M. & Crawley, M.J. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 164-170.
- Keena, M.A. (2003) Survival and development of *Lymantria monacha* (Lepidoptera: Lymantriidae) on North American and introduced Eurasian tree species. *Forest Entomology*, 96, 43-52.
- Kelley, S.T., Farrell, B. & Mitton, J.B. (2000) Effects of specialization on genetic differentiation in sister species of bark beetles. *Heredity*, 84, 218-227.
- Kelley, S.T., Mitton, J.B. & Paine, T.D. (1999) Strong differentiation in mitochondrial DNA of *Dendroctonus brevicornis* (Coleoptera: Scolytidae) on different subspecies of ponderosa pine. *Annals of the Entomological Society of America*, 92, 193-197.
- Kenis, M., Wermelinger, B. & Grégoire, J.C. (2004). Research on parasitoids and predators of Scolytidae-a review. In *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. (eds F. Lieutier, K. Day, A. Battisti, J.C. Grégoire & H. Evans). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Kennedy, C.E.J. & Southwood, T.R.E. (1984) The number of species of insects associated with British trees: a re-analysis. *Journal of Animal Ecology*, 53, 455-478.
- Kerdelhué, C. & Rasplus, J.-Y. (2002) Le séquençage des acides nucléiques et les méthodes d'analyse des données moléculaires en phylogénie. *Mémoires de la SEF*, 6, 97-122.
- Kerdelhué, C., Roux-Morabito, G., Forichon, J., Chambon, J.-M., Robert, A. & Lieutier, F. (2002) Population genetic structure of *Tomicus piniperda* L. (Curculionidae : Scolytidae) on different pine species and validation of *T. destruens* (Woll.). *Molecular Ecology*, 11, 483-494.
- Kerdelhue, C., Magnoux, E., Lieutier, F., Roques, A. & Rousselet, J. (2006) Comparative population genetic study of two oligophagous insects associated with the same hosts. *Heredity*, 97, 38-45.
- Kergoat, G. J., Silvain, J. F., Delobel, A., Tuda, M., Anton, K. W. (2007) Defining the limits of taxonomic conservatism in host-plant use for phytophagous insects: Molecular systematics and evolution of host-plant associations in the seed-beetle genus *Bruchus* Linnaeus (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43 (1), 251-269.
- Kimura, M. (1980) A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16, 111-120.

- Kumar, S., Nei, M., Dudley, J., Tamura, K. (2008) MEGA: A biologist-centric software for evolutionary analysis of DNA and protein sequences. *Briefings in bioinformatics*, 9, 299-306.
- Kirichenko, N.I., Baranchikov, Y.N. & Vidal, S. (2009) Host plant performance of the potentially invasive Siberian moth *Dendrolimus superans sibiricus* (Lepidoptera: Lasiocampidae) on coniferous species in Europe. *Agricultural and Forest Entomology*.
- Kirichenko, N.I., Flament, J., Baranchikov, Y.N. & Grégoire, J.-C. (2008) Native and exotic coniferous species in Europe – possible host plants for the potentially invasive Siberian moth, *Dendrolimus sibiricus* Tschtv. (Lepidoptera, Lasiocampidae). *Bulletin OEPP/EPPO, Bulletin* 38, 259–263.
- Kirisits, T. (2004). Fungal associates of european bark beetles with special emphasis on the ophiostomatoid fungi. In *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. (eds F. Lieutier, K. Day, A. Battisti, J.C. Grégoire & H. Evans). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Klauser, O. (1954). Ein beitrag zur kenntnis des kupferstechers *Pityogenes chalcographus* L.. In *Die grosse borkenkaferkalamitat in Sudwestdeutschland 1944-1951*. (eds G. Wellenstein). Ringingen (In German), Forstschutzstelle Sudwest.
- Klepzig, K.D. & Six, D.L. (2004) Bark beetle-fungal symbiosis: context dependency in complex associations. *Symbiosis* (Rehovot), 189-205.
- Koutroumpa, F., Lieutier, F. & Roux-Morabito, G. (2008) Incorporation of mitochondrial fragments in the nuclear genome (Numts) of the longhorned beetle *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera Cerambycidae). *Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research*, doi:10.1111/j.1439-0469.2008.00492.x.
- Kurz, W.A., Dymond, C.C., Stinson, G., Rampley, G.J., Neilson, E.T., Carroll, A.L., Ebata, T. & Safranyik, L. (2008) Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, 452, 947-990.
- Lagercrantz, U. & Ryman, N. (1990) Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): Concordance of morphological and allozyme variation. *Evolution*, 44, 38-53.
- Landmann, G., Breoa, N., Houillier, F., Dreyer, E. & Flot, J.L. (2003) Sécheresse et canicule de l'été 2003 : Quelles conséquences pour les forêts françaises? *Revue Forestière Française*, 55, 299-308
- Lane, J. (1993) Over wintering monarch butterflies in California: past and present. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Services*, 38, 335-344.
- Långström, B. (1983) Life cycles and shoot feeding of the pine shoot beetles. *Studia Forestalia Suecica*, 163, 1-29.

- Långström, B., Lieutier, F., Hellqvist, C. & Vouland, G. (1995). North American pines as hosts for *Tomicus piniperda* L. (Col. Scolytidae) in France and in Sweden. In Behaviour, Population dynamics and Control of forest insects (eds F.P. Hain, S.M. Salom, W. Ravlin, T.L. Payne & K.F. Raffa), Wooster, USA, Ohio State University, OARDC.
- Lawton, H. & Schroder, D. (1977) Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature*, 265 137-140.
- Lawton, J.H. & Strong, D.R. (1981) Community patterns and competition in folivorous insects. *American Naturalist*, 118, 317-338.
- Leahy, M.J.A., Oliver, T.H. & Leather, S.R. (2007) Feeding behaviour of the black pine beetle, *Hylastes ater* (Coleoptera: Scolytidae). *Agricultural and Forest Entomology*, 9, 115-124.
- Leather, S.R. (1986) Insect species richness of the British Rosaceae: the importance of host range, plant architecture, age of establishment, taxonomic isolation and species-area relationships. *Journal of Animal Ecology*, 55, 841-860.
- Leather, S.R., Beare, J.A., Cooke, R.C.A. & Fellowes, M.D.E. (1998) Are differences in life history parameters of the pine beauty moth *Panolis flammea* modified by host plant quality or gender? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87, 237-243.
- Lee, J.C., Flint, M.L. & Seybold, S.J. (2008) Suitability of pines and other conifers as hosts for the invasive Mediterranean pine engraver (Coleoptera: Scolytidae) in North America. *Forest Entomology*, 101, 829-837.
- Legrand, P. (1990) Les problèmes entomologiques, pathologiques et physiologiques: Le Douglas., Min. Agric. Pêche, Paris. http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/bilan_sante_foret_2002.pdf.
- Legrand, P. (1997). L'état sanitaire du sapin de Douglas en France. In La santé des forêts en 1997 - bilan annuel. Les cahiers du DSF 1-1997. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Paris.
- Leraut, P. (1997) Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse. Supplément à la revue *Alexandor*, 2ème édition, Paris.
- Leraut, P. & Blanchot, P. (2003) Le guide entomologique Delachaux et Niestlé.
- Levinson, G. & Gutman, G.A. (1987) Slipped-strand mispairing: a major mechanism for DNA sequence evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 4, 203-221.
- Lewin, B. (2004) *Genes VIII*. Pearson Education Intl., London.
- Lewinsohn, T.M., Novotny, V. & Basset, Y. (2005) Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review Ecology Evolution and Systematics*, 36, 597-620.
- Liebholt, A.M., Macdonald, W.L., Bergdahl, D. & Mastro, V.C. (1995) Invasions by exotic forest pests: a threat to forest ecosystems. *Forest Science Monographs*, 30, 49 p.
- Lieutier, F. (1984) Impact économique des scolytes: voies de recherches. *Comptes Rendus de l'Académie de l'Agriculture Française*, 70, 835-843.

- Lieutier, F. (1992) Les réactions de défense des conifères et stratégies d'attaques de quelques Scolytides européens. *Mémoires de la Société Royale Belge d'Entomologie.*, 35, 529-539.
- Lieutier, F. (2002). Mechanisms of resistance in conifers and bark beetle attack strategies. In *Mechanisms and Deployment of Resistance in Trees to Insects.* (eds M.R. Wagner, K.M. Clancy, F. Lieutier & T.D. Paine). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Lieutier, F. (2004). Host resistance to bark beetles. In *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis.* (eds F. Lieutier, K. Day, A. Battisti, J.C. Grégoire & H. Evans). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Lieutier, F. (2006). Changing forest communities: role of tree resistance to insects in insect invasions and tree introductions. In *Invasive Forest Insects, Introduced Forest Trees, and Altered Ecosystems: Ecological Pest Management in Global Forests of a Changing World.* (ed T.D. Paine). Springer, Dordrecht.
- Lieutier, F., Vouland, G. & Pettinetti, M. (1997) Test de choix de pins méditerranéens par les Scolytides et autres insectes xylophages en conditions naturelles. *Revue Forestière Française*, 49, 215-224.
- Lieutier, F., Day, K., Battisti, A., Grégoire, J.C. & Evans, H. (2004) *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Light, R.J. & Pillemer, D.B. (1984) *Summing Up: The Science of Reviewing Research.* University Press, Harvard
- Lindelöw, A. (1975) Några skadeinsekters uppträdande På *Pinus contorta*. Ex. arbete. Royal College of Forestry, Stockholm (in Swedish).
- Lindelöw, A. & Björkman, C. (2001) Insects on lodgepole pine Sweden - Current knowledge and potential risks. *Forest Ecology and Management*, 141, 107-116.
- Lindelöw, A. & Iacobaeus, H. (1985) Insects found in unbarked stems of lodgepole pine. *Sv. Skogsvförb. Tidskr.* 2, (in Swedish with English summary) 43-48.
- Liu, H., Bauer, L.S., Gao, R., Zhao, T., Petrice, T.R. & Haack, R.A. (2003) Exploratory survey for the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae), and its natural enemies in China. *The Great Lakes Entomologist*, 36, 191-204.
- Liu, H. & Stiling, P. (2006) Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis *Biological Invasions*, 8, 1535-1545.
- Lombardero, M.J., Vázquez-Mejuto, P. & Ayres, M.P. (2008) Role of plant enemies in the forestry of indigenous vs. non indigenous pines. *Ecological Applications*, 18, 1171-1181.
- Lopez-Vaamonde, C., Charles, H., Godfray, J. & Cook, J.M. (2003) Evolutionary Dynamics of Host-Plant use in a genus of leaf-mining moths. *Evolution*, 57, 1804-1821.

- Louda, S.M., Arnett, A.E., Rand, T.A. & Russell, F.L. (2003) Invasiveness of some biological control insects and adequacy of their ecological risk assessment and regulation. *Conservation Biology*, 17, 73-82.
- Loxdale, H.D. & Lushai, G. (1998) Molecular markers in entomology. *Bulletin of Entomological Research*, 88, 577-600.
- Löyttyniemi, K., Austarå, Ö., Bejer, B. & Ehnström, B. (1979) Insect pests in forests of the Nordic countries, 1972-1976. *Folia Forestria*, 395, 1-13.
- Lunt, D.H., Zhang, D.X., Szymura, J.M. & Hewitt, G.M. (1996) The insect cytochrome oxydase I gene: evolutionary patterns and conserved primers for phylogenetic studies. *Insect Molecular Biology*, 5, 153-165.
- Lynch, A.M. (2004) Fate and characteristics of *Picea* damage by *Elatobium abietinum* (Walker) (Homoptera: Aphididae) in the White Mountains of Arizona. *Western North American Naturalist*, 64, 7-17.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. (1961) On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *Theory of Island Biogeography*, Princeton Uni. Press, Princeton, New Jersey.
- Macdonald, I.A.W. & van Wilgen, B.W. (2002) "Alien invasive species: a global threat to forest ecosystems" GEF, New York.
- Manly, B.F.J. (1997) *Randomization and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman & Hall, London.
- Mantel, N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27, 209-220.
- Matsuki, M., Kay, M., Floyd, R. & Scott, J.K. (2001) Potential risk of accidental introduction of Asian gypsy moth (*Lymantria dispar*) to Australasia: effects of climatic conditions and suitability of native plants. *Agricultural and Forest Entomology*, 3, 305-320.
- Mattson, W.J., Lawrence, R.K., Haack, R.A., Herms, D.A. & Charles, P.J. (1988). Defensive strategies of woody plants against different insect-feeding guilds in relation to plant ecological strategies and intimacy of association with insects. In *Mechanisms of woody plant defenses against insect; search of pattern*. (eds W.J. Mattson, J. Levieux & C. Bernard-Dagan). Springer, New-York.
- Mattson, W.J., Niemela, P., Millers, I. & Inguanzo, Y. (1994) Immigrant phytophagous insects on woody plants in the United States and Canada: an annotated list. USDA Forest Service, North Central Forest Experiment Station, General Technical Report NC-169.
- Mattson, W.J., Vanhanen, H., Veteli, T., Sivonen, S. & Niemela, P. (2007) Few immigrant phytophagous insects on woody plants in Europe: legacy of the European crucible? *Biological Invasions*, 9, 957-974.

- Mayhew, P.J. (1997) Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos*, 79, 417-428.
- McClure, M.S. (1990) Cohabitation and host species effects on the population growth of *Matsucoccus resinosa* (Homoptera: Margarodidae) and *Pineus boernerii* (Homoptera: Adelgidae) on red pine. *Environmental Entomology*, 19, 672-676.
- McCullough, D., Werner, R.A. & Neumann, D. (1998) Fire and insects in northern and boreal forest ecosystems of North America. *Annual Review of Entomology*, 43, 107-127.
- McCullough, D.G., Work, T.T., Cavey, J.F., Liebhold, A.M. & Marshall, D. (2006) Interceptions of non indigenous plant pests at US ports of entry and border crossings over a 17-year period. *Biological Invasions*, 8, 611-630.
- McEwan, R.W., Rieske, L.K. & Arthur, M.A. (2009) Potential interactions between invasive woody shrubs and the gypsy moth (*Lymantria dispar*), an invasive insect herbivore. *Biological Invasions*, 11, 1053-1058.
- Memmott, J., Fowler, S., Paynter, Q., Sheppard, A.W. & Syrett, P. (2000) The invertebrate fauna on broom, *Cytisus scoparius*, in two native and exotic habitats. *Acta Oecologia*, 21, 213-222.
- Miller, J.C. & Hammond, P. (2003) *Lepidoptera of the Pacific Northwest: Caterpillars and Adults*. H.J. Andrews Publication Number 3739.
- Mironov, V. (2003) *The Geometrid Moths of Europe - Volume 4 - Larentiinae II* - Apollo Books.
- Mitchell, C.E. & Power, A.G. (2003) Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, 421, 625-627.
- Mitter, C., Farrell, B. & Futuyma, D.J. (1991) Phylogenetic studies of insect-plant-interactions: insights into the genesis of diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 6, 290-293.
- Møller, A.P. & Jennions, M.D. (2001) Testing and adjusting for publication bias. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 580-586.
- Mopper, S. (1996) Adaptive genetic structure in phytophagous insect population. *Tree*, 11, 235-238.
- Mothiron, P. (2001). Géomètres (Lepidoptera: Geometridae). In *Contribution à la connaissance du patrimoine naturel francilien. Inventaire commenté des Lépidoptères de l'Ile-de-France*. Vol 2, *Alexanor*, 21 supplément hors serie.
- Nageleisen, L.M. (2004). Recrudescence des insectes sous-corticaux à la suite des extrêmes climatiques de 2003. In *Bilan de la santé des forêts en 2003* pp. 1-5, Min. Agri. Alim. Pêche Aff. Rur., Paris, http://www.agriculture.gouv.fr/spip/IMG/pdf/insectes_souscorticaux.pdf.
- Navajas, M. (1998) Host plant associations in the spider mite *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae): insights from molecular phylogeography. *Experimental & Applied acarology*, 22, 201-214.

- Naves, P.M., de Sousa, E.M. & Quartau, J.A. (2006) Feeding and oviposition preferences of *Monochamus galloprovincialis* for certain conifers under laboratory conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 120, 99–104.
- Nei, M. (1987) *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- Neuvonen, S. & Niemelä, P. (1981) Species richness of macrolepidoptera on Finnish deciduous trees and shrubs. *Oecologia*, 51, 364–370.
- Nichols, J.F.A. (1987) Damage and performance of the green spruce aphid, *Elatobium abietinum* on twenty spruce species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 45, 211–217.
- Niemelä, P. & Mattson, W.J. (1996) Invasion of North American forests by European phytophagous insects. Legacy of the European crucible? *BioScience*, 46, 741–753.
- Nilssen, A.C. (1984) Long-range aerial dispersal of bark beetles and bark weevils (Coleoptera, Scolytidae and Curculionidae) in Northern Finland. *Annales Entomologici Fennici*, 50, 37–42.
- Novotny, V., Miller, S.E., Cizek, L., Leps, J., Janda, M., Basset, Y., Weiblen, G.D. & Darrow, K. (2003) Colonising aliens: caterpillars (Lepidoptera) feeding on *Piper aduncum* and *P. umbellatum* in rainforests of Papua New Guinea. *Ecological Entomology*, 28, 704–716.
- Nuorteva, P. (1952) Die nahrungspflanzenwahl der insekten im lichte von untersuchungen an zikaden. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Serie A, IV Biologica*, 19, 1–90.
- Ødegaard, F., Diserud, O.H., Østbye, K., (2005) The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. *Ecology Letters* 8, 612–617.
- Ohshima, I. & Yoshizawa, K. (2006) Multiple host shifts between distantly related plants, *Juglandaceae* and *Ericaceae*, in the leaf-mining moth *Acrocercops leucophaea* complex (Lepidoptera: Gracillariidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38, 231–240.
- Olckers, T. & Borea, C.K. (2009) Assessing the risks of releasing a sap-sucking lace bug, *Gargaphia decoris*, against the invasive tree *Solanum mauritianum* in New Zealand. *Biological Control*, 54, 143–154.
- Paine, T.D. (2006) *Invasive Forest Insects, Introduced Forest Trees, and Altered Ecosystems: Ecological Pest Management in Global Forests of a Changing World*. Springer, Dordrecht.
- Paine, T.D., Birch, M.C. & Svihra, P. (1981) Niche breath and resource partitioning by four sympatric species of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Oecologia*, 48, 1–6.
- Paine, T.D., Raffa, K.F. & Harrington, T.C. (1997) Interactions among scolytids bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. *Annual Review of Entomology*, 42, 179–206.
- Palmer, W.A. & McLennan, A. (2006) The host range of *Isturgia deeraria*, an insect considered for the biological control of *Acacia nilotica* in Australia. *African Entomologist*, 14, 141–145.

- Parmesan, C., Gaines, S., Gonzalez, L., Kaufman, D.M., Kingsolver, J., et al. (2005) Empirical perspectives on species' borders: environmental change as challenge and opportunity. *Oikos* 108, 58–75.
- Peltonen, M., Heliövaara, K. & Väisänen, R. (1997) Forest insects and environmental variation in stand edges. *Silva Fennica*, 31, 129-141.
- Perrier, R. (1927) La faune de la France illustrée V, Coléoptères, 1ère partie, Paris.
- Perrier, R. (1932) La faune de la France illustrée VI, Coléoptères, 2ème partie, Paris.
- Pesson, P. & Chararas, C. (1969) Les scolytides, insectes ravageurs mondiaux des forêts de conifères. *L'année biologique*, 8, 683-733.
- Peterson, M.A. & Denno, R.F. (1998) The influence of dispersal and diet breadth on patterns of genetic isolation by distance in phytophagous insects. *American Naturalist*, 152, 428-446.
- Petit, R.J., El Mousadik, A. & Pons, O. (1998) Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*, 12, 844–855.
- Pfeffer, A. (1994). Zentral- und westpalaarktische Borken- und Kernkafer (Coleoptera: Scolytidae, Platypodidae). In *Entomologica Basiliensia* 17 (eds M. Brancucci & M. Wittmer). Naturhistorisches Museum Basel, Basel.
- Pimentel, C., Tavares, A. & Paiva, M.R. (2000) Estudos sobre dinamica populacional e ecologia alimentar da processionaria do pinheiro *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera :Thaumetopoeidae) em Portugal. *Revista de Biologia (Lisboa)* 18, 105-115.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., & Morrison D. (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50, 53–65.
- Pinheiro, D.J.C. & Bates, D.M. (2002) *Mixed-Effects Models in S and S-Plus*, Springer.
- Poland, T.M., & McCullough, D.G. (2006) Emerald ash borer: invasion of the urban forest and the threat to North America's ash resource. *Journal of Forestry*, 104, 118–124.
- Poore, A. G. B., Hill, N.A., Sotka, E. E. (2008) Phylogenetic and geographic variation in host breadth and composition by herbivorous amphipods in the family ampithoidae. *Evolution*, 62, 21-38.
- Posada, D. & Crandall, K.A. (1998) Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14, 817–818.
- Postner, M. (1974) Scolytidae (= Ipidae), Borkenkafer. In *Die Forstschadlinge Europas* (ed W. Schwenke), Band 2, Parey, Berlin.
- Price, P.W. (1994) Phylogenetic constraints, adaptative syndromes, and emergent properties: from individuals to population dynamics. *Researches on Population Ecology*, 36, 1-12.
- R Development Core Team (2008) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org>.

- Raffa, K.F. (1991) Induced defensive reactions in conifer-bark beetle systems. In *Phytochemical induction by herbivores*. (eds D.W. Tallamy & M.J. Raupp). Wiley & Sons, New York.
- Raffa, K.F. & Hall, D.J. (1989) *Thrips calcaratus* (UZEL) (Thysanoptera: Thripidae), a new pest of basswood trees in the Great Lakes region. *Canadian Journal Forest Research*, 19, 1661-1662.
- Ratzeburg, J.T.C. (1839) *Die Forst-Insekten. I. Die Käfer*. Nicolai, Berlin.
- Raymond, M. & Rousset, F. (1995) GENEPOP: population genetics software for exact tests and eucumenicism. *Journal of Heredity*, 86, 248-249.
- Riou-Nivert, P. (1996) *Les résineux. Tome I: Connaissance et reconnaissance* Institut pour le développement forestier.
- Ritzerow, S., Konrad, H. & Stauffer, C. (2004) Phylogeography of the Eurasian pine shoot beetle *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae). *European Journal of Entomology*, 101, 13-19.
- Roe, A.D. & Sperling, F.A.H. (2007) Patterns of evolution of mitochondrial cytochrome c oxidase I and II DNA and implications for DNA barcoding. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44, 325-345.
- Roeper, R.A. (1995) Patterns of mycetophagy in Michigan ambrosia beetles. *Michigan Academician*, 26, 153 – 161.
- Roininen, H. & Tahvanainen, J. (1989) Host Selection and Larval Performance of Two Willow-Feeding Sawflies. *Ecology*, 70, 129-136.
- Roques, A. (1983) *Les insectes ravageurs des cônes et graines de conifères en France*. INRA, Versailles.
- Roques, A., Roux-Morabito, G., Raimbault, J.P., Moraga, R., Kleinhentz, M., Gourov, A. & Lieutier, F. (2002) Biocontrol of cones of *Pinus pinaster* and other pines invasive in South Africa. In *Plenary Workshop of the France-South Africa project "Prospects for biological control in the management of alien invasive species in South Africa"*, Pretoria, 15 Mars.
- Roques, A., Roux-Morabito, G., Hoffmann, J.H., Kleinhentz, M. & Gourov, A. (2004) Determining the suitability of a European cone weevil, *Pissodes validirostris*, for biological control of invasive pines in South Africa. *Proceedings of the XI International Symposium on Biological Control of Weeds*; Canberra, Australia., 315-321.
- Roques, A., Auger-Rozenberg M.A. & Boivin, S. (2006) A lack of native congeners may limit colonization of introduced conifers by indigenous insects in Europe. *Canadian Journal Forest Research*, 36, 299-313.
- Roques, A., Rabitsch, W., Rasplus, J.-Y., Lopez-Vamonde, C., Nentwig, W. & Kenis, M. (2009). *Alien Terrestrial Invertebrates of Europe*. In *Handbook of Alien Species in Europe* (eds DAISIE), Springer, Berlin.

- Rosenberg, M.S., Adams, D.C. & Gurevitch, J. (2000) MetaWin: Statistical Software for Meta-analysis. Version 2.0. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Rosenthal, G.A. & Berenbaum, M.R. (1992) Herbivores, their interactions with secondary plant metabolites, Vol 1. The chemical participants. Academic Press, New York.
- Rosenthal, R. (1979) The "file drawer problem" and tolerance for null results. Psychol. Rep., 12, 491-511.
- Rosenthal, R. (1991) Meta-Analytic Procedures for Social Research.
- Roslin, T. & Salminen, J.P. (2008) Specialization pays off: contrasting effects of two types of tannins on oak specialist and generalist moth species. Oikos, 117, 1560-1568.
- Roux-Morabito, G., Gillette, N.E., Roques, A., Dormont, L., Stein, J. & Sperling, F.A.H. (2008) Systematics of the *Dioryctria abietella* species group (Lepidoptera: Pyralidae) based on mitochondrial DNA. Annals of the Entomological Society of America, 101.
- Roversi, P.F., Baccetti, C., Fabbriatore, T., Covassi, M. & Nocentini, S. (1993) Entomofauna fitofaga della *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco var *menziesii* in aree appenniniche. Annali dell'Istituto Sperimentale per la Selvicoltura, 24, 49-62.
- Rozas, J., Sánchez-DelBarrio, J.C., Messeguer, X. & Rozas, R. (2003) DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. Bioinformatics, 19, 2496-2497.
- Saitou, N. & Nei, M. (1987) The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. Molecular Biology and Evolution, 4, 406-425.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., et al. (2001) The population biology of invasive species. Annual Review Ecology Evolution and Systematics, 32, 305-332.
- Sallé, A. (2006) La détection et la sélection des arbres-hôtes chez les Scolytes. Symbioses, 17, 38-42.
- Sallé, A., Arthoffer, W., Lieutier, F., Stauffer, C. & Kerdelhué, C. (2006) Phylogeography of a species-specific insect: genetic structure of *Ips typographus* in Europe does not reflect the past fragmentation of its host. Biological Journal of the Linnean Society, 90, 239-246.
- Sallé, A. & Raffa, K.F. (2007) Interactions among intraspecific competition, emergence patterns, and host selection behaviour in *Ips pini* (Coleoptera: Scolytinae). Ecological Entomology, 32, 162-171.
- Sauvard, D. (2004). General biology of bark beetles. In Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis. (eds F. Lieutier, K. Day, A. Battisti, J.C. Grégoire & H. Evans). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Scheiner, S.M. & Gurevitch, J. (2001) Design and Analysis of Ecological Experiments. Oxford, University press, New York.

- Schlyter, F. & Birgersson, G. (1999). Forest beetles. In *Pheromone of Non-Lepidopteran Insects Associated with Agricultural Plants*. (eds J. Hardie & A.K. Minks), CAB International, Wallingford, UK.
- Schmidt-Vogt, H. (1977) *Die Fichte*, Bd. 1, Paul Parey, Berlin.
- Schoonhoven, L.M. (1991) Insects and host plants, 100 years of 'botanical instinct'. *Symposia Biologica Hungarica*, 39, 3-14.
- Schoonhoven, L.M., van Loon, J.J.A. & Dicke, M. (2005) *Insect-Plant Biology*. Oxford University Press Inc., New York.
- Schwenke, W. (1974) *Die Forstschädlinge Europas*. 2. Käfer, Paul Parey, Hamburg.
- Schwerdtfeger, F. (1944) *Die waldkrankheiten*. Paul Parey, Berlin.
- Siegert, N.W. & McCullough, D.G. (2001) Preference of *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae) parents adults for three pine species. *The Canadian Entomologist*, 133, 343-353.
- Simmons, L.W., Tomkins, J.L., Kotiaho, J.S. & Hunt, J. (1999) Fluctuating paradigm. *Proceeding of the Royal Society of London*, 266, 593-595.
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H. & Flook, P. (1994) Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America*, 87, 651-701.
- Singer, M.C. (1994). Behavioral constraints on the evolutionary expansion of insect diet; a case history from checkerspot butterflies. In *Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology* (eds L. Real), University of Chicago Press.
- Sittichaya, W. (2005) Untersuchungen über das geschwisterbrutverhalten des kupferstechers, *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae). Diploma thesis. University of Natural Resources and Applied Life Sciences, Vienna.
- Skinner, B. (1998) *Moths of the British Isles - The colour identification guide to*, 2e Ed Viking Press, Londres.
- Skrøppa, T. (2003) EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for Norway spruce (*Picea abies*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
- Smith, M.L. & Glass, G.V. (1977) Meta-analysis of psychotherapy outcome studies. *American Psychologist*, 32, 752-760.
- Smouse, P.E., Long, J.C. & Sokal, R.R. (1986) Multiple regression and correlation extensions of the Mantel Test of matrix correspondence. *Systematic Zoology*, 35, 627-632.
- Sørensen, T. (1948) A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation of Danish commons. *Videnskab. Selsk. Biol. Skrifter*, 5, 1-34.

- Southwood, T.R.E. (1960) The abundance of the Hawaiian trees and the number of their associated insect species. *Proceeding of the Hawaiian Entomological Society* 17, 299-303.
- Southwood, T.R.E. (1961) The number of species of insects associated with various trees. *Journal of Animal Ecology*, 30, 1-8.
- Southwood, T.R.E., Moran, V.C. & Kennedy, C.E.J. (1982) The richness, abundance and biomass of the arthropod communities on trees. *The Journal of Animal Ecology*, 51, 635-649.
- Speight, M.R. & Wainhouse, D. (1989) *Ecology and management of forest insects*. Oxford, Clarendon Press.
- Stastny, M., Battisti, A., Petrucco-Toffolo, E., Schlyter, F. & Larsson, S. (2006) Host-plant use in the range expansion of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*. *Ecological Entomology*, 31, 481-490.
- Stauffer, C., Lakatos, E. & Hewitt, G.M. (1999) Phylogeography and postglacial colonization routes of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Molecular Ecology*, 8, 763-773.
- Storer, A.J., Wood, D.L. & Gordon, T.R. (1999) Modification of coevolved insect-plant interactions by an exotic plant pathogen. *Ecological Entomology*, 24, 238-243.
- Strong, D.R., Lawton, J.H. & Southwood, T.R.E. (1984) *Insects on plants*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Strong, D.R., McCoy, E.D. & Rey, J.R. (1977) Time and number of herbivore species: the pests of sugarcane. *Ecology*, 58, 167-175.
- Strong, D.R.J. (1974a) Nonasymptotic species richness models and the insects of British trees. *Proceedings of the National Academy of Science*, 71, 2766-2769.
- Strong, D.R.J. (1974b) Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities: the pests of cacao. *Science*, 185, 1064-1066.
- Strong, D.R.J. (1974c) The insects of British trees: community equilibrium in ecological time. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61, 692-701.
- Sturgeon, K.B. & Mitton, J.B. (1986) Allozyme and morphological differentiation of mountain pine beetles *Dendroctonus ponderosae* Hopkins (Coleoptera: Scolytidae) associated with host tree. *Evolution*, 40, 290-302.
- Sunnucks, P. (2000) Efficient genetic markers for population biology. *Trends in Ecology & Evolution* 15, 199-203.
- Swofford, D.L. (2000) PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). In Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Symons, F.B. & Beccaloni, J.W. (1999) Phylogenetic indices for measuring the diet breadths of phytophagous insects. *Oecologia*, 119, 427-434.

- Tahvanainen, J. & Niemelä, P. (1987) Biogeographical and evolutionary aspects on insect herbivory. *Annual Zoologici Fennici*, 24, 239-247.
- Tajima, F. (1983) Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. *Genetics*, 105, 437-460.
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M. & Kumar, S. (2007) MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution*, 24, 1596-1599.
- Tamura, K. & Nei, M. (1993) Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of the mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolutionary* 10, 512-526.
- Thalenhorst, W. (1958) Grundzüge der population dynamik des groben fichtenborkenkafers *Ips typographus* L. *Schriften aus der forstlichen fakultat der universitat Gottingen* 1-126.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S., & Olivier, J.M. (1997) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistical and Computing*, 7, 75-83.
- Thompson, J.D., Higgins, D.G. & Gibson, T.J. (1994) Clustal W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acid Research*, 22, 4673-4680.
- Thompson, J.N. (1994) *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Thompson, J.N. (1996) Trade-offs in performance on normal and novel hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80, 133-139.
- Thompson, J.N. & Pellmyr, O. (1991) Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 36, 65-89.
- Thunes, K.H., Skartveit, J., Gjerde, I., Starý, J., Solhøy, T., Fjellberg, A., Kobro, S., Nakahara, S., et al. (2004) The arthropod community of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) canopies in Norway. *Entomologica Fennica*, 15, 65-90.
- Tóth, G., Gáspári, Z. & Jurka, J. (2000) Microsatellites in different eukariotic genomes: survey and analysis. *Genome Research*, 10, 967-981.
- Turelli, M., Barton, N.H. & Coyne, J.A. (2001) Theory and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 330-343.
- Turnipseed, S.G. & Kogan, M. (1976) Soybean entomology. *Annual Review of Entomology*, 21, 247-282.
- Tykowski, P. (2006) Beetles associated with scolytids (Coleoptera, Scolytidae) and the elevational gradient: Diversity and dynamics of the community in the Tatra National Park, Poland. *Forest Ecology and Management*, 225, 146-159.

- Vanbergen, A.J., Hodgson, D.J., Thurlow, M., Hartley, S.E. & Watt, A.D. (2003) Food-plant effects on larval performance do not translate into differences in fitness between populations of *Panolis flammea* (Lepidoptera: Noctuidae). *Bulletin of Entomological Research*, 93, 553–559.
- Verhaeghe, P. (2003) A propos de la classification phylogénique, appliqué aux plantes ligneuses indigènes et introduites de Belgique (première partie). *Taxonomania*, 10, 1-6.
- Verhoeven, K.J.F., Biere, A., Harvey, J.A. & van der Putten, W.H. (2009) Plant invaders and their novel natural enemies: who is naïve? *Ecology Letters*, 12, 107-117.
- Via, S. (1990) Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: the experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Annual Review Entomology*, 35, 4421-4446.
- Vivanco, J.M., Bais, H.P., Stermitz, F.R., Thelen, G.C. & Callaway, R.M. (2004) Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: novel weapons and exotic invasion. *Ecology Letters*, 7, 285–292.
- Wagner, M.R., Clancy, K.M., Lieutier, F. & Paine, T.D. (2002) Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects. Kluwer, Academic Publishers.
- Wagner, M.R. & Raffa, K.F. (1993) Sawfly Adaptations to Woody Plants Academic Press, San Diego, California.
- Wahlberg, N. (2001) The phylogenetics and biochemistry of host-plant specialization in *Melitaeine* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Evolution*, 55, 522-537.
- Wainhouse, D. & Beech-Garwood, P. (1994) Growth and survival of *Dentroctonus micans* on six species of conifer. *Journal of Applied Entomology*, 117, 393-399.
- Walker, C. & Ross, R. (1975) A comparaison of maturation feeding of the elm bark beetles *Scolytus scolytus* (F.) and *S. multistriatus* (Marsh.) on English elm (*Ulmus procera* Salisb.) and six other elm taxa. *Plant Pathology*, 24, 187-191.
- Wang, M.C. & Bushman, B.J. (1998) Using the Normal Quantile Plot to Explore Meta-Analytic Data Sets. *Psychological Methods*, 3, 46-54.
- Wang, X.Q., Tank, D.C., & Sang, T. (2000) Phylogeny and divergence times in Pinaceae: Evidence from three genomes. *Molecular Biology and Evolution*, 17, 773-781.
- Watt, A.D. (1992) The influence of pine shoot phenology on the survival of pine beauty moth (*Panolis flammea*) larvae on different pine provenances. *Forest Ecology and Management*, 47, 87-94.
- Wee, B. & Singer, M.C. (2007) Variation among individual butterflies along a generalist-specialist axis: no support for the 'neural constraint' hypothesis. *Ecological Entomology*, 32, 257-261.

- Wendel, G.W. & Smith, H.C. (1990) *Pinus strobus* L., Eastern White Pine. In *Silvics of North America*. Volume I, Conifers. (eds Burns, R. M. and Honkala, B. H.). Tech. coords., DC: USDA Forest Service, Washington.
- Werner, S.M., Albers, M.A., Cryderman, T., Diminic, D., Heyd, R., Hrasövic, B., Kobro, S., et al (2006) Is the outbreak status of *Thrips calcaratus* Uzel in North America due to altered host relationships? *Forest Ecology and Management*, 225, 200–206.
- White, E.P., Adler, P.B., Lauenroth, W.K., Gill, R.A., Greenberg, D., Kaufman, D.M., et al. (2006) A comparison of the species-time relationship across ecosystems and taxonomic groups. *Oikos*, 112, 185-195.
- Williams, C.B. (1943) Area and the number of species. *Nature*, 152, 264-267.
- Winter, T.G. (1974) New host plant records of Lepidoptera associated with conifer afforestation in Britain. *Entomologists Gazette*, 25, 247-258.
- Withers, T.M. & Jones, D.C. (2003) Assessing the risk posed to New Zealand indigenous Myrtaceae by *Uraba lugens* (Nolidae). Forest Research Contract Report prepared for Ministry of Agriculture and Forest Biosecurity Authority, New Zealand.
- Wood, D.L. (1982) The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annual Review of Entomology*, 27, 411-446.
- Wood, S.L. (1986) A reclassification of the genera of Scolytidae (Coleoptera). *Great Basin Naturalist Memoirs* (10). Provo, Utah: Brigham Young University
- Wright, J.W. (1963) Tree introduction. *Unasylva*, 17.
- Zhang, D.X. & Hewitt, G.M. (1996) Nuclear integrations: Challenges for mitochondrial DNA markers. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 247-251.
- Zlotina, M.A., Mastro, V.C., Leonard, D.E. & Elkinton, J.S. (1998) Survival and development of *Lymanffia mathura* (Lepidoptera:Lyrantriidae) on North American, Asian, and European tree species. *Forest Entomology*, 91, 1162-1166.
- Zobel, B.G. & Talbert, J. (1984) *Applied Forest Tree Improvement*. John Wiley & Sons, New York.
- Zobel, B.G., Van Wyk, G. & Stahl, P. (1987) *Growing Exotic Forests*. John Wiley and sons, New York.
- Zumr, V. (1992) Attractiveness of introduced conifers to xylophagous beetles and their acceptance. *Journal of Applied Entomology*, 113, 23.

MECANISMES D'ADAPTATION DES INSECTES FORESTIERS A DE NOUVEAUX ARBRES HOTES : UNE APPROCHE INTEGRATIVE

RESUME

Avec l'intensification de la sylviculture et des échanges internationaux (introductions d'insectes ou plantations d'essences exotiques), les arbres forestiers sont de plus en plus confrontés à des attaques de nouveaux insectes phytophages. La compréhension des mécanismes d'adaptation de ces insectes à de nouveaux hôtes représente un enjeu scientifique majeur faisant intervenir de nombreux facteurs et des processus biologiques complexes. Dans ce contexte, nous nous sommes focalisés sur l'étude du rôle de deux facteurs : (1) la proximité taxonomique entre hôtes naturels et nouveaux de l'insecte ; (2) l'étendue du spectre d'hôtes naturels de l'insecte. Quatre approches complémentaires (méta-analyse, inventaire terrain, tests comportementaux, analyses génétiques), réalisées à différentes échelles taxonomiques et géographiques, ont été développées, les trois dernières approches se focalisant sur les relations scolytes indigènes - conifères introduits. Les objectifs étaient, d'une part d'approfondir les connaissances sur les capacités des insectes forestiers à étendre leur gamme d'hôtes, d'autre part d'apporter des informations utiles au gestionnaire forestier pour évaluer les risques économiques et écologiques qui découlent de ces adaptations. Les résultats des quatre approches concordent pour démontrer l'importance des deux facteurs testés dans les relations insectes-arbres en général et scolytes-conifères en particulier. Les insectes à large spectre d'hôtes naturels seraient plus aptes à coloniser de nouveaux hôtes que ceux dont la gamme d'hôtes est plus restreinte. Parallèlement, la présence d'hôtes nouveaux proches taxonomiquement des hôtes naturels faciliterait le changement d'hôte. L'ensemble de nos résultats a contribué à compléter les connaissances sur l'évolution de la gamme d'hôtes des insectes forestiers phytophages en présence de nouveaux hôtes et par conséquent sur la sensibilité relative de ces hôtes par rapport aux hôtes autochtones.

Mots-clés : méta-analyse, richesse spécifique, préférence-performance, diversité génétique, changement d'hôte, essences exotiques, Pinaceae, scolytes, *Pityogenes chalcographus*

ADAPTATION MECHANISMS OF FOREST INSECTS TO NOVEL HOSTS: AN INTEGRATIVE APPROACH

ABSTRACT

With the intensification of forestry and global trade (insect introductions or plantations of exotic trees), forest trees have increasingly to face attacks by novel phytophagous insects. Understanding the adaptation mechanisms of these insects to their novel hosts, represents a crucial scientific issue involving many factors and complex biological processes. In this general topic, we focused on the role of two factors: (1) the taxonomic proximity between natural and novel hosts of the insects; (2) the host specificity of the insect. Four complementary approaches (meta-analysis, field inventory, behavioral tests and genetic analyses) at different taxonomic and geographical scales have been developed, the last three approaches focusing on the adaptation of indigenous bark beetles to exotic conifers. The objectives were, firstly to improve knowledge on the ability of forest insects to extend their natural host range, and secondly to provide useful information to forest managers, in order they can assess ecological and economic risks arising from these adaptations. Results from the four approaches agree to demonstrate the importance of both tested factors in the insect-tree relationships in general and conifer-bark beetle in particular. Forest insects with a broad natural host range appear to be better colonizers of novel hosts than insects with a narrow host range. The presence of novel tree species taxonomically related to native hosts seems to favor insect host shift. This work has also contributed to improve knowledge on the evolution of the host range of phytophagous forest insects in presence of novel host trees species, and consequently on the sensitivity of these hosts relatively to native ones.

Keywords: meta-analysis, species richness, preference-performance, genetic diversity, host shift, exotic tree species, Pinaceae, bark beetle, *Pityogenes chalcographus*