

ÉCOLE DOCTORALE SANTE, SCIENCES BIOLOGIQUES ET CHIMIE DU VIVANT

Laboratoire de Biologie des Ligneux et des Grandes Cultures

THÈSE présentée par :

Xavier PINEAU

soutenue le : 28 février 2017

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

Discipline/ Spécialité : Biologie Forestière

Rôles de la compétition intraspécifique, des ennemis naturels et de la température dans la modulation des pullulations d'*Ips sexdentatus* (Börner)

THÈSE dirigée par :

M. François LIEUTIER
M. Hervé JACTEL

Professeur, Université d'Orléans
Directeur de recherche, INRA de Bordeaux

RAPPORTEURS :

Mme Manuela BRANCO
M. Massimo FACCOLI

Professeur associé, Université de Lisbonne, Portugal
Professeur associé, Université de Padoue, Italie

JURY:

Mme Manuela BRANCO
M. Massimo FACCOLI
M. François LIEUTIER
M. Jean-Claude GREGOIRE
M. Hervé JACTEL
M. Aurélien SALLE
M. Louis-Michel NAGELEISEN

Professeur associé, Université de Lisbonne, Portugal
Professeur associé, Université de Padoue, Italie
Professeur, Université d'Orléans
Professeur, Université Libre de Bruxelles
Directeur de recherche, INRA de Bordeaux
Maître de conférences, Université d'Orléans
Ingénieur, Département de la Santé des Forêts, Nancy

Remerciements

Mes remerciements vont tout d'abord à mes deux directeurs de thèse, François Lieutier et Hervé Jactel, pour m'avoir proposé cette thèse et sans qui cette aventure n'aurait jamais été possible. Merci aussi pour vos conseils avisés et vos nombreuses relectures. François, je te remercie en particulier pour ton soutien dans la dernière ligne droite et pour m'avoir toujours soutenu dans mes démarches de formation.

Ce projet n'aurait pas non plus pu voir le jour sans le Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt (Département de la Santé des Forêt) qui a financé l'ensemble de ces travaux.

Je tiens à remercier Aurélien Sallé pour sa grande implication dans ma thèse. Merci de ta grande disponibilité, de ta franchise (pas toujours facile à entendre). Merci pour tes nombreuses relectures, et pour ta patience face à mon obstination. J'ai beaucoup appris à ton contact, et excuse encore une fois tous ces malheureux « s » oubliés et mon anglais approximatifs.

Je remercie aussi mes rapporteurs, Manuela Branco et Massimo Faccoli, et mes examinateurs, Jean-Claude Grégoire et Louis-Michel Nageleisen, qui ont accepté d'évaluer mon travail.

Je tiens à remercier chaleureusement Michel Alvère qui m'a guidé dans le massif Aquitain, et m'a permis d'établir le contact avec de nombreux acteurs de terrain. Merci pour toutes ces informations qui m'ont aidé à appréhender ce terrain d'expérimentation un peu trop éloigné de mon laboratoire. Et merci aussi pour toutes ces fois où tu as retroussé tes manches pour m'aider sur le terrain, je garde un bon souvenir de glissades sur une pile de grumes.

Merci aussi à Christophe Bouget qui m'a évité de m'égarer dans la jungle des analyses multivariées.

Enfin merci aux collègues de l'INRA de Pierroton, particulièrement à Inge Van Halder et Fabrice Vétillard pour leurs collaborations.

Ce travail a été possible grâce à la contribution de nombreuses personnes et je tiens à remercier vivement :

- tous les étudiants avec lesquels j'ai eu l'occasion de travailler Thomas Auffray, Marlyse Bourguignon, Antoine Chauveau, Axelle Delaunay et Thibault Fidel. Vous avez largement contribué à l'avancée de mon travail.

Remerciements

- les entomologistes qui m'ont aidé à identifier tous ces minuscules insectes qui vivent avec le sténographe : Thierry Noblecout, Yves Gomy, Olivier Rose et Bernard Moncoutier.
- les propriétaires forestiers qui ont accepté que j'installe mes dispositifs chez eux et tout particulièrement à Claude Chibrac pour sa grande gentillesse et sa disponibilité.
- L'ONF de Boigny/Bionne pour tous les arbres donnés, et en particulier Jean-Charles Millouet pour les cours d'abattage. Jean-Charles, tu m'as permis de finir ma thèse en un seul morceau.

Un grand merci à tous mes collègues du LBLGC pour leur soutien pendant ces quatre années, particulièrement à Françoise, Murielle, Sabine, Christiane, Cécile, Doménico et Sylvain.

Je tiens à remercier Anne-Laure, ma collègue de thèse. Merci pour ton soutien moral lors de ces longs week-end passés au laboratoire et ces bons moments au V&B pour décompresser.

Merci à Jean-Pierre Renon et Daniel Rougon, vous m'avez largement initié à l'écologie et à l'entomologie.

Enfin, mes remerciements vont tout spécialement à ma compagne Céline, et à ma fille Juliette, qui m'ont accompagné pendant ces années de thèse. Merci pour votre présence, pour votre patience durant ces années qui ont dû vous paraître un peu longues. Merci ma Juju, heureusement que tu étais là pour m'aider à décrocher de temps en temps.

J'ai pu oublier des personnes... qu'elles m'en excusent.

A ma Juju,

A Françoise,

Sommaire

INTRODUCTION GENERALE	11
1 PRESENTATION GENERALE DES SCOLYTES	13
1.1 <i>Taxonomie, distribution & morphologie</i>	13
1.2 <i>Hôtes & alimentation</i>	13
1.2.1 Essences hôtes	13
1.2.2 Tissus consommés	14
1.2.2.1 Les scolytes phloéophages	14
1.2.2.2 Les scolytes xylomycétophages	15
1.2.2.3 Les scolytes xylophages	15
2 BIOLOGIE GENERALE DES SCOLYTES RAVAGEURS DE CONIFERES	15
2.1 <i>Dispersion & localisation des hôtes</i>	16
2.1.1 Le vol d'essaimage	16
2.1.2 Capacité de vol et sensibilité à l'hôte	16
2.1.3 Détection initiale et sélection de l'hôte	17
2.2 <i>Les mécanismes de résistance de l'arbre</i>	17
2.2.1 Les systèmes de défense constitutifs	18
2.2.2 Les systèmes de défense induits	18
2.3 <i>Les stratégies d'attaque des scolytes</i>	19
2.3.1 Le seuil critique de densité d'attaque	19
2.3.2 La phase d'agrégation	20
2.3.3 Les champignons phytopathogènes associés	21
2.3.4 Limites de la stratégie	21
2.4 <i>La phase de colonisation de l'hôte : le développement du scolyte</i>	22
2.4.1 Reproduction et développement larvaire	22
2.4.2 Voltinisme et générations sœurs	23
3 DYNAMIQUE DES POPULATIONS	24
3.1 <i>Les pullulations</i>	24
3.1.1 Stabilité des populations & disponibilité de la ressource	24
3.1.2 Mécanismes d'entrée en phase épidémique	24
3.1.3 Agressivité des espèces	25

Sommaire

3.1.4	Facteurs de régulation.....	26
3.1.4.1	Compétition intraspécifique	26
3.1.4.2	Ennemis naturels	27
3.1.4.3	Le rôle des facteurs climatiques	29
4	CONTEXTE ET PROBLEMATIQUE DE LA THESE.....	30
4.1	<i>Contexte et problématique</i>	30
4.2	<i>Objectifs généraux et structure de la thèse</i>	32
4.3	<i>Objectifs détaillés par chapitre</i>	32
CHAPITRE I: Effets de la compétition intraspécifique sur la dynamique des populations d’ <i>Ips sexdentatus</i>		34
1	PRESENTATION DE L’ETUDE.....	36
2	INTRODUCTION	43
3	MATERIALS AND METHODS	46
3.1	<i>Attack densities, colonization densities, and tree vigour during an outbreak</i>	46
3.2	<i>Effects of intraspecific competition on offspring number and fitness.....</i>	47
3.2.1	Beetles collection	47
3.2.2	Experimental design and rearing conditions	47
3.2.3	Beetles variables.....	48
3.3	<i>Data analysis</i>	49
3.3.1	Evaluation of attack densities, colonization densities and CTAD	49
3.3.2	Effects of rearing conditions on emergence patterns, productivity and fitness	50
4	RESULTS	51
4.1	<i>Attack densities, colonization densities, and CTAD in the field</i>	51
4.2	<i>Effects of intraspecific competition on emergence patterns, beetles productivity and offspring fitness</i>	53

Sommaire

5	DISCUSSION	54
6	REFERENCES	59
7	TABLEAUX	659
8	FIGURES.....	69

CHAPITRE II: Relations entre *Ips sexdentatus* et ses communautés associées apres une pullulation 75

1	PRESENTATION DE L'ETUDE.....	77
2	INTRODUCTION	81
3	MATERIELS ET METHODES.....	83
3.1	<i>Sites d'étude</i>	<i>83</i>
3.2	<i>Estimation des niveaux de population d'Ips sexdentatus.....</i>	<i>84</i>
3.3	<i>Echantillonnage des communautés.....</i>	<i>85</i>
3.4	<i>Paramètres de colonisation des rondins.....</i>	<i>85</i>
3.5	<i>Identification des espèces</i>	<i>86</i>
3.6	<i>Analyses de données.....</i>	<i>87</i>
3.6.1	Caractérisation des communautés.....	87
3.6.2	Effet des niveaux de population d' <i>Ips sexdentatus</i> sur les communautés.....	88
3.6.3	Effets de l'abondance des espèces émergentes sur la productivité d' <i>Ips sexdentatus</i>	88
4	RESULTATS.....	89
4.1	<i>Caractérisation des communautés</i>	<i>89</i>
4.2	<i>Effet des niveaux de population d'Ips sexdentatus sur les communautés</i>	<i>90</i>
4.3	<i>Paramètres de colonisation des rondins.....</i>	<i>91</i>

Sommaire

4.4	<i>Effets des communautés associées sur la productivité d'Ips sexdentatus</i>	91
5	DISCUSSION	91
6	TABLEAUX	916
7	FIGURES.....	103
8	ANNEXE.....	106

Chapitre III: Effet de la température sur la dynamique des populations d'*Ips. sexdentatus* 109

1	PRESENTATION DE L'ETUDE.....	111
2	INTRODUCTION	114
3	MATERIALS AND METHODS.....	115
3.1	<i>Temperature regimes</i>	115
3.2	<i>Materials and rearing conditions</i>	116
3.3	<i>Measured variable on beetles</i>	116
3.4	<i>Data analysis</i>	116
4	RESULTS	117
4.1	<i>Thermal requirements and number of generations per years</i>	117
4.2	<i>Effects of temperature and breeding substrate characteristics of productivity and the sex ratio</i>	118
4.3	<i>Effect of temperature and breeding substrate characteristics on offspring quality</i>	119
5	DISCUSSION	120
6	REFERENCES	122

Sommaire

	CONCLUSION GENERALE	125
1	SYNTHESE DES RESULTATS.....	126
2	PERSPECTIVES	131
	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	133

Introduction générale

Les scolytes (Coleoptera : Curculionidae : Scolytinae) sont les ravageurs de forêts de conifères les plus importants au monde (Kausrud et al., 2012; Raffa et al., 2008) Sur les 300 espèces que compte la faune européenne, seule une dizaine d'espèces présentent des phases de pullulations durant lesquelles leurs niveaux de population explosent et occasionnent d'importants dégâts. Ces pullulations éruptives sont limitées dans le temps et se résorbent spontanément. Si leurs mécanismes inducteurs sont bien identifiés, en revanche, les mécanismes à l'origine de la culmination puis de la rétrogradation sont moins connus. Mon travail de thèse s'est donc focalisé sur ces aspects. La pullulation d'*Ips sexdentatus* (Börner) qui a sévi dans le massif des Landes de Gascogne en 2010 et 2011, détruisant 4 à 5 millions de m³ de pin maritime (*Pinus pinaster* (Aiton)) a servi de modèle pour le travail présenté ici.

1 Présentation générale des scolytes

1.1 Taxonomie, distribution & morphologie

Les scolytes constituent un groupe taxonomique très diversifié représenté par plus de 6000 espèces dans le monde (Wood, 1986). Majoritairement tropical, ce groupe renferme plus de 900 espèces pour la région paléarctique et environ 300 pour l'Europe (Knizek et Beaver, 2004). Morphologiquement, les scolytes forment un groupe très homogène résultant sans doute de leur adaptation au mode de vie endophyte. Chez la plupart des espèces, les adultes ne quittent les galeries forées dans le végétal hôte que pour de brèves périodes, lors de la recherche d'un nouvel hôte. Tous possèdent un corps cylindrique et des appendices courts adaptés à la vie dans des galeries. Leurs mandibules développées et leurs tibias aplatis leur permettent de creuser et d'évacuer le frass, mélange de déjections et de sciure produits lors de l'excavation. La partie apicale des élytres, souvent arrondie ou tronquée, forme une déclivité adaptée à l'expulsion du frass hors des galeries.

1.2 Hôtes & alimentation

1.2.1 Essences hôtes

Toutes les espèces sont phytophages. La majorité des espèces des zones paléarctiques s'attaquent aux végétaux ligneux. Certaines espèces, notamment en zone tropicale, peuvent aussi se développer dans les tiges, les fruits et les graines. Les espèces qui s'attaquent aux arbres vivants sont généralement oligophages, et ne colonisent qu'un petit nombre d'essences hôtes, appartenant à

un même genre ou une même famille botanique. Quelques espèces peuvent être toutefois beaucoup plus polyphages, comme par exemple *Xylosandrus germanus* (Blandford) dont la gamme d'hôtes compte plus de 200 espèces (Weber et McPherson, 1983).

Les communautés de scolytes associées aux feuillus et aux résineux diffèrent totalement. Les gammes d'hôtes des scolytes européens ont été décrites depuis longtemps (Balachowsky, 1949; Chararas, 1962).

1.2.2 Tissus consommés

La plupart des espèces se développent sur le tronc et les branches principales, dans une zone dont les caractéristiques du liber et/ou de l'aubier permettront leur développement (Bouhot et al., 1988). Le choix de la zone attaquée se fait ainsi généralement en fonction de l'épaisseur de l'écorce et de sa structure physique (craquelée ou non), de la nature de l'essence hôte et de l'état de fraîcheur/dégradation du substrat, paramètres qui définissent la niche écologique des espèces et expliquent leur diversité. Les scolytes peuvent être regroupés dans différentes guildes trophiques en fonction des tissus consommés et de leurs possibles associations avec des champignons.

1.2.2.1 Les scolytes phloéophages

La phloéophagie, i.e. la consommation de liber ou partie vivante de l'écorce, est le régime alimentaire le plus répandu chez les larves, et la moitié des genres de scolytes sont partiellement ou totalement phloéophages (Wood, 1986; Paine et al., 1997; Kirkendall et al., 2015). Le liber est le tissu le plus riche de l'arbre, notamment en composés azotés, mais c'est une ressource éphémère qui se dégrade très rapidement lorsque l'arbre est mourant et les espèces qui en dépendent ne peuvent généralement y effectuer qu'une génération (Kirkendall, 1983). Toutes les espèces ravageuses européennes comme *Ips typographus* L., *I. sexdentatus*, *Tomicus piniperda* L., *Dendroctonus micans* Kug. appartiennent à cette guildes.

Beaucoup d'espèces combinent la phloéophagie et la mycophagie. Elles véhiculent des champignons qui colonisent les tissus de la plante et permettent ainsi d'augmenter leur digestibilité et leur valeur nutritive pour les larves de l'insecte (Ayres et al., 2000; Six, 2012, 2013). Certaines espèces possèdent même des structures cuticulaires spécialisées, les mycangia, qui protègent le champignon pendant son transport. Les mycangia sécrètent parfois des substances qui favorisent la germination du champignon après son arrivée sur l'arbre attaqué (Batra, 1963; Klepzig et Six, 2004). Ces associations peuvent être facultatives, dans ce cas, l'absence du champignon n'empêche

pas le développement de l'insecte mais réduit la fitness des adultes (Six et Paine, 1998 ; Fox et al., 1992), et affecte la survie larvaire (Barras, 1973). Chez certaines espèces effectuant une partie de leur développement larvaire dans le xylème, ces associations sont cependant obligatoires, ce qui les placent en position intermédiaire avec les xylomycétophages stricts (Harrington, 2005).

1.2.2.2 Les scolytes xylomycétophages

Un autre régime alimentaire répandu chez les scolytes est la xylomycétophagie. Comparativement au liber, le xylème est un tissu très pauvre, les cellules y sont plus lignifiées et plus difficilement exploitables (Haack et Slansky, 1987). Les scolytes xylomycétophages dépendent exclusivement de champignons qu'ils cultivent dans leurs galeries et dont les larves et les adultes se nourrissent (Wood, 1982 ; Kirisit, 2007). Les spores des champignons sont transportées d'un arbre à l'autre dans des structures cuticulaires spécialisées, les mycetangia, où transitent dans le tube digestif des adultes (Furniss et al., 1990). Ces scolytes colonisent souvent une plus large gamme d'hôtes que les autres espèces, leur possibilité de développement sur l'hôte végétal dépend alors seulement de la capacité du champignon symbiotique à se développer dans celui-ci (Wood, 1982 ; Hulcr et al., 2007). *Orthotomicus* spp et *Gnathotricus materiarius* Fitch et *Xyleborus eurygraphus* Ratz. en sont des exemples sur *Pinus* spp.

1.2.2.3 Les scolytes xylophages

Peu d'espèces sont des xylophages stricts. La digestion de ce substrat pauvre et difficile à assimiler serait sans doute facilitée par l'association de ces scolytes avec des organismes symbiotiques présents dans leur tube digestif mais peu d'études ont été consacrées à ces espèces.

2 Biologie générale des scolytes ravageurs de conifères

Parmi les nombreuses espèces de scolytes présentes dans le monde, seules quelques-unes sont capables de tuer des arbres sains et d'occasionner d'importants dommages. Des dégâts extrêmement conséquents ont pu être mentionnés sur les Angiospermes, tels ceux causés par les scolytes de l'orme *Scolytus multistriatus* Marsh. et *Scolytus scolytus* F. et leurs champignons associés responsables de la graphiose de l'orme. Néanmoins, les dégâts les plus importants, les plus répandus et les plus fréquents sont dus à des espèces se développant sur les conifères. Ces espèces sont pour cette raison considérées comme les ravageurs forestiers les plus importants de l'hémisphère nord, et ont fait l'objet d'un nombre d'études beaucoup plus conséquent. La suite de

notre propos introductif est donc focalisée sur les espèces ravageuses inféodées aux conifères, s'attaquant aux arbres vivants ou récemment morts.

2.1 Dispersion & localisation des hôtes

2.1.1 Le vol d'essaimage

Pour chaque espèce, il existe une température seuil en dessous de laquelle le vol est impossible. Cette température détermine le début de la période d'activité pendant laquelle, notamment pour les espèces printanières, les adultes vont pouvoir essaimer et se reproduire (e.g. 12°C pour *T. piniperda*, 18°C pour *I. typographus* et *I. sexdentatus*) (Botterweg, 1982 ; Vallet, 1982). Elle permet de resynchroniser tous les ans, dans une même population, les individus dont le développement larvaire a été décalé en fonction de microclimats locaux, ou de la qualité de nourriture. Le vol de printemps recrute donc de nombreux individus et permet ainsi des attaques massives, augmentant les chances de réussite de ces attaques. Il peut cependant s'étaler sur plusieurs semaines quand d'autres facteurs environnementaux comme la pluviométrie et l'ensoleillement le perturbe.

2.1.2 Capacité de vol et sensibilité à l'hôte

En dehors des phases de pullulation, les scolytes recherchent des arbres affaiblis ou morts récemment. Cette ressource rare et éphémère est naturellement distribuée de façon discontinue dans les peuplements. En conséquence, les scolytes possèdent de bonnes capacités de dispersion. Des expériences en manège de vol ont montré qu'ils pouvaient voler sur de très longues distances, de l'ordre de plusieurs dizaines de kilomètres (Forsse et Solbreck, 1985 ; Jactel et Gaillard, 1991 ; Jactel, 1993). Une durée minimale de vol est souvent même nécessaire à la maturation des adultes, ce qui leur permettrait, en colonisant de nouveaux sites, d'échapper à leurs ennemis naturels et favoriserait le brassage génétique entre populations (Anderbrant et al., 1985 ; Gries et al., 1990). La baisse des réserves lipidiques de l'insecte, conséquence de l'activité de vol, augmenterait la sensibilité des adultes aux odeurs de leurs arbres hôtes et aux phéromones d'agrégation (cf. 2.3.2) (Atkins, 1969 ; Jactel, 1991). Les teneurs en lipides des scolytes sont très variables entre individus et dépendent de leurs conditions de développement, notamment de la compétition intraspécifique et de la qualité du substrat. Ainsi les capacités de vol varient beaucoup entre les individus d'une même population mais restent globalement homogènes entre populations (Forsse, 1989 ; Jactel, 1993 ; Franklin et Grégoire, 1999). Chez les espèces plurivoltines, les individus issus de la première

génération ont déjà utilisé une partie de leurs réserves de graisse pendant la phase d'hivernation et pourraient donc répondre aux phéromones très précocement, voire juste après leur émergence (Lindelöw et Weslien, 1986). La distance de vol dépend aussi de la disponibilité en hôtes (Franklin et al., 1999 ; 2000). Elle peut ainsi être réduite à quelques centaines de mètres en condition épidémiques (Zumr, 1992 ; Zolubas et Byers, 1995).

2.1.3 Détection initiale et sélection de l'hôte

La détection d'un arbre hôte n'est possible que lorsque l'insecte est en phase sensible, une situation qui résulte de l'intégration de signaux inhibiteurs et stimulateurs conduisant à l'arrêt du vol. La détection se fait par la combinaison de plusieurs stimuli : olfactifs, visuels, tactiles et gustatifs (Shepherd, 1966; Raffa et Berryman, 1982 ; Paytner et al., 1990 ; Strom et al., 1999). Beaucoup d'espèces semblent aussi sensibles aux signaux émis par la plante en réponse à des stress, tels que les incendies ou les attaques fongiques (Lindgren et Raffa, 2013).

Les arbres affaiblis constituent une ressource rare et éphémère qui est distribuée plus ou moins aléatoirement. Lors de l'attaque initiale, les scolytes pionniers doivent détecter leurs hôtes sans l'aide des phéromones émises par leurs congénères. Il a été avancé que les scolytes pionniers pouvaient détecter les hôtes favorables grâce à leurs émissions terpéniques (Chararas, 1962). Cependant, si les scolytes se révèlent capables d'utiliser les composés terpéniques pour distinguer une essence hôte d'une essence non hôte, en revanche, ils semblent incapables d'utiliser ces composés pour détecter les individus favorables à leur installation au sein de l'essence hôte (Rudinsky, 1971 ; Lindelöw et al., 1992). Ainsi le choix de l'hôte se ferait au hasard et sa sélection définitive s'effectuerait à faible échelle voire même au contact seulement de l'arbre (Wood, 1972 ; Moeck et al., 1981 ; Raffa et Berryman, 1983 ; Paynter et al., 1990 ; Byers, 1996). A grande échelle, il est probable que la stratégie de dispersion consiste plutôt en l'évitement des arbres non hôtes émettant des composés répulsifs pour les scolytes (Byers et al., 1998 ; Zhang et Schlyter, 2003).

2.2 Les mécanismes de résistance de l'arbre

La résistance des arbres aux attaques d'insectes résulte de la mise en place de divers systèmes de défense. Ces systèmes de défense sont habituellement classés en deux catégories : les défenses constitutives et les défenses induites. Ces mécanismes complémentaires permettent à l'arbre de se défendre non seulement contre les insectes mais aussi contre tout autre agent agresseur tels que les pathogènes qui leur sont généralement associés. Ces systèmes de défense sont une combinaison de composantes physiques, histologiques et chimiques.

2.2.1 Les systèmes de défense constitutifs

Ce sont des mécanismes pré-existant à toute attaque et qui sont opérationnels immédiatement en cas d'attaque. Ils constituent le premier rempart de lutte contre les agresseurs. Différentes structures existent. Les écoulements de résine constitutive, ou primaire, à partir de poches ou canaux résinifères peuvent engluier les insectes, les intoxiquer via les composés terpéniques, ou bloquer l'émission de leurs phéromones (Berryman, 1972 ; Raffa et Berryman, 1983). Les composés phénoliques présents dans les vacuoles de certaines cellules parenchymateuses du liber pourraient aussi affecter la colonisation des insectes (Franceschi et al., 1998, 2000 ; Krekling et al., 2000). Chez l'épicéa, des agrégats de cellules lignifiées dans le liber peuvent aussi entraver l'avancée des insectes (Wainhouse et al., 1998).

2.2.2 Les systèmes de défense induits

Ces systèmes sont mis en place seulement en réponse à une agression. Ils semblent induits par le stress mécanique résultant de l'activité de forage de l'insecte et sont souvent fortement stimulés par la présence de micro-organismes introduits par les scolytes dans leurs galeries (Lieutier et al., 1995, 2009). Bien que très court, un temps de latence est nécessaire pour que ces défenses soient opérationnelles. Il correspond à la mise en place de nouvelles structures ainsi qu'à la stimulation de synthèses préexistantes et néosynthèse de composés de défense. Il s'agit généralement d'une réaction d'hypersensibilité. L'arbre augmente sa production de résine constitutive existant dans les canaux résinifères (Ruel et al., 1998), et synthétise un nouveau type de résine, induite ou secondaire, qui envahit les tissus du liber et de l'aubier superficiel situés autour de chaque point d'entrée de l'agresseur, entraînant la mort des cellules de l'arbre (Delorme et Lieutier, 1990 ; Brignolas et al., 1995). La composition de la résine induite diffère fortement de celle de la résine constitutive. La concentration en composés terpéniques y est en effet très fortement accrue et la composition en composés phénoliques y est profondément modifiée (Raffa et Berryman, 1982 ; Delorme et Lieutier, 1990 ; Lieutier et al., 1991 ; Brignolas et al., 1995). Chaque point d'attaque est ainsi circonscrit par une zone de tissus morts imprégnés de composés toxiques capables de bloquer la progression de l'insecte et de ses pathogènes associés. La réaction hypersensible se termine par la formation d'un bourrelet cicatriciel qui isole définitivement la zone attaquée du reste de l'arbre. Elle joue un rôle essentiel dans la résistance des conifères aux attaques de scolytes et c'est le moyen de défense le plus important dont l'arbre dispose pour lutter contre les scolytes et leurs champignons pathogènes associés (Christiansen et al., 1987 ; Lieutier, 2004). Ces mécanismes d'hypersensibilité

sont complétés par la mise en place plus tardive de structures tels que des canaux résinifères traumatiques qui peuvent persister jusqu'à une année et contribuent à augmenter le niveau de résistance de l'arbre contre des attaques ultérieures (Krokene, 2015).

2.3 Les stratégies d'attaque des scolytes

Il existe deux stratégies d'attaque de l'arbre hôte : 1- exploitation et épuisement des mécanismes de défense; 2- évitement des mécanismes de défense. Dans la stratégie d'épuisement, tout est fait pour stimuler les réactions induites de l'hôte. Ainsi les attaques sont massives et simultanées, déclenchant énormément de points de réaction. L'association avec des champignons phytopathogènes (cf. 2.3.3), de même que le fait de forer des galeries maternelles (cf. 2.4.1) longitudinalement par rapport au tronc, augmente la stimulation des réactions hypersensibles (Berryman, 1982 ; Lieutier 2002). Comme la synthèse de produits impliqués dans les réactions de défense est très coûteuse d'un point de vue énergétique (Christiansen, 1986 ; Wright et al., 1979), il arrive nécessairement un moment où l'arbre n'est plus capable de mobiliser rapidement toute l'énergie nécessaire à l'arrêt des attaques. Le succès de cette stratégie conduit inévitablement à la mort de l'arbre. C'est la stratégie adoptée par *I. typographus* et *I. sexdentatus* en Europe (Lieutier, 2004)

Dans la seconde stratégie au contraire, tout est fait pour éviter de stimuler la réaction induite (Lieutier, 2004, Lieutier et al., 2009). Les insectes mènent des attaques solitaires, creusent des galeries maternelles (cf. 2.4.1) courtes et transversales et ces espèces ne sont pas associées à des champignons. La résistance de ces scolytes aux réactions de défenses de leurs hôtes, notamment au flux de résine permet à ces scolytes de coloniser et de se développer dans des arbres vivants sans nécessairement les tuer (Everaerts et al., 1988). *Dendroctonus micans* est la seule espèce européenne utilisant cette stratégie (Lieutier, 2004). Dans la suite du mémoire, nous ne considérerons que les espèces utilisant la stratégie d'épuisement puisque c'est celle qui est utilisée par *I. sexdentatus*.

2.3.1 Le seuil critique de densité d'attaque

Le seuil critique de densité d'attaque correspond à la densité d'insectes en dessous de laquelle toutes les attaques échouent, arrêtées par des mécanismes de défense de l'arbre efficaces, et au-dessus de laquelle les mécanismes de résistance devenus inefficaces autorisent l'installation puis le développement des insectes (Safranyik et al., 1975 ; Berryman, 1976 ; Raffa et Berryman, 1983). Le seuil critique correspond donc à un état d'épuisement de l'hôte. Il correspond à la densité

d'attaque pour laquelle l'arbre n'arrive plus à mobiliser assez rapidement l'énergie et les ressources nécessaires à l'édification de ses mécanismes de défenses (Berryman, 1976 ; Christiansen et al., 1987).

Le niveau du seuil critique de densité d'attaque varie selon l'essence hôte et la nature des agresseurs, i.e. les espèces d'insectes et de champignons phytopathogènes associés. Il dépend aussi de l'état physiologique l'arbre et donc des facteurs environnementaux (Mulock et Christiansen, 1986). La valeur de ce seuil n'a été déterminée que pour peu de systèmes d'interactions conifères - scolytes (Raffa et Berryman, 1983; Mulock et Christiansen 1986; Langström et al., 1993; Guérard et al., 2000; Lieutier et al., 2003). En pratique, elle est déterminée à partir d'un échantillon d'arbres ayant subi une même attaque de scolytes, en comparant les densités d'attaque comptées sur les individus tués à celles relevées sur les arbres survivants. La valeur du seuil critique est alors estimée comme la densité d'attaque pour laquelle au moins 90% des arbres ont succombé (Guérard et al., 2000).

2.3.2 La phase d'agrégation

La stratégie d'épuisement de l'hôte est une stratégie coopérative qui vise à mobiliser un maximum de congénères afin de coordonner une attaque massive dans un délai très court. Dans des conditions climatiques favorables à l'insecte, la colonisation peut ainsi être achevée en 3 à 4 jours. Les insectes pionniers émettent rapidement des phéromones d'agrégation qui attirent massivement leurs congénères. L'attaque massive et rapide de l'arbre permet alors de dépasser le seuil critique de densité d'attaque. De plus, en assurant le repérage rapide des arbres favorables, les phéromones d'agrégation permettent d'éviter les mortalités importantes qui se produiraient dans les populations de scolytes lors de leur phase de dispersion si le repérage se faisait au hasard pour tous les individus.

Les phéromones d'agrégation de scolytes sont généralement une combinaison d'alcools terpéniques en proportion variable, avec un ratio entre énantiomères différent selon les espèces. Pour les *Ips* spp., il s'agit d'un mélange d'ipsdiénol, d'ipsénol et de cis-verbénol (Borden, 1982). Ces molécules sont principalement synthétisées *de novo* à partir de précurseurs issus de la détoxification des composés de défense de l'hôte qui ont été accumulés pendant la vie larvaire (Blomquist et al., 2010 ; Seybolt et Tittiger, 2003). Certaines phéromones comme le verbénol, pourraient dériver de terpènes précurseurs synthétisés par la plante-hôte (Blomquist et al., 2010.).

2.3.3 Les champignons phytopathogènes associés

Parmi les nombreux microorganismes véhiculés par les scolytes et qui leur sont étroitement associés, certains champignons phytopathogènes appartenant principalement au groupe des Ophiostomatoïdes (Ophiostomaceae) et certaines bactéries vont aider les scolytes à vaincre les défenses de l'arbre (Kirisits, 2007 ; Harrington, 2005 ; Adams et al., 2009 ; Lieutier et al., 2009). La théorie actuellement acceptée par de nombreux auteurs est que certains champignons faiblement pathogènes stimulent fortement les mécanismes de défense de l'arbre et contribuent significativement à leur épuisement rapide (Lieutier, 2002 ; Lieutier et al., 2009). L'association avec ces agents phytopathogènes permet donc d'abaisser la valeur du seuil critique de densité d'attaque et contribue ainsi à la stratégie d'exploitation et épuisement des mécanismes de défense (Christiansen et al., 1987; Raffa et Smalley, 1995 ; Krokene et Solheim, 1996). La résistance de l'arbre supprimée, de nombreux agresseurs peuvent alors envahir ses tissus et contribuer à leur mort, parmi lesquels d'autres champignons Ophiostomataceae se développant dans l'aubier (Lieutier et al., 2009 ; Christiansen et al., 1987; Raffa et Smalley, 1995 ; Krokene et al., 1996)

Cependant, une théorie alternative stipule que les champignons ne joueraient qu'un rôle mineur dans la réussite des attaques par les insectes (Six et Wingfield, 2011). Ils favoriseraient toutefois le développement des insectes en accumulant des nutriments dans leur mycélium, consommé par les larves.

2.3.4 Limites de la stratégie

Si l'attaque de masse est une stratégie coopérative très efficace pour la colonisation des arbres affaiblis, en revanche elle présente des inconvénients majeurs pour la génération suivante lors de la colonisation d'arbres vigoureux. Le seuil critique de densité d'attaque étant alors élevé, cela entraîne de fortes densités de colonisation pouvant entraîner une forte compétition intraspécifique lors du développement sous cortical des descendants. La compétition intraspécifique est en effet souvent responsable de taux de mortalité larvaires élevés (Lawson et al., 1995; Sallé et al., 2005; Sallé et Raffa, 2007). La qualité des descendants est aussi affectée, les individus étant plus petits et possédant moins de réserves adipeuses (Sauvard, 2004; Sallé et al., 2005; Sallé et Raffa, 2007).

Des mécanismes régulateurs existent pour stopper les attaques et limiter ces phénomènes. Dès que l'installation est réussie, de nombreuses espèces de scolytes stoppent l'émission de phéromones agrégatives, tandis que d'autres émettent des phéromones anti-agrégatives, redirigeant

ainsi les attaques des arrivants sur de nouveaux arbres (Wood, 1982 ; Borden, 1982 ; Paine et al., 1997). D'autres mécanismes agissent sur l'activité de ponte. Les femelles peuvent ré-émerger précocement de leur galerie et poursuivre leur ponte dans un arbre plus favorable (Jactel et Lieutier, 1987 ; Anderbrant, 1990). La communication acoustique utilisée par les insectes au cours de leur phase endophyte pourrait aussi être un signal permettant de limiter la surpopulation dans le liber (Rudinsky et Michael, 1973).

Cette stratégie peut aussi entraîner une forte compétition interspécifique. Un arbre incapable de mettre en place des mécanismes de défense permet aussi le développement de nombreuses espèces d'insectes, de champignons et autres micro-organismes qui peuvent concurrencer les scolytes ravageurs (Ayres et al., 2000 ; Lieutier et al., 2009 ; Six et Paine, 1998). Certaines espèces de scolytes, saproxylophages en particulier, sont de meilleurs compétiteurs que les espèces ravageuses (Smith et al., 2011 ; Lindgren et Raffa, 2013). Il a aussi été établi que certains Cerambycidae tels que le *Monochamus* spp sont des compétiteurs des scolytes (Doods et al., 2001). Néanmoins, si la compétition interspécifique a des effets notables en condition endémique, lorsque les attaques ne se produisent que sur arbres affaiblis, ses effets seraient plus discrets en phase épidémique lorsque les attaques ont lieu sur des arbres vigoureux (Raffa et al., 2015).

2.4 La phase de colonisation de l'hôte : le développement du scolyte

2.4.1 Reproduction et développement larvaire

Chez les espèces polygames, l'attaque est initiée par le mâle qui fore une chambre d'accouplement où il est rejoint par deux à cinq femelles, l'accouplement a généralement lieu sous l'écorce, dans la chambre d'accouplement. Chez les espèces monogames, c'est la femelle qui initie l'attaque et l'accouplement a lieu sur l'écorce ou lorsque la femelle creuse le tunnel d'entrée dans l'écorce (Chararas, 1962 ; Vallet, 1982).

Après l'accouplement, chaque femelle fore une galerie maternelle où elle dépose ses œufs dans des encoches de ponte, visibles de chaque côté de la galerie maternelle et espacées régulièrement. Le rôle du mâle est réduit à l'évacuation des déblais et protège l'accès aux galeries. Suite à l'éclosion, les larves forent des galeries individuelles perpendiculaires à la galerie maternelle. L'ensemble constitue un système de galeries dont le motif est souvent caractéristique de l'espèce. Le développement est entièrement endophyte mais les tissus consommés et le nombre de stades larvaires (de 3 à 5) varie selon les guildes (cf. 1.3.2). Les galeries peuvent ainsi être uniquement dans le liber ou dans le liber puis dans l'aubier ou enfin uniquement dans l'aubier des

arbres. La nymphose a lieu à l'extrémité de la galerie larvaire dans une logette nymphale située dans le liber ou dans l'épaisseur de l'écorce.

Avant de quitter leur hôte par un trou d'éclosion, les jeunes adultes doivent effectuer une prise alimentaire de maturation, généralement dans le liber, pour pouvoir se disperser. Cette phase est nécessaire pour qu'ils accumulent des réserves et achèvent leur maturation (appareil de vol et appareil reproducteur) (Gries, 1986 in Sauvard, 2004). Chez les espèces polygames, c'est la même source de nourriture que les larves qui est utilisée (Chararas, 1962 ; Annala, 1969). Les espèces monogames, comme les *Tomicus* et *Phloeosinus*, effectuent cette prise alimentaire en forant dans les pousses de leur hôte (Chararas, 1962).

2.4.2 Voltinisme et générations sœurs

Presque toutes les espèces de scolytes sont potentiellement plurivoltines. Les générations, dont le nombre varie de une à trois par an selon les espèces, se succèdent tant que les conditions sont favorables. La température conditionne les premiers vols printaniers et la vitesse du développement est en conséquence le principal facteur contrôlant le nombre de générations par an. Pour les espèces largement distribuées, le nombre de générations annuelles pourra ainsi varier selon la latitude, d'une seule par an pour les populations du nord de l'Europe à plus de deux pour la partie sud, pouvant parfois atteindre cinq chez certaines espèces dans le bassin méditerranéen (Chararas, 1962). À côté de ces générations principales, il existe le plus souvent des générations sœurs, issues de pontes successives de femelles ré-émergeant plusieurs fois.

La photopériode pourrait aussi conditionner le voltinisme. Chez certaines espèces, il a été prouvé qu'elle induisait une diapause reproductive très tôt, dès la fin de l'été, alors que le développement de l'insecte était encore possible (Vallet, 1982 ; Dolezal et Sehnal, 2007). Cela pourrait expliquer l'existence d'espèces strictement monovoltines comme *T. piniperda*. Toutefois, la photopériode ne semble pas expliquer le monovoltinisme de toutes les espèces de *Tomicus* sur l'ensemble de leur aire de répartition.

La plupart des espèces hivernent au stade adulte, dans les arbres où elles se sont développées. Certaines, telles *I. typographus*, peuvent aussi migrer dans la litière dès l'automne ou encore gagner d'autres arbres déjà colonisés (Botterweg, 1982 ; Bakke, 1968). Les larves, œufs et nymphes ne survivent généralement pas à l'hiver (Vallet, 1982).

3 Dynamique des populations

3.1 Les pullulations

3.1.1 Stabilité des populations & disponibilité de la ressource

Le facteur clé de la dynamique des populations des scolytes adoptant la stratégie d'épuisement est le niveau de résistance des arbres, qui conditionne la quantité de ressource disponible (Berryman, 1982 ; Lieutier, 2004). En dehors des phases d'accidents climatiques, la résistance des peuplements forestiers est élevée et, malgré leur potentiel biotique élevé, les populations de scolytes sont maintenues à bas niveau par manque d'hôtes favorables à leur installation (Chararas, 1962). Dans ces conditions, la mortalité induite par une recherche d'hôte infructueuse ou les échecs d'installation suffisent à réguler le fort pouvoir de croissance de ces espèces. Cette régulation est complétée par une prédation accrue lors de cette phase de dispersion prolongée et par l'action de la compétition intra et interspécifique pour un substrat rare.

3.1.2 Mécanismes d'entrée en phase épidémique

Des événements climatiques exceptionnels peuvent affecter la vigueur des arbres et diminuer leur niveau de résistance abaissant ainsi la valeur du seuil critique de densité d'attaques. Cela peut permettre la réussite de l'installation des scolytes sur certains arbres très affaiblis. L'augmentation de niveau de population qui en résulte rend ensuite les insectes capables de réussir des attaques sur des arbres moins affaiblis (Berryman, 1982 ; Schroeder et Lindelöw, 2002). Le seuil de pullulation est alors franchi (Berryman, 1982). C'est un processus qui correspond typiquement à un relâchement du facteur principal de régulation des populations, ici la résistance de l'arbre (Berryman et Baltensweiler, 1981). De génération en génération, la phase de pullulation s'enclenche, pouvant conduire rapidement à des niveaux de population tels que les insectes réussissent leur installation dans des arbres très vigoureux. La pullulation peut dès lors s'étendre à des peuplements sains. Ces pullulations de type éruptif sont caractéristiques des ravageurs occasionnels (Berryman, 1982). Elles ne concernent que les quelques espèces capables de se développer sur des arbres vivants mais affaiblis. En Europe, par exemple, c'est le cas d'*I. typographus*, *Ips acuminatus* Gyll. et *I. sexdentatus*.

En Europe, les tempêtes de grande envergure sont le facteur déclencheur majeur des grosses pullulations (Marini, 2013). Elles touchent de vastes zones et la quantité de substrat produit permet

alors des explosions démographiques de grande ampleur. A deux reprises, le massif landais a été touché par des tempêtes de grande amplitude, Martin en 1999 et Klaus en 2009. A chaque fois, elles ont enclenché une pullulation importante d'*I. sexdentatus*. La tempête Lothar a aussi entraîné des pullulations d'*I. typographus* sur épicéa un peu partout le long de sa trajectoire (Nageleisen, 2002). Les sécheresses intenses et durables ainsi que les incendies sont aussi des facteurs d'affaiblissement des peuplements, qui peuvent provoquer des pullulations, alors que des stress modérés renforceraient la résistance des arbres aux attaques (Croisé et Lieutier, 1993 ; Croisé et al., 1998, 2001 ; Guérard et al., 2000 ; Sallé et al., 2008).

Les épidémies de scolytes occasionnent d'importantes pertes économiques qui s'additionnent aux dégâts provoqués par les perturbations climatiques. Elles font de ces insectes les ravageurs les plus importants des forêts de conifères dans le monde (Pesson et Chararas, 1969 ; Reeve, 1997 ; Grégoire et Evans, 2004 ; Raffa et al., 2008 ; Kausrud et al., 2012). *Ips typographus* est le scolyte qui occasionne le plus de ravages en Europe, avec par exemple, plus de 31 millions de m³ d'épicéas perdus entre 1990 et 2001. Viennent ensuite plusieurs espèces s'attaquant aux épicéas ou aux pins. *Pityogenes chalcographus* L. souvent associé à *I. typographus*, est responsable de la perte de 7,9 millions de m³ d'épicéas sur la même période. *Ips acuminatus* et *T. piniperda* ont détruit respectivement 12,8 et 13 millions de m³ de pins sur la même période (Grégoire et Evans, 2004). Enfin, *I. sexdentatus* a détruit entre 4 et 5 millions de m³ de pins dans la Région Aquitaine, suite à la tempête Klaus de 2009 (Gardiner et al., 2010).

3.1.3 Agressivité des espèces

Les pullulations de scolytes sont en général éphémères. La culmination intervient le plus souvent en deux ans et la phase de rétrogradation dure trois à cinq ans, suivie le plus souvent par une nouvelle phase de latence (populations endémiques) (Schroeder et Lindelöw, 2002). Chez *I. sexdentatus* et *I. typographus*, la rétrogradation s'effectue même en deux à trois années seulement (Wermelinger, 2004). Dans certains cas cependant, sous l'action de facteurs déclencheurs multiples, les pullulations peuvent être plus longues. Par exemple, *I. typographus* a pullulé pendant 10 ans en Norvège (de 1971 à 1982) (Christiansen et Bakke, 1988) et 8 ans en Bavière (de 1992 à 2000) (Wermelinger, 2004). La pullulation actuelle de *Dendroctonus ponderosae* Hopkins en Amérique du Nord dure depuis 20 ans (Bentz et al., 2010).

Les scolytes phloémophages ont tous besoin d'arbres affaiblis pour éviter des micro-extinctions locales. On a coutume de les classer en trois niveaux d'agressivité (Weed et al., 2015).

1- Les espèces non agressives qui se trouvent toujours à bas niveau de population et profitent de perturbations locales (exploitation forestière, tornades, sécheresses locales ou incendies) pour se développer. Elles ne posent jamais de problèmes. 2- Les espèces agressives opportunistes qui sont des ravageurs occasionnels profitant d'événements qui vont les conduire à pulluler brièvement, comme *Ips pini* (Say) ou *T. piniperda* (Santos et Whitham, 2010). 3- Les espèces agressives qui peuvent pulluler pendant de longues périodes, tant que les facteurs climatiques responsables de l'affaiblissement des arbres se maintiennent. C'est le cas d'*I. typographus* et *D. ponderosae*.

3.1.4 Facteurs de régulation

Malgré leur capacité de multiplication élevée, les populations de scolytes sont le plus souvent en phase endémique et ne causent pas de dégâts. De plus, les pullulations cessent le plus souvent spontanément et rapidement. De puissants facteurs de régulation doivent donc intervenir pendant la phase de latence et la phase de rétrogradation pour limiter les niveaux de populations. En dehors des mécanismes de défense de l'arbre hôte qui jouent un rôle essentiel pendant les phases endémiques, les facteurs régulateurs les plus étudiés chez les scolytes sont la compétition intraspécifique, l'effet des ennemis naturels et les facteurs climatiques.

3.1.4.1 Compétition intraspécifique

La compétition intraspécifique est la contrepartie de la stratégie d'attaque de masse (cf. 2.3.4). En effet, en phase épidémique, le recrutement massif d'attaquants permet de vaincre la résistance d'arbres vigoureux mais il peut conduire à des densités larvaires extrêmement élevées induisant une intense compétition pour la ressource. Les densités élevées de colonisation affectent alors si fortement la productivité des femelles que le taux de remplacement de la population n'est plus assuré, ce qui conduit à un effondrement des niveaux de population (Furuta, 1989 ; Lawson et al., 1995 ; Sallé et al., 2005 ; Sallé et Raffa, 2007). La qualité des descendants se trouve aussi affectée (Botterweg, 1983 ; Anderbrandt et al., 1985 ; Sauvard, 1989 ; Amezaga et Garbisu, 2000 ; Sallé et Raffa, 2007). Les faibles réserves lipidiques et la taille réduite des descendants affectent probablement leur capacité de dispersion et leur fécondité, ce qui pourrait accélérer la chute des niveaux de population. En phase endémique, en revanche, la compétition intraspécifique a des effets modérés puisque les densités de colonisation sont plus faibles et les mécanismes régulant ces densités (cf. 2.3.4) sont peut-être plus efficaces.

3.1.4.2 Ennemis naturels

Les galeries de scolytes hébergent une grande diversité d'organismes. Ainsi, plus de 150 espèces d'Arthropodes sont associées à *I. typographus* (Kenis et al., 2004 ; Herard et Mercadier , 1996 ; Martikainen, 1999 ; Hedgren et Schroeder, 2004 ; Wermelinger, 2002 ; Moser, 1976 ; Weslien, 1992 ; Wermelinger et al., 2012, 2013) et plus de 100 ont été inventoriées dans les galeries d'*I. sexdentatus*, sans compter les micro-organismes associés (Lieutier, 1974). Dans ces communautés figurent bon nombre d'espèces potentiellement capables de réguler les populations de scolytes : des prédateurs (acariens, coléoptères, diptères hétéroptères), des parasites (nématodes, acariens), des parasitoïdes (hyménoptères), ou encore des microorganismes entomopathogènes (bactéries, champignons, unicellulaires, virus). Les coléoptères prédateurs et les parasitoïdes sont certainement les groupes les plus étudiés. Les autres groupes ont fait l'objet de peu d'études, leur taxonomie étant moins aisée et leur écologie largement méconnue. Par exemple, plusieurs études ont montré que de nombreux organismes entomopathogènes pouvaient infecter les scolytes (Wegensteiner, 2004). Des travaux en laboratoire ont permis de démontrer leur pathogénicité, mais aucune étude n'a permis de quantifier leur impact sur les populations d'insectes en conditions naturelles (Wegensteiner, 2004). Bien que les organismes entomopathogènes jouent un rôle majeur dans les rétrogradations de plusieurs ravageurs forestiers, leur impact sur celles des scolytes est encore mal mesuré (Wegensteiner, 2004).

Les prédateurs sont le plus souvent des opportunistes peu spécifiques d'une espèce proie, dont le régime alimentaire peut alterner parfois avec la nécrophagie ou la mycophagie. Il est donc difficile de démêler les relations trophiques entre les nombreuses espèces qui composent les communautés associées aux scolytes. Certaines espèces font exception comme *Thanasimus formicarius* (L.), *T. dubius* (F.) ou les *Platysoma* sp. qui figurent parmi les rares exemples de prédateurs spécialistes de scolytes. Ils se nourrissent des larves et adultes de scolytes à tous leurs stades de développement. Ils sont en outre sensibles aux phéromones émises par leurs proies, ce qui les rend particulièrement habiles à les détecter (Schroeder et Lindelöw, 1989 ; Poland et Borden, 1997 ; Lindgren et Miller, 2002). Toutefois, ces prédateurs ne sont pas spécifiques d'une espèce donnée de scolyte. Le développement des prédateurs étant souvent plus long que celui de leurs proies, ils s'alimentent alors aux dépens d'autres espèces présentes dans les galeries de leurs hôtes et pratiquent même le cannibalisme, c'est le cas de *T. formicarius* par exemple (Weslien, 1992 ; Aukema et Raffa, 2002). Il existe toutefois de rares exceptions comme *Rhizophagus grandis* (Gyll.) qui est spécifique de *D. micans*, ce qui fait de lui un régulateur très efficace des populations de cette

espèce (Grégoire et al., 1985). De même, l'action de prédation de *T. dubius* serait à l'origine des oscillations de niveaux de population de *D. frontalis* (Turchin et al., 1999).

Les oiseaux insectivores peuvent aussi affecter les populations de scolytes, notamment lors de leur phase de dispersion (Otvos et Stark, 1985). Cependant, parmi ces oiseaux, ce sont sans doute les pics spécialisés dans la capture d'insectes sous corticaux qui ont le plus fort impact. Durant les phases épidémiques et en période hivernale, les scolytes constituent une part importante de leur régime alimentaire (Baldwin, 1968 ; Pechacek, 1994 in Wermelinger, 2004). Ce n'est pas le cas en phase endémique, mais les pics en détruisent alors indirectement un bon nombre, en écorçant les arbres pour accéder à leurs proies (Otvos, 1979). Cependant, le faible taux de reproduction des pics, le manque de synchronisation avec leurs proies, le nombre réduit de sites propices à leur reproduction et leur territorialité pourrait limiter leur rôle régulateur sur les populations de scolytes (Fayt et al., 2005).

Quatre guildes d'hyménoptères parasitoïdes peuvent s'attaquer aux scolytes : des parasitoïdes d'œufs, des endo- et ectoparasitoïdes de larves et des endoparasitoïdes d'adultes (Kenis et al., 2004). Comme les prédateurs, ils sont souvent sensibles aux phéromones émises par leurs proies (Lobinger et Feicht, 1999 ; Kenis et al., 2004). Le niveau de spécificité de ces parasitoïdes est assez variable selon les guildes et les espèces, mais comme pour les prédateurs, il est aussi assez mal connu du fait de la grande complexité d'organismes vivants dans les systèmes de scolytes (Kenis et al., 2004). Les taux de parasitisme sur scolytes observés en conditions naturelles sont très variables, allant de 0 à 100 %, mais plusieurs études suggèrent que les parasitoïdes, notamment les ectoparasitoïdes larvaires, pourraient jouer un rôle important de régulation au cours des pullulations (Kenis et al., 2004).

De nombreuses études en laboratoire ont permis de confirmer le rôle de certains prédateurs ou parasitoïdes seuls et d'évaluer leur impact sur les populations de scolytes mais seulement dans des interactions simples entre deux ou trois protagonistes (Weslien et Regnander, 1992 ; Weslien, 1992 ; Weslien, 1994 ; Schroeder, 1996 ; Reeve, 1997 ; Aukema et Raffa, 2002, 2004 ; Sheperd et Goyer, 2005). Beaucoup d'études se sont focalisées sur les prédateurs spécialistes mais peu ont étudié les communautés associées dans leur ensemble (Lieutier, 1974 ; Weslien et Regnander, 1992 ; Weslien, 1992, 1994 ; Schroeder et Weslien, 1994 ; Hérard et Mercadier, 1996). Certains travaux ont montré cependant que globalement les communautés d'insectes prédateurs et parasitoïdes pouvaient accroître la mortalité dans les populations de scolytes (Miller, 1984 ; Weslien, 1992 ; Weslien et Schroeder, 1999).

Les prédateurs et parasitoïdes font sans doute partie des facteurs qui régulent et maintiennent les populations de scolytes à des niveaux stables en conditions d'endémie mais, lors des phases épidémiques, ils ne semblent jouer qu'un rôle mineur dans la rétrogradation, n'intervenant qu'en fin de pullulation (Berryman, 1973 ; Marini et al., 2013).

3.1.4.3 Le rôle des facteurs climatiques

Comme chez beaucoup d'organismes poïkilothermes, la température contrôle le cycle de vie des scolytes. L'augmentation des températures influe directement sur la dynamique des populations des insectes en favorisant un développement plus rapide et donc un nombre de génération annuel plus important (Bentz et al, 1991 ; Wermelinger and Seifert, 1998). Des températures élevées pourraient aussi réduire la mortalité hivernale, autoriser des vols plus précoces, et augmenter la période d'activité des insectes (Ayres et Lombardo, 2000 ; Bale et al., 2002 ; Jönsson et al, 2009 ; Netherer et Schopf, 2010). Cependant, il a été montré que des températures trop élevées pouvaient avoir des effets négatifs, en induisant une perte de fitness des descendants au travers d'une réduction de la taille et des réserves lipidiques (Arendt, 2011 ; McKee et Aukema, 2015).

Des températures élevées, associées à des sécheresses plus prononcées sous nos latitudes, sont des facteurs contribuant à l'affaiblissement des peuplements forestiers. La température pourrait ainsi agir indirectement sur les populations de scolytes en rendant les arbres plus vulnérables (Huberty et Denno, 2004 ; Jactel et al., 2012). Ce scénario doit toutefois être modulé puisque qu'une sécheresse modérée (potentiel hydrique > -1.2 MPa chez le pin sylvestre par exemple) pourrait augmenter la résistance des arbres, alors qu'une sécheresse intense (potentiel hydrique < -1.2 MPa) la diminuerait (Croisé et al., 1998, 2001 ; Guérard et al., 2000 ; Sallé et al., 2008). L'augmentation des températures pourrait donc, dans certaines conditions, favoriser l'apparition de pullulation ou en aggraver les conséquences. Enfin, les précipitations peuvent affecter la dispersion des scolytes adultes, en empêchant le vol. En excès, elles peuvent aussi affecter la survie des œufs et des nymphes (Annala, 1969).

4 Contexte et problématique de la thèse

4.1 Contexte et problématique

Ips sexdentatus, appelé aussi le sténographe, est une espèce présente partout en Europe. C'est la plus grande espèce de scolyte pour cette région, elle est très facile à identifier grâce aux six denticules qui ornent la déclivité de ses élytres (Fig. 1). C'est une espèce polygame, dont les femelles creusent des galeries maternelles longitudinales, mesurant généralement plusieurs dizaines de cm (Chararas, 1962). Le cycle de développement comprend trois stades larvaires et un stade nymphal (Fig. 2). Les jeunes imagos de couleur brun clair vont se nourrir du liber restant, détruisant alors les réseaux de galeries lors de cette prise alimentaire de maturation (Fig.2). La dispersion est possible dès que les températures dépassent 18°C. Selon les régions, la période de vol de cet insecte va d'avril à novembre. C'est une espèce plurivoltine pour laquelle, selon les latitudes, de 1 à 5 générations par an ont été rapportées (Chararas, 1962). Cette espèce est typiquement associée aux pins, bien qu'elle puisse aussi coloniser les épicéas et causer par exemple des dommages sur *Picea orientalis* (Schönherr et al., 1983).

Ips sexdentatus présente une dynamique éruptive occasionnelle et est probablement une espèce éruptive occasionnelle. En France, *I. sexdentatus* a pullulé en plusieurs occasions depuis le siècle dernier, occasionnant à chaque fois d'importants dommages, à la suite des incendies de très grande ampleur en 1944 (Feytaud, 1950), et des tempêtes Lothar (1999) et Klaus (2009) dans le massif des Landes de Gascogne. Après la tempête Klaus, cet insecte a causé la perte de 4 millions de m³ de pins, en plus des 43 millions de m³ de chablis de la tempête (Gardiner et al., 2010). *Ips sexdentatus* a posé également des problèmes réguliers en Allemagne, en Espagne et en Turquie (Schönherr et al., 1983 ; Grégoire et Evans, 2004).

Cette espèce a été relativement peu étudiée en terme de dynamique des populations, comparativement à *I. typographus* ou *T. piniperda*, sans doute parce qu'elle ne pose aucun problème dans toute la partie nord de l'Europe et que dans le reste de son aire de répartition ses pullulations, bien qu'importantes, soient sporadiques. Jusqu'à présent *I. sexdentatus* était donc considéré comme un scolyte peu agressif et un ravageur de faible importance. Mais, les dégâts qu'il a récemment commis, ont soulevé des inquiétudes à son sujet, et ont amené à considérer cette espèce.



Figure 1. Morphologie d'*Ips sexdentatus*

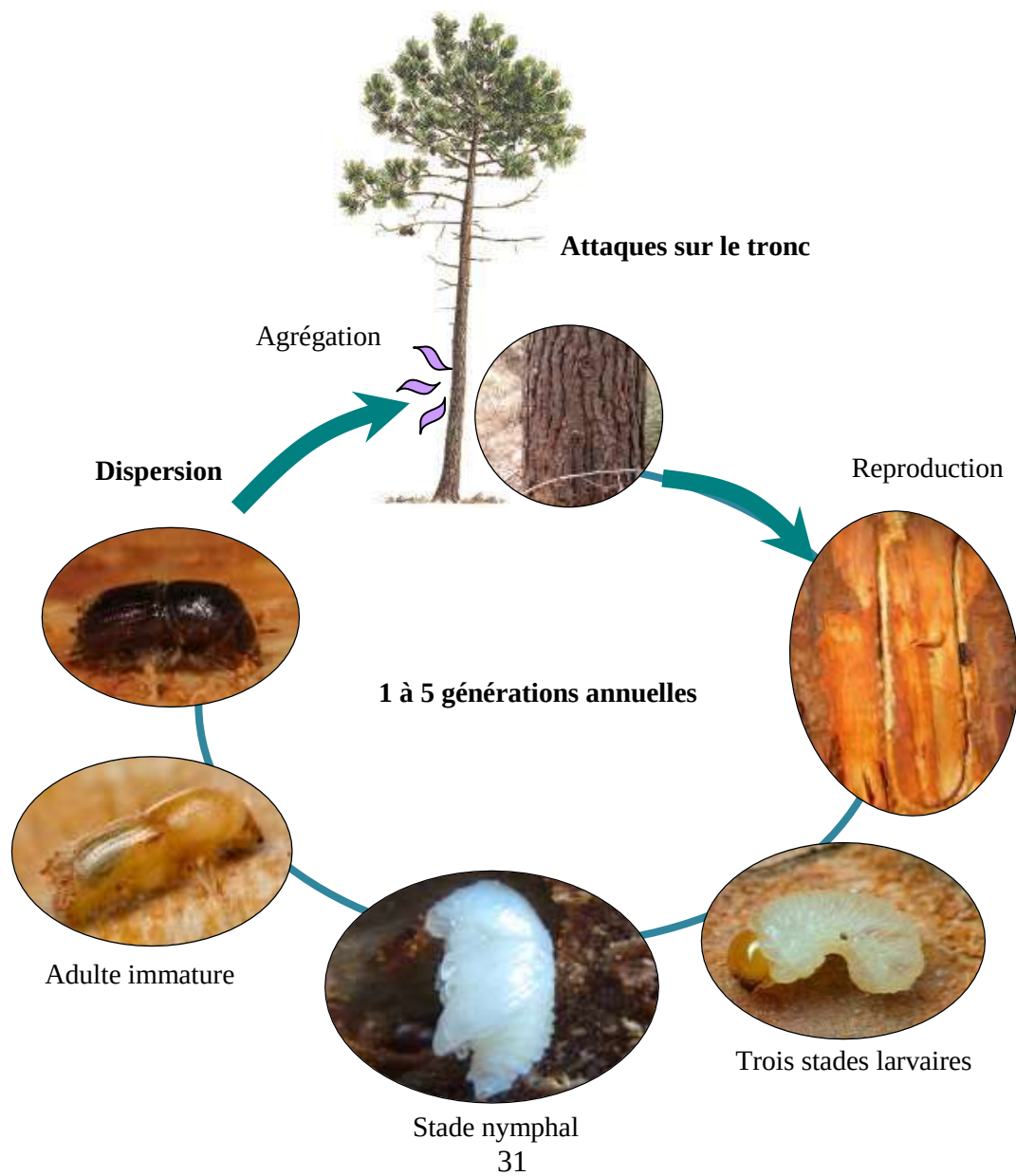


Figure 2. Cycle de vie d'*Ips sexdentatus*

comme potentiellement dangereuse. En outre, dans un contexte de climat changeant où des événements climatiques majeurs comme des tempêtes et des sécheresses prolongées devraient être plus fréquents et de plus forte amplitude, les risques d'assister à de nouvelles pullulations d'*I. sexdentatus* sont probablement accrus. Dans ce contexte, il semblait donc nécessaire d'améliorer les connaissances sur l'écologie de cette espèce. Il était notamment critique de bien appréhender les facteurs susceptibles de réguler les populations de ce scolyte et de conditionner en particulier la durée et l'étendue de ses pullulations.

4.2 Objectifs généraux et structure de la thèse

Les pullulations importantes d'*I. sexdentatus* ont toutes été de courte durée, et tout particulièrement la dernière observée en 2010 qui n'a duré que deux années. Ces rétrogradations rapides suggèrent que des mécanismes forts sont capables de réguler ses populations. Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes concentrés sur deux facteurs explicatifs, la compétition intraspécifique et les ennemis naturels, qui sont les facteurs les plus souvent mis en avant pour expliquer la rétrogradation des pullulations. L'étude de ces facteurs a fait l'objet des deux premiers chapitres du mémoire de thèse.

Les prévisions concernant le réchauffement climatique prédisent une augmentation des températures annuelles de 1 à 4°C, nous avons donc testé les effets de la température sur le développement d'*I. sexdentatus* afin de déterminer si le réchauffement climatique pourrait aussi être un facteur aggravant des pullulations. L'étude de ce facteur a fait l'objet du troisième chapitre de ce manuscrit.

4.3 Objectifs détaillés par chapitre

Les travaux réalisés au cours de cette thèse ont donné lieu à trois articles, le chapitre I correspond à un article qui est actuellement soumis à Journal of Pest Science ; le chapitre II fera l'objet d'un article qui sera soumis à la revue Forest Ecology and Management ; le chapitre III est un article publié dans Agricultural and Forest Entomology.

Chapitre I. La compétition intraspécifique est le facteur majeur expliquant la rétrogradation des pullulations chez les espèces de scolytes peu agressifs. L'objectif général de ce chapitre était de déterminer si la compétition intraspécifique est aussi le facteur de régulation responsable de la fin des pullulations d'*I. sexdentatus*. Cela permettait ainsi de confirmer le statut d'espèce occasionnellement agressive de ce ravageur. Notre premier objectif était de quantifier les variations de densités de colonisation d'*I. sexdentatus* et de valeurs de seuil critique de densité d'attaque entre

différents peuplements de *P. pinaster*. Le second objectif était d'estimer en laboratoire les effets de la compétition intraspécifique à partir d'élevages à densités variant dans la gamme des densités mesurés sur le terrain. Les effets de la compétition intraspécifique ont été évalués au travers de la productivité et de la qualité des descendants.

Chapitre II. Dans ce chapitre, nous voulions tester si les espèces associées à *I. sexdentatus* pouvaient avoir un impact régulateur sur ses niveaux de population. Bien que la communauté d'insectes associée à *I. sexdentatus* ait déjà été décrite, ces données concernaient surtout la partie nord de la France (Lieutier, 1974). Or, les pullulations de grande ampleur se sont principalement produites dans le massif des Landes de Gascogne en France et plus généralement dans la partie méridionale de l'Europe. L'objectif était donc dans un premier temps de caractériser la composition des assemblages d'espèces associés à *I. sexdentatus* et au pin maritime dans le massif des Landes de Gascogne. Nous voulions ensuite déterminer si la composition de ces assemblages variait en fonction des niveaux de populations d'*I. sexdentatus*. Enfin, parmi tous les taxons associés, nous voulions déterminer lesquels seraient susceptibles d'affecter significativement les populations d'*I. sexdentatus*.

Chapitre III. La température a des effets directs sur le développement et la physiologie des insectes, le réchauffement climatique pourrait être un facteur aggravant des pullulations en agissant sur le voltinisme ou la productivité des espèces. Cependant, il est établi que des températures trop élevées pourraient avoir un effet délétère sur ces espèces. La biologie générale d'*I. sexdentatus* est bien connue (Chararas, 1962), mais il n'existait pas de données précises concernant les exigences thermiques de cette espèce. Nous avons donc réalisé des élevages à différentes températures, correspondant aux températures mensuelles moyennes observées en Aquitaine pendant la période d'activité d'*I. sexdentatus*, plus une modalité additionnelle correspondant à la plus haute température testée (août) élevée de 2°C. Nos objectifs étaient de déterminer les besoins thermiques d'*I. sexdentatus* et d'estimer le nombre de générations possible par an dans le massif des landes de Gascogne. Nous voulions aussi estimer les effets de la température sur la productivité des femelles et la qualité de leur descendance.

Chapitre I.

Effets de la compétition intraspécifique sur la dynamique
des populations d'*Ips sexdentatus*

Article soumis à la revue Journal of Pest Science

Chapitre I.

Effets de la compétition intraspécifique sur la dynamique des populations d'*Ips. sexdentatus*

1 Présentation de l'étude

Contexte

Les scolytes capables de coloniser des arbres vivants durant des phases épidémiques utilisent une stratégie coopérative pour réussir leur installation. Des attaques en masse leur permettent de dépasser un seuil critique de densité d'attaques au-delà duquel les mécanismes de résistance de l'arbre sont inopérants (Safranyik et al., 1975 ; Berryman, 1976 ; Raffa et Berryman, 1983). Cette stratégie a une contrepartie : les hautes densités d'attaques peuvent induire une intense de compétition intraspécifique entre les descendants (Sallé et al., 2005 ; Sallé et Raffa, 2007). Certains scolytes peuvent limiter les effets de la compétition intraspécifique par l'émission de phéromones anti-agrégatives ou encore en réduisant l'oviposition des femelles dans les arbres densément attaqués (Lieutier, 2004; Nelson et Lewis, 2008).

La capacité d'un scolyte à se maintenir en phase épidémique, en colonisant des arbres vigoureux, dépend ainsi de trois paramètres : la valeur du seuil critique de densité d'attaque, de l'efficacité de ses mécanismes anti-agrégatifs et de sa sensibilité à la compétition intraspécifique. Afin de déterminer l'agressivité potentielle d'*I. sexdentatus*, nous avons cherché à quantifier ces trois paramètres.

Objectifs

- i) Déterminer les densités d'attaques et de colonisation durant une pullulation ;
- ii) Estimer la valeur du seuil critique de densité d'attaque ;
- iii) Estimer les effets de la compétition intraspécifique, aux densités observées en conditions naturelles, sur la productivité et la qualité des descendants.

Protocole expérimental

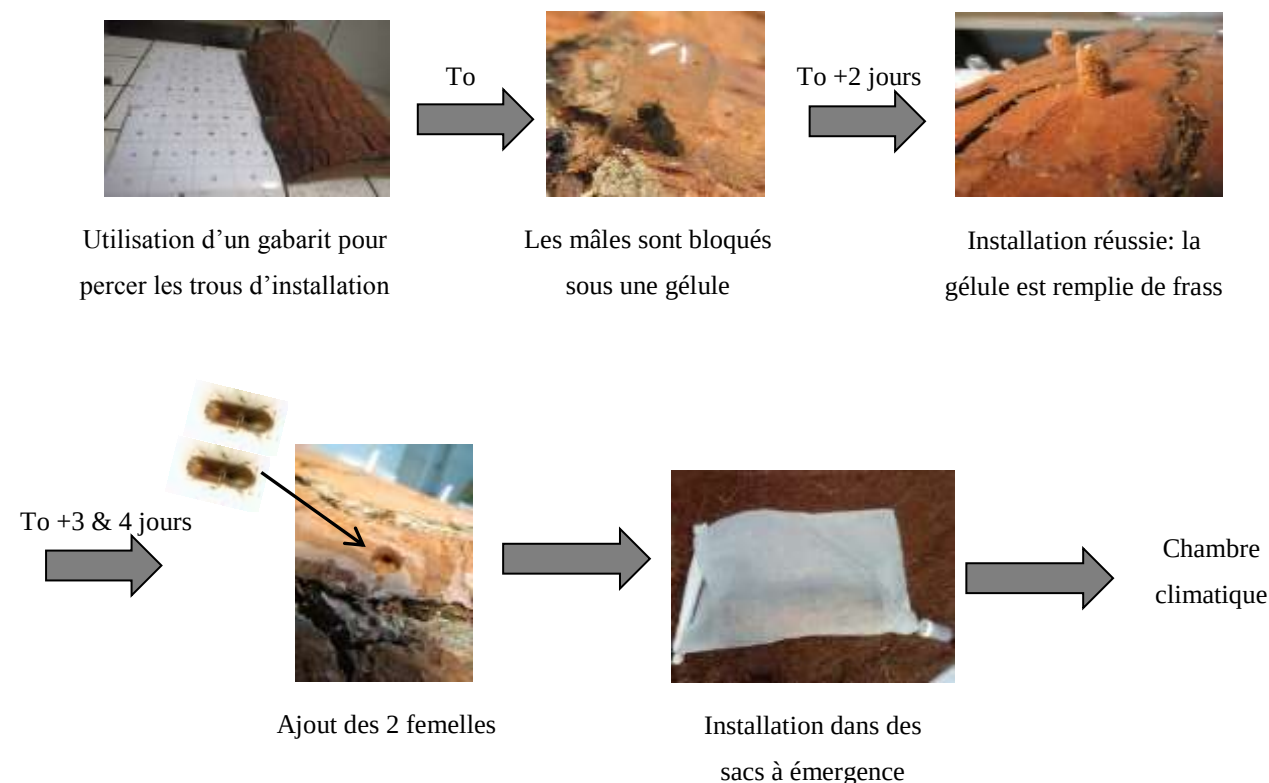
Nous avons, d'une part utilisé des données collectées sur le terrain afin d'étudier les densités d'attaque et de colonisation en conditions naturelles. D'autre part, nous avons étudié en laboratoire, les effets de la compétition intraspécifique sur la productivité et la fitness des descendants.

Expérience 1 : Estimation des densités d'attaque et du seuil critique en condition épidémique

Les données avaient été acquises lors d'une expérience de terrain menée en 2001, sur 9 peuplements de pins maritimes situés dans le massif Aquitain, à l'occasion de la pullulation d'*I. sexdentatus* déclenchée par la tempête Lothar (1999). Sur 10 à 30 arbres morts et vivants par site, les densités d'attaques (nombre de systèmes / m²), les densités de colonisation (nombre de galeries maternelles / m²) ont été mesurées. Des indices de vigueur (Waring) ont aussi été mesurés. Le seuil critique de densité d'attaques a été déterminé comme étant la densité pour laquelle 90% des arbres étaient morts.

Expérience 2 : Effets de la compétition intraspécifique

Cette expérience s'est déroulée en laboratoire en conditions contrôlées. Des élevages ont été réalisés en utilisant une gamme de 6 densités croissantes de colonisation correspondant à celles observées dans l'expérience (30, 60, 180, 300, 420 et 540 femelles / m²).

Méthode d'installation des scolytes

Le nombre total de descendants pour chaque rondin a été comptabilisé et la productivité a été calculée (nombre de descendants / femelle installée).

La fitness des descendants a été estimée par des mesures de teneur en lipides, poids sec, largeur du pronotum et de charge alaire (i.e. poids sec /surface élytrale).

Principaux résultats

La valeur moyenne du seuil critique de densité d'attaque observée (130 attaques / m²) était faible et proche de celle d'espèces agressives comme *I. typographus*. Les valeurs de seuil étaient variables selon les peuplements, fluctuant entre 50 et 170 attaques / m², et probablement affectées par la vigueur moyenne de ces peuplements. Néanmoins, pour chaque peuplement, les densités de colonisation étaient très supérieures aux valeurs du seuil critique, suggérant que la colonisation se poursuit un certain temps après la colonisation de l'arbre.

La productivité et la qualité des descendants ont été rapidement et fortement affectées par l'augmentation des densités de colonisation, indiquant une faible tolérance à la compétition

intraspécifique, et des effets délétères des densités de colonisation observées lors de pullulations. Ces résultats suggèrent qu'*I. sexdentatus* serait une espèce peu agressive et que la compétition intraspécifique jouerait un rôle primordial dans la résorption des pullulations.

Pyrrhic victory for bark beetles: successful standing tree colonization triggers strong intraspecific competition for offspring of *Ips sexdentatus*

Pineau X.^{1†}, Bourguignon M.¹, Jactel H.², Lieutier F.^{1*}, Sallé A.^{1*}

¹ Laboratoire de Biologie des Ligneux et des Grandes Cultures, INRA, Université d'Orléans, 45067, Orléans, France

² BIOGECO, INRA, Université de Bordeaux, 33610 Cestas, France

Abstract

Most bark beetles living on standing trees must overcome the natural resistance of their host to succeed in colonization. For this they perform mass attacks to reach a critical threshold of attack density (CTAD) above which host defences are exhausted. However, this strategy can result in an intense intraspecific competition during larval development. Consequently, the ability of a bark beetle species to sustain outbreaks on standing trees would be conditioned by three key factors: the value of CTAD; the ability of attacking beetles to stop accumulating after CTAD has been reached; and the ability of offspring to tolerate intraspecific competition. To test these hypotheses, we assessed attack and colonization densities of *Ips sexdentatus* during an outbreak, and estimated CTAD, in nine maritime pine stands. We also estimated the effect of intraspecific competition on the productivity and fitness of *I. sexdentatus* offspring, testing increasing rearing densities in the laboratory. The overall CTAD of *I. sexdentatus* on standing maritime pines was 130 attacks/m². CTAD varied among stands and ranged from 50 to 170 attacks/m², in relation with tree age and vigour. In several stands, attack densities raised much above local CTAD. *Ips sexdentatus* exhibited a low tolerance to intraspecific competition. The number of offspring per female and the fitness of emerging adults decreased exponentially with increasing rearing density. Excessive attack densities and negative feedback on offspring quantity and quality are likely to trigger rapid collapse of outbreaks. This supports the prediction that *I. sexdentatus* is an opportunistically aggressive species.

Keywords

Brood productivity; critical threshold of attack densities; fitness; *Pinus pinaster*.

Key message

- The ability to aggregate on trees while preventing deleterious effects of intraspecific competition conditions the sustainability of bark beetles' outbreaks.

- The attack density of *Ips sexdentatus* required to kill standing maritime pines was 130 attacks/m². Attack densities generally rose to higher values, with dramatic outcomes for the offspring.

- Excessive attack densities and negative feedback on offspring quantity and fitness are likely to trigger rapid collapse of outbreaks, supporting the prediction that *I. sexdentatus* is opportunistically aggressive.

Author contribution statement

AS, FL and HJ conceived and designed research. XP and MB conducted experiments. XP analyzed data. XP and AS wrote the manuscript. All authors read and approved the manuscript.

2 Introduction

Bark beetles are major pests of conifer forests worldwide, and some species may cause massive tree mortality over huge areas during outbreaks (Grégoire & Evans, 2004; Raffa & al., 2008; Kurz & al. 2008). For instance, millions of hectares of forests have been affected in North America and Europe during the last three decades (Grégoire & Evans, 2004; Seidl & al. 2011, Meddens & al., 2012).

The success of host colonization by bark beetles requires overwhelming the resistance of host trees, which is generally achieved through an exhaustion of their defences. Each individual attack induces a reaction zone in the phloem, characterized by an accumulation of defensive compounds (like terpenes or phenol) representing a significant energy expense for the tree. In most bark beetle species, the emission of aggregation pheromones enables developing a cooperative strategy leading to mass attack (Lieutier, 2004; Nelson & Lewis, 2008). The multiplication of attacks on the same host makes it possible to reach a critical threshold of attack density (CTAD) above which, due to the exhaustion of energy reserves, the host tree is not anymore able to display new reaction zones and to continue metabolites accumulation (Lieutier, 2004). Once this threshold is exceeded, beetles can establish on the host tree. They lay eggs in maternal galleries bored into the phloem, where the larval development occur (Lieutier, 2004). Infested trees are usually doomed to die. Although the concept of CTAD is widely accepted, empirical evidence has been obtained in only few bark beetles – conifers systems (Raffa & Berryman, 1983; Mulock & Christiansen 1986; Langström & al., 1992; Guérard & al., 2000; Lieutier & al., 2003).

The main drawback of this cooperative strategy is the intense intraspecific competition among offspring that may result from high attack densities (Thalenhorst 1958; Lawson & al., 1995; Raffa, 2001; Sallé & al., 2005; Sallé & Raffa, 2007). Some species have developed strategies to prevent accumulation of larvae within the same host tree, like the emission of anti-aggregative compounds and/or density-dependent oviposition behaviour (Jactel & Lieutier, 1987; Byers, 2004). Nonetheless, in

several bark beetle species, intraspecific competition has been reported to compromise the survival of larvae and negatively affect population growth rate (Thalenhorst, 1958; Lawson & al., 1995; Raffa, 2001; Sallé & al., 2005; Sallé & Raffa, 2007). In addition, beetles that have experienced intraspecific competition during their larval development frequently exhibit reduced size and lipid content, which may in turn affect their dispersal, host colonization success and fecundity (Sauvard, 2004; Sallé & al., 2005; Sallé & Raffa, 2007).

Several insect- or tree-related factors may modulate CTAD. Sharp variations exist among bark beetle species attacking the same host tree (Guérard & al., 2000), and the association with phytopathogenic fungi, which stimulates secondary metabolites accumulation at attack sites, may reduce CTAD, i.e. lower the number of attacks required for successful beetle establishment (Lieutier & al., 2009). Inter- and intraspecific variability of CTAD has also been demonstrated among several conifers species and provenances (Lieutier, 2004). Moreover, CTAD is usually higher in more vigorous trees (Waring & Pitman, 1985; Mulock & Christiansen, 1986; Lieutier, 2004). Hence, bark beetles preferentially colonize weakened trees when their population levels are low. For example, windthrow events or severe droughts can lower CTAD of trees, thereby creating opportunities for host colonization and leading to massive increase of population levels (Berryman, 1982; Jactel & al. 2012; Weed & al., 2015). Once weakened host trees have been colonized, beetles can build up their populations and gradually switch to more vigorous trees (Boone & al., 2011; Weed & al., 2015). Their offspring are consequently exposed to increasingly crowded environments, and the deleterious effects of intraspecific competition may ultimately outweigh the advantages of cooperation, thus exerting a negative feedback on their population dynamics (Weed & al., 2015). The ability to tolerate high breeding densities is therefore a key factor conditioning the aggressiveness of bark beetles species, i.e. their capacity to colonize standing vigorous trees and sustain persistent outbreaks (Weed & al., 2015). Two outbreak patterns can be distinguished depending on life history strategies and aggressiveness of bark beetle species. In opportunistically aggressive species, populations may dramatically increase in

size following extreme climatic events or inappropriate silvicultural practices (Weed & al., 2015). However, once the perturbation is removed, density-dependent processes exert a strong feedback on beetles population and outbreaks collapse quickly (i.e. two to three years for *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins or *Ips confusus* (LeConte)) (Powers & al., 1999; Weed & al., 2015). In aggressive species, outbreaks are triggered by similar stochastic events, but favourable resource or climatic conditions can allow populations to maintain at a high abundance steady state (Weed & al., 2015). Consequently outbreaks can persist for longer periods (i.e. five to ten years or even more for *Ips typographus* L. or *Dendroctonus ponderosae* Hopkins) (Christiansen & Bakke, 1988; Raffa & al., 2008; Kleinman & al., 2012). Consequently, determining (i) CTAD and (ii) the ability to tolerate breeding densities above this threshold is of prime importance for pest management purposes, particularly when the objective is to evaluate the likelihood of outbreak persistence and propagation to vigorous trees. This is especially relevant in a context of global warming that could shorten bark beetles life cycles, and increase their productivity and voltinism (McKee & Aukema, 2015; Pineau & al., 2016).

Ips sexdentatus is a secondary pest of pines in Europe. It can cause severe damage to pine stands during outbreaks, generally triggered by windstorms. For example, in the Aquitaine region (South Western France), after the devastating Klaus hurricane in 2009, *I. sexdentatus* populations killed 4 million m³ of pines, in addition to the 43 million m³ of storm-felled trees (Gardiner & al., 2010). Outbreaks of this bark beetle are usually short, lasting 2 to 3 years, suggesting that it could be considered an opportunistically aggressive species (Nageleisen, 2006). However, climate change will likely increase its productivity, which might in turn increase its aggressiveness (Pineau & al., 2016).

The aim of this study was thus to determine if *I. sexdentatus* can be categorized as an opportunistically aggressive species, by investigating how it is affected by host resistance level, in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) forests of South-Western France (Aquitaine Region). The objectives were to (i) assess attack densities on standing trees during the course of an outbreak, (ii)

estimate CTAD and its variability among maritime pine stands, and (iii) evaluate how attack densities encountered in field conditions can affect offspring productivity and quality through intraspecific competition.

3 Materials and methods

3.1 Attack densities, colonization densities, and tree vigour during an outbreak

The field survey was conducted in August and September 2001. To assess how stand conditions could affect attack densities, colonization densities and CTAD, the survey was performed in nine pure stands of maritime pine, located in four forests of Aquitaine, South-Western France (Table 1). Due to the massive amount of wind-thrown trees caused by the hurricane Lothar in 1999, *I. sexdentatus* outbreaks were observed in pine stands throughout Aquitaine from 2000 to 2003. In each of the four forests, two to three pure stands, separated by at least 6 km from each other, were sampled. All sampled stands were located within recent infestation foci. Ten to 31 trees were felled in each sampled stand. Half of them were beetle-killed trees, the other half being attacked but surviving trees, often located at the border of infestation foci. Tree status, i.e. dead or alive, was estimated according to foliage discolouration. Pines with yellow or orange needles were considered dead while green foliage indicated healthy trees.

On each felled tree, two 50 cm long logs were cut, one close to the base of the trunk (1.54 ± 0.08 m above the ground level), and the other at the top of the trunk (5.17 ± 0.24 m above the ground level). On each log, mating chambers, fertile and sterile maternal galleries (i.e. with or without egg niches, respectively) were counted, and total bark surface area was measured. Data from the two logs were summed to provide one value per tree. Two mm thick sections were taken from each end of both logs.

Two tree-related parameters were recorded, namely the age and vigour indexes. Tree age was estimated by counting annual rings on bottom log sections. Total sapwood area minus heartwood area was calculated for each section and then averaged for each tree giving an estimate of transversal area of functional sapwood. Tree vigour was estimated by calculating three ratios: the area (mm²) of radial increment during the previous year, previous two years, and previous five years for each section, and then averaged for each tree, each divided by the functional sapwood area (respectively W1, W2 and W5) (Waring & Pitman, 1985; Christiansen & al. 1987; Ferrell & al., 1994). To quantify the environmental variability among sampled stands, we used the mean age and mean vigour indexes of trees.

3.2 Effects of intraspecific competition on offspring number and fitness

3.2.1 Beetles collection

In summer 2014, during the bark beetle outbreak that followed the Klaus hurricane, *I. sexdentatus* adults were collected in Aquitaine (Lanton, 44°44'42.7''N; 0°57'25.1''W), on maritime pine trap logs baited with pheromone dispensers (IPSPROTECT[®], SEDQ, a blend of ipsdienol and (S)-(+)-cis-verbenol). These beetles were used to infest maritime pine logs at a low density level (30 females/m²) during two generations, under controlled conditions (25°C ± 1°C and L12:D12 photoperiod). This breeding density was selected among the lowest attack densities observed under natural conditions (Jactel and Lieutier, 1987), in order to avoid intraspecific competition during larval development in rearing logs. The offspring were used as parent beetles in further rearing experiment.

3.2.2 Experimental design and rearing conditions

The rearing experiment was carried out on logs (50 cm long, 18.9 ± 0.9 cm diameter) collected from two maritime pines felled in March 2015 in the forest of Orléans. Each log was cut lengthwise into two half logs (hereafter named "logs"). Bark thickness, bark area and phloem thickness were

recorded and every cut face was sealed with paraffin wax to avoid excessive desiccation. The logs were then stored at 3°C during one month until the beginning of the experiment.

Six rearing densities were compared, namely 30, 60, 180, 300, 420 and 540 females / m². These rearing densities covered the range of colonization densities observed under field conditions during outbreaks (see results). Eight logs were allocated to the lowest rearing density (30 females/m²), six to the next rearing density (60 females/m²) and five to the other densities. We increased the number of replicates for low densities to partially compensate for unequal number of adults per rearing density. Depending on targeted rearing density, logs were drilled through the bark with 15, 30, 90, 150, 210 and 270 holes/m². Adult beetles were settled on each log according to the natural host colonization process. A male was introduced into a hole immediately after drilling it, and the entrance was covered with a gelatin capsule to prevent the beetle from escaping. Once the mating chamber had been excavated, as revealed by the presence of frass (24 to 48 h after male introduction), one female was introduced, followed 24 h later by a second one, so as to obtain the rearing density. *Ips sexdentatus* is polygamous with frequently two females per male (Chararas, 1962). Dead or lost insects were replaced every day during one week following male settlement. The actual colonization densities were estimated using the number of females that successfully entered into rearing logs. After the introduction of the last female, each log was placed into a separate mesh bag equipped with a collector, and then in a climatic chamber. The rearing was performed at 25°C ± 1°C with a L12:D12 photoperiod. The collectors were inspected every day for emergence of parent and offspring beetles.

3.2.3 Beetles variables

The dates of beginning and end of offspring emergence were recorded for each log, as well as the number of offspring collected every day. Emerging beetles were sexed on the basis of the stridulation produced only by females. Re-emerging parents were distinguished from their offspring

based on their body color (light brown for callow beetles, dark brown for mature ones). Beetles were then stored at -20°C. One week after the last beetle had emerged, the log was debarked and the number of larvae and live beetles were recorded. The mesh bag was also inspected, and dead beetles were collected and sexed according to the spines of the elytral declivity. Because maturing callow adults generally destroyed the inner bark tissues, especially at high rearing densities, it was not possible to count larval galleries.

Individual offspring fitness was estimated on subsamples of freeze-killed beetles by measuring pronotal width, dry weight, wingload and lipid content. Sample size (number of beetles sampled per day of emergence and per log) was adjusted to get a balanced sampling effort across the different rearing densities. The pronotal width and the elytra width and length were measured using a binocular microscope. The lipid content was quantified according to the protocol of David & al. (1975). The insects were dried at 60°C during 24 h and weighted (DW_1). Lipids were extracted from dried insects by putting them twice into a 1 ml diethyl ether bath during 24 h, at 40°C. The insects were dried again at 60°C during 24 h and weighted (DW_2). The lipid content (LC) in % was calculated according to the following equation.

$$LC = \left(\frac{DW_1 - DW_2}{DW_1} \right) \times 100$$

The wingload (mg. mm⁻²) was calculated as the ratio obtained by dividing dry body weight by elytra area (length x width), which we considered a proxy of wing area. A preliminary study confirmed that elytrum and wing areas were significantly correlated ($R^2 = 0.79$, $p < 0.0001$, $n = 40$) (Pineau, unpub. data).

3.3 Data analysis

3.3.1 Evaluation of attack densities, colonization densities and CTAD

The attack density (mating chambers/m²), colonization density (maternal galleries/m²) and sex

ratio (number of mating chambers/number of maternal galleries connected to a mating chamber) were calculated for each cut tree in the nine sampled stands. To assess the variability of attack and colonization densities, sex ratio and vigour indexes among stands, i.e. whether stand conditions could significantly affect these parameters, we tested the stand effect on these variables. As they did not follow a normal distribution, the effect of stand was assessed with a Kruskal-Wallis test.

The CTAD can only be assessed at the stand level, using a set of killed and surviving trees. We estimated CTAD for each stand, and also for the complete set of stands monitored in our survey, hereafter referred as the local and overall CTAD, respectively. To estimate CTAD, and its variability among stands, we modeled the probability of a tree being killed in relation with attack density. For each stand, we discretized the attack densities and partitioned them into 12 equal intervals of 30 mating chambers per m². The proportion of dead trees was then calculated for each interval of attack density. We used a generalized linear model with Binomial family to model the effects of attack density and stand on the proportion of dead trees per level of attack density. This model enabled estimating CTAD, which corresponded to model prediction for which 90% of the trees were killed (Guérard & al., 2000). The relationships among attack densities, colonization densities and vigour indexes estimated on trees were assessed using Pearson's or Spearman's correlation tests. Likewise, the relationships among mean stand age, attack densities, colonization densities, vigour indexes per stand and local CTAD were assessed using Pearson's or Spearman's correlation tests.

3.3.2 Effects of rearing conditions on emergence patterns, productivity and fitness

In the rearing experiment, the effect of rearing density and phloem volume (phloem thickness × bark area) on re-emergence of parents and emergence of offspring were modeled with linear models (Pinheiro & Bates, 2000) with a 1/sqrt(x) effect to fit the data to the model.

To model the productivity (i.e total number of offspring per settled female), we used a generalized linear model with quasi Poisson family adjusted for over dispersed count data. The

explanatory variables were the rearing density and volume of phloem. The productivity model enabled estimating the rearing density value at which 1.5 offspring was produced per female which, in systems with one male and two females, corresponds to a null population growth. We also used the model to estimate the productivity at average field colonization densities and at values corresponding to overall CTAD.

The mean of the four estimators of fitness: pronotal width, dry weight, lipid content, and wingload, were calculated for each rearing log. The estimators were modeled with linear models using rearing density, volume of phloem available for each log, and offspring sex as explanatory variables (Pinheiro & Bates, 2000). In order to fit our model with the data we added a $1/\sqrt{x}$ effect.

The sex-ratio was modeled as the probability of being male and we used a generalized linear model with quasi Binomial family for overdispersed data.

All data analyses were performed with the *R* software (R Development Core Team 2005).

4 Results

4.1 Attack densities, colonization densities, and CTAD in the field

In the pool of nine stands, attack densities recorded on surviving trees ranged from 0 to 160 mating chambers/m² with a median value of 14 mating chambers/m² (Fig. 1A). Among the 67 living trees 14 had no attack. Attack densities on killed trees ranged from 75 to 343 mating chambers/m², with a median value of 177 mating chambers/m². Slightly more than the quarter of observations (25.7%) fell into the modal class of attack densities ranging from 180 to 210 mating chambers/m². Only 22% of the trees exhibited higher attack densities (Fig. 1A). The colonization densities in killed trees ranged from 227 to 1156 maternal galleries/m² (Fig. 1B). The median value of colonization density was 0 and 523 maternal galleries/m² in living and killed trees, respectively. While only 4.5% of the galleries had no egg niches in killed trees, this proportion raised to 68% in living trees. No

offspring was produced in living trees. Colonization density correlated positively with attack density ($r = 0.83$, $P < 0.0001$, $n = 97$). The sex ratio in killed trees was 0.383 ± 0.008 , i.e. approximately 2.6 females per male. This ratio did not vary significantly among stands ($H_{8,87} = 8.21$, $P = 0.41$).

The attack and colonization densities on killed trees varied significantly among stands ($H_{8,87} = 32$, $P < 0.0001$; $H_{8,87} = 34.57$, $P < 0.0001$ for attack and colonization densities, respectively). The average attack densities ranged from 132 ± 8 mating chambers/m² in stand C1 to 218 ± 19 mating chambers /m² in stands L2 (Fig. 2). The average colonization densities ranged from 438 ± 45 maternal galleries/m² in stand MO2 to 717 ± 38 maternal galleries/m² in stand L2.

The proportion of killed trees significantly increased with mean attack density ($P < 0.0001$, Mc Fadden's Pseudo- $R^2 = 0.92$) (Fig. 3). The overall CTAD, estimated with the whole dataset, was 132 ± 5 mating chambers/m² (Fig. 3). Local CTAD varied among the nine sampled stands, even within a same forest, ranging from 52.7 ± 0.2 in stand MO1 to 168 ± 8 mating chambers/m² in stand S1 (Fig. 2& 4). Mean attack and colonization densities per stand were independent of local CTAD ($\rho = 0.62$, $P = 0.086$; $\rho = 0.30$, $P = 0.39$, respectively).

The vigour indexes W1, W2, W5 were highly significantly cross-correlated, with correlation coefficients ranging from 0.83 to 0.97 ($P < 0.0001$ in all cases). Consequently we used only one of these parameters in further analyses. W5 was chosen because it was the most integrative and the index providing the most significant correlations and effects. W5 significantly varied among stands ($H_{8,181} = 143$, $P < 0.0001$), and was negatively correlated with tree age ($\rho = -0.93$, $P < 0.0001$, $n = 97$). Mean attack densities and mean colonization densities per stand were not significantly correlated with mean W5 ($r = 0.58$, $P = 0.10$, $n = 9$; $r = 0.49$, $P = 0.17$, $n = 9$ for attack and colonization densities respectively) (Fig. 2). Attack density on killed trees slightly increased with W5 ($\rho = 0.25$, $P = 0.014$, $n = 97$) but there was no relationship between colonization densities and W5 ($r = 0.11$; $P = 0.29$, $n = 97$). By contrast local CTAD significantly increased with mean W5 ($\rho = 0.93$, $P = 0.0008$) (Fig. 2).

4.2 Effects of intraspecific competition on emergence patterns, beetles productivity and offspring fitness

A total of 1394 re-emerging parents were collected out of the 1932 installed insects. Re-emergence time of parents and emergence time of offspring were significantly affected by rearing density and phloem volume (table 2). Both re-emergence and emergence time were significantly reduced when rearing density increased.

A total of 2983 beetles emerged from the rearing logs. The sex ratio was equal to 0.49 ± 0.02 and it was affected neither by the rearing density nor by the phloem volume (table 3). Productivity varied from 0.9 to 58.25 offspring per female (Fig. 5). It was significantly affected by both the rearing density and the volume of phloem (table 3). The model predicted an exponential decrease of offspring number from 22.8 ± 0.9 to 0.1 ± 0.4 with increasing rearing density from 30 to 540 females / m². The model estimated that productivity would equal 1.5 (no population growth) for a density of 358 parent females per m². For a colonization density of 520 females/m², which is the median colonization density observed in killed trees in the field (cf. results, section 1), only 0.3 offspring/female would be produced. For a colonization density of 340 females/m² (corresponding to the mean observed CTAD of 130 attacks/m² in the field and considering a sex ratio of 2.6 females per male), 1.7 offspring/female would be produced.

A sub-sample of 1 192 insects, randomly taken among offspring from different rearing densities, was used to estimate fitness parameters of offspring. Values of all fitness parameters decreased exponentially with increasing rearing density (Fig. 6). The decrease was very sharp until rearing densities of 150 – 200 females/m², then leveled out for higher densities. The average pronotal width per log varied from 2.38 ± 0.02 mm /m² to 2.0 ± 0.3 mm. The pronotal width was significantly affected by rearing density, phloem volume and sex, but there was no interaction among these variables (table 4, Fig. 6A). The average dry weight per log ranged from 8.2 ± 0.3 mg for 22 females/m² (i.e. one of the realized colonization density at the lowest rearing density) to 2.6 ± 0.2 mg

for 270 females/m². As for the pronotal width, our results indicated that offspring dry weight was significantly affected by rearing density, phloem volume and sex without any interaction effects (table 4, Fig. 6B). The average wingload ranged from 0.93 mg/mm² to 0.52 mg/mm² (Fig. 6C). The model showed a significant effect of the rearing density on that parameter, but no significant effect of either sex or phloem volume (table 4). The average lipid content per log decreased from $16 \pm 2\%$ to $3.2 \pm 0.4\%$ (Fig. 6D). The model indicated significant effects of rearing density and phloem volume, with a significant negative interaction between these explicative variables (table 4). The effect of phloem volume on the lipid content decreased when rearing density increased.

5 Discussion

Overcoming a critical threshold of attack density (CTAD) is required for *I. sexdentatus* to successfully establish on living trees, as for other aggressive and opportunistically aggressive bark beetle species. The CTAD of *I. sexdentatus* ranged approximately from 50 to 170 attacks/m², and was estimated at 130 attacks/m² when the whole dataset was used. This is relatively low compared to other bark beetle species attacking living pines, like *Ips acuminatus* Gyll. and *Tomicus piniperda* L. on *Pinus sylvestris* L. (850 attacks/m² and 400 attacks/m², respectively) (Langström & al., 1992; Guérard & al., 2000). However, it is equivalent to that reported for aggressive bark beetle species like *I. typographus* on *Picea abies* (L. Karst) (120-200 attacks/m²), *D. ponderosae* on *Pinus ponderosa* Lawson & C. Lawson (approx. 40 attacks/m²) and *Tomicus yunnanensis* Kirkendall & Faccoli on *Pinus yunnanensis* Franch. (approx. 80 attacks/m²) (Raffa & Berryman, 1983; Christiansen, 1985; Lieutier & al., 2003). Nonetheless, these variations among bark beetle – conifer systems depend on several tree-related and beetle-related factors like the host-tree species, its physiological status, the life-history traits of the beetle species, and the composition of their associated microbial community (Lieutier, 2004). Consequently it is difficult to interpret the variations among systems and to relate simply the CTAD to the aggressiveness of a given bark beetle species.

The CTAD of *I. sexdentatus* exhibited large variations among stands, from 50 to 170 attacks/m². Several stand-related factors can modulate the threshold level, including the genetic composition of the stand, the age of trees, and any site or silvicultural practice that may affect tree vigour (Lieutier, 2004). In our study, the local CTAD of *I. sexdentatus* was positively and strongly correlated with the average stand vigour indexes. A similar relationship between the CTAD and vigour indexes has been observed in other bark beetle – conifer systems, but among trees within a same stand, i.e. at a lower spatial scale (Waring & Pitman, 1985; Mulock & Christiansen, 1986). However, tree age was also strongly but negatively correlated with vigour indexes (i.e. older stands had less vigorous trees). As a consequence, it was not possible to disentangle an age effect from a tree vigour effect in our field experiment. Therefore the vigour indexes can just be interpreted as proxies of stand characteristics. Nonetheless, this result emphasizes the crucial role of stand characteristics, and thus management practices, on bark beetles population dynamics. This is particularly relevant in our study since the beetle density necessary to overcome tree resistance varied from simple to more than double among the investigated pine stands.

Although the CTAD of *I. sexdentatus* was relatively low in some stands, the average attack density on killed trees was sometimes much higher, especially in stands where CTAD was low. In these stands, more than twice as many beetles required for successful colonization actually aggregated on trees. The average attack density was rather homogenous among stands and frequently fell within the interval of 150-210 mating chambers/m². Few trees supported higher attack densities, suggesting that spacing mechanisms may set an upper limit for colonization densities as reported for *I. typographus* (Byers, 1984). However, this upper limit was rather related to the beetle population level than to the resistance level of the trees. Indeed, the attack density at the stand level was not correlated with local CTAD nor with stand vigour. However it significantly increased with individual tree vigour. This suggests that colonization density mainly depend on individual tree resistance.

This discrepancy between CTAD and actual attack densities observed under field conditions

has also been reported for other bark beetle species during outbreaks (Waring & Pitman, 1985; Mulock & Christiansen). The high attack densities encountered during outbreaks imply a high emission of aggregation pheromones. The strong attraction exerted might then outweighs the regulatory mechanisms used by bark beetles to prevent accumulation of larvae within the same host tree, like anti-aggregative compounds and density-dependent oviposition behaviour (Jactel & Lieutier, 1987; Byers, 2004). For the aggressive *D. ponderosae* however, the attack densities recorded in the field (approx. 65-88 attacks/m²) were close to the CTAD on *P. ponderosa* (approx. 40 attacks/m²) (Berryman & al., 1985 and references therein). This highlights that regulatory mechanisms efficiently prevented dramatic accumulations above the CTAD for this species, while our results suggest that these mechanisms were not sufficient to prevent the deleterious effects of intraspecific competition in the case of *I. sexdentatus*.

The increase in rearing density dramatically reduced the number of offspring per female. This might result from a reduced oviposition as rearing density increased, as previously reported by Jactel and Lieutier (1987). This is supported by the earlier re-emergence of parents from rearing logs when the breeding densities increased. In addition, an increased larval mortality due to intraspecific competition can also have affected the productivity. The decrease in fitness parameters, i.e. the size, dry weight, wingload and lipid content of offspring supports the hypothesis that, even at low rearing densities, the larvae of *I. sexdentatus* experience an intense intraspecific competition. As a comparison, for 300 maternal galleries/m², 2.4 offspring/female were produced for *I. sexdentatus*, according to our model (Fig. 4), while 5 to 7 offspring/female would be expected for *I. typographus* (Anderbrant & al., 1985; Sallé & al., 2005). This could be related to the large body size of *I. sexdentatus* (5.5 - 8.2 mm long vs. 4 - 5.5 mm long for *I. typographus*), and to the particularly long maternal galleries it bores into the inner bark of its host trees (up to 50 cm long vs. 10 cm for *I. typographus*) (Chararas, 1962). Variations in resource availability and quality between maritime pine and Norway spruce might also explain these differences in productivity at the same breeding density. Still, this suggests that *I.*

sexdentatus has a lower ability to tolerate increasing colonization densities than *I. typographus*.

In response to increasing rearing densities, exponential declines in qualitative and quantitative population parameters are frequently observed for beetles developing in dead hosts or logs, where only intraspecific and interspecific competition occur (Raffa, 2001). For beetles colonizing living and vigorous trees, an increase in breeding density could enhance the productivity thanks to an Allee effect at low densities. However, beyond an optimal breeding density, an increase in breeding density results in similar detrimental effects as in dead hosts (Raffa, 2001). Interestingly, for *D. ponderosae* the optimal attack density (60-90 attacks/m² (Raffa & Berryman, 1983; Berryman & al., 1985)) matches the attack densities observed on pines in the wild (65-88 attacks/m², Berryman & al., 1985 and references therein). By contrast in *I. sexdentatus*, at colonization densities close to what is generally observed on killed trees (approx. 520 maternal galleries/m²), only 0.3 offspring would be produced per female and consequently the population growth rate would be negative (less than the 1.5 offspring/female needed to reach a positive growth rate). In addition, at these breeding densities, all offspring fitness parameters were already at their lowest level, suggesting that the beetles had a low dispersal capacity and reduced chances of colonizing novel hosts (Jactel, 1993; Evenden & al., 2014). Even if attack densities had remained close to the overall CTAD, the resulting colonization density (approx. 340 maternal galleries/m²) would have just resulted in the production of 1.7 offspring per female, i.e. a production very close to a zero population growth. These results emphasize that colonizing standing, vigorous trees dramatically affects the population dynamics of *I. sexdentatus*. Its outbreaks should thus be driven to rapid extinction because of a strong bottom-up regulation of beetle populations. This supports the prediction that *I. sexdentatus* is an opportunistically aggressive species.

A laboratory study of intraspecific competition probably cannot perfectly mimic the natural colonization process and larval development within standing trees. The quality of the breeding substrate might differ, and the laboratory study neglects the effects of predation, parasitism and interspecific competition. Unfortunately, field estimation of *I. sexdentatus* productivity was not

possible because callow adults erase the traces of larval galleries during maturation feeding, and emergences holes are probably used by several insects when the breeding density is high (Schlyter & al., 1984). Nonetheless previous studies comparing field and laboratory results concluded that both approaches provided congruent results regarding offspring productivity and quality (Jactel & Lieutier, 1987; Sallé et al., 2005). In addition, the number of offspring per female at the lowest rearing densities of our experiment was similar to the number of larvae per female reported in previous field and laboratory experiments (Jactel et Lieutier, 1987).

Climate change, through global warming, will likely increase the development rate and number of generations of *I. sexdentatus* (Pineau et al., 2016). Since climate change is also predicted to increase the frequency, duration and severity of droughts in Europe, it might also indirectly trigger more frequent outbreaks of *I. sexdentatus* by lowering the resistance level, and consequently the CTAD of pine stands (Beniston et al., 2007; IPCC, 2013). As *I. sexdentatus* seems to be an opportunistically aggressive species, host resistance will likely continue to exert a strong bottom-up effect and prevent outbreak persistence under warmer conditions. Nevertheless, even though outbreaks will not last longer, their higher recurrence might overall result in more damage to forest ecosystems.

To conclude, our results demonstrate that there is a critical threshold of attack density required for successful colonization of standing maritime pines by *I. sexdentatus*, the value of which is quite low and similar to what has been reported for several aggressive bark beetles. Nonetheless, the attack densities observed in several infested stands were well above the CTAD, suggesting that mechanisms preventing dramatic accumulation of conspecifics within the same host would be ineffective. In addition, this bark beetle species apparently exhibits a limited tolerance to intraspecific competition. Both phenomena would dramatically affect the population dynamics of this insect and lead to a rapid collapse of outbreaks the beetles colonize standing trees. This supports the prediction that this bark beetle is an opportunistically aggressive species.

Acknowledgements

This work is part of the PhD thesis of X. Pineau. It was supported by grants from the French Ministry of Agriculture. We thank Lorianne Connan and Jacques Garcia for their technical assistance, and Vincent Segura (INRA Orléans) for his help with statistical models. We are also grateful to the National Forestry Office (Office National des Forêts) and the Forest Health Service (Département de la Santé des Forêts), especially Mr. Alvère and Mr. Millouet, for their field assistance.

6 References

Anderbrant, O., Schlyter, F., Birgersson, G. 1985. Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* 45, 89-98.

Beniston, M., Stephenson, D.B., Christensen, O.B., Ferro, C.A.T., Frei, C., Goyette, S., Halsnaes, K., Holt, T., Jylhä, K., Koffi, B., Palutikof, J., Schöll, R., Semmler, T., Woth, K., 2007. Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Clim. Change* 81, 71–95.

Berryman, A.A., Dennis, B., Raffa, K.F., Stenseth, N.C. 1985. Evolution of optimal group attack, with particular reference to bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Ecol.*, 66, 898-903.

Berryman, A.A. 1982. Mountain pine beetle outbreaks in Rocky Mountain lodgepole pine forests. *J. For.* 80, 410-419.

Boone, C.K., Aukema, B.H., Bohlmann, J., Carroll, A.L., Raffa, K.F. 2011. Efficacy of tree defense physiology varies with bark beetle population density: a basis for positive feedback in eruptive species. *Can. J. For. Res.* 41, 1174-1188.

Byers, J.A. 1984. Nearest neighbor analysis and simulation of distribution patterns indicates an attack spacing mechanism in the bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Environ. Entomol.* 13, 1191-1200.

Byers, J.A. 2004. Chemical ecology of bark beetles in a complex olfactory landscape, in: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. Springer Netherlands, pp. 89–134.

Chararas, C., 1962. *Scolytides des conifères*, Paris, Lechevalier. ed.

Christiansen, E., Bakke, A. 1988. The spruce bark beetle of Eurasia, in: Berryman, A.A. (Ed.), *Dynamics of Forest Insect Populations*. Springer US, pp. 479-503.

Christiansen, E., Waring, R.H., Berryman, A.A. 1987. Resistance of conifers to bark beetle attack: searching for general relationships. *For. Ecol. Manage.* 22, 89-106.

Christiansen, E. 1985. *Ips/Ceratocystis*-infection of Norway spruce: what is a deadly dosage? *Z. Ang. Entomol.* 99, 6-11.

David, J., Cohet, Y., Fouillet, P., 1975. Physiologie de l'inanition et utilisation des réserves chez les adultes de *Drosophila melanogaster*. *Arch. Zool. Exp. Gen.* 116, 579-590.

Evenden, M.L., Whitehouse, C.M., Sykes, J., 2014. Factors influencing flight capacity of the mountain pine beetle (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Environ. Entomol.* 43, 187–196.

Ferrell, G.T., Otrosina, W.J., Demars Jr.C.J. 1994. Predicting susceptibility of white fir during a drought-associated outbreak of the fir engraver, *Scolytus ventralis*, in California. *Can. J. For. Res.* 24, 302-305.

Gardiner, B., Blennow, K., Carnus, J.-M., Fleischer, P., Ingemarson, F., Landmann, G., Lindner, M., Marzano, M., Nicoll, B., Orazio, C., 2010. Destructive storms in European forests: past and forthcoming impacts. Final report to European Commission-DG Environment. European Forest Institute.

Grégoire, J.-C., Evans, H.F. 2004. Damage and control of BAWBILT organisms: an overview, in: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. Springer Netherlands, pp. 19-37.

Guérard, N., Dreyer, E., Lieutier, F. 2000. Interactions between Scots pine, *Ips acuminatus* (Gyll.) and *Ophiostoma brunneo-ciliatum* (Math.): estimation of the critical thresholds of attack and inoculation densities and effects on hydraulic properties in the stem. Ann. For. Sci. 57, 681-690.

IPCC, 2013: Summary for Policymakers. In: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (Eds). Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.

Jactel, H., Lieutier, F., 1987. Effects of attack density on fecundity of the scots pine beetle *Ips sexdentatus* Boern (Col.; Scolytidae). J. Appl. Entomol. 104, 190-204.

Jactel, H., 1993. Individual variability of the flight potential of *Ips sexdentatus* Boern. (Coleoptera: Scolytidae) in relation to day of emergence, sex, size, and lipid content. Can. Entomol. 125, 919–930.

Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M. L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., Koricheva, J. 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. Glob. Change Biol. 18: 267-276.

Kleinman, S.J., DeGomez, T.E., Snider, G.B., Williams, K.E. 2012. Large-scale pinyon ips (*Ips confusus*) outbreak in southwestern United States tied with elevation and land cover. J. For., 110, 194-200.

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: 987-990.

Långström, B., Hellqvist, C., Ericsson, A., Gref, R. 1992. Induced defence reaction in Scots pine following stem attacks by *Tomicus piniperda*. Ecography, 15, 318-327.

Lawson, S.A., Furuta, K., Katagiri, K. 1995. Effect of tree host and beetle density on reproduction and survival of *Ips typographus japonicus* Nijima (Col., Scolytidae) in Hokkaido, Japan. J. Appl. Entomol. 119, 383-390.

Lieutier, F., Ye, H., Yart, A. 2003. Shoot damage by *Tomicus* sp.(Coleoptera: Scolytidae) and effect on *Pinus yunnanensis* resistance to subsequent reproductive attacks in the stem. Agric. For. Entomol. 5, 227-233.

Lieutier, F., 2004. Host resistance to bark beetles and its variations, in: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis. Springer Netherlands, pp. 135–180.

Lieutier, F., Yart, A., Sallé, A., 2009. Stimulation of tree defenses by Ophiostomatoid fungi can explain attack success of bark beetles on conifers. Ann. For. Sci. 66, 1-22.

McKee, F.R., Aukema, B.H., 2015. Influence of temperature on the reproductive success, brood development and brood fitness of the eastern larch beetle *Dendroctonus simplex* LeConte. Agric. For. Entomol. 17, 102–112.

Meddens, A.J., Hicke, J.A., Ferguson, C.A. 2012. Spatiotemporal patterns of observed bark beetle-caused tree mortality in British Columbia and the western United States. Ecol. Appl., 22, 1876-1891.

Mulock, P., et Christiansen, E. 1986. The threshold of successful attack by *Ips typographus* on *Picea abies*: a field experiment. For. Ecol. Manage. 14, 125-132.

Nageleisen, L.-M. 2006. Insectes sous-corticaux des résineux en 2005: poursuite de la pullation de typographe de l'épicéa dans les montagnes de l'Est. Bilan de la Santé des Forêts, Min. Agric. Pêche, 5 p.

Nelson, W.A., Lewis, M.A. 2008. Connecting host physiology to host resistance in the conifer-bark beetle system. Theor. Ecol. 1: 163-177.

Pineau, X., David, G., Peter, Z., Sallé A., Baude, M., Lieutier, F., Jactel, H. 2016. Effect of temperature on the reproductive success, developmental rate and brood characteristics of *Ips sexdentatus* (Boern.). Agric. For. Entomol. In press.

Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2000. Mixed-effects in S and S-PLUS. New-York: Springer.

Powers, J.S., Sollins, P., Harmon, M.E., Jones, J.A. 1999. Plant-pest interactions in time and space: a Douglas-fir bark beetle outbreak as a case study. Landscape Ecol., 14, 105-120.

Raffa, K.F., Berryman, A.A., 1983. The role of host plant resistance in the colonization behavior and ecology of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). Ecol. Monogr. 53, 27–49.

Raffa, K.F. 2001. Mixed messages across multiple trophic levels: the ecology of bark beetle chemical communication systems. Chemoecol. 11, 49-65.

Raffa, K.F., Aukema, B.H., Bentz, B.J., Carroll, A.L., Hicke, J.A., Turner, M.G., Romme, W.H. 2008. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. BioSci. 58, 501-517.

Sallé, A., Baylac, M., Lieutier, F., 2005. Size and shape changes of *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytinae) in relation to population level. Agric. For. Entomol. 7, 297–306.

Sallé, A., Raffa, K.F., 2007. Interactions among intraspecific competition, emergence patterns, and host selection behaviour in *Ips pini* (Coleoptera: Scolytinae). Ecol. Entomol. 32, 162–171.

Sauvard, D. 2004. General biology of bark beetles, in: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis. Springer Netherlands, pp. 63–88.

Seidl, R., Schelhaas, M.J., Lexer, M.J. 2011. Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. Glob. Change Biol. 17: 2842-2852.

Schlyter, F., Anderbrant, O., Harding, S., Ravn, H.P. 1984. Offspring per emergence hole at different attack densities in the Spruce Bark Beetle, *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae). Z. Ang. Entomol. 97, 244-248.

Thalenhorst, W. 1958. Grundzüge der Populationsdynamik des grossen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Sauerländer.

Waring, R.H., Pitman, G.B. 1985. Modifying lodgepole pine stands to change susceptibility to mountain pine beetle attack. Ecol., 66, 889-897.

Weed, A.S., Ayres, M.P., Bentz, B.J. 2015. Population dynamics of bark beetles, in Vega, F.E., Hofstetter, R.W. (Eds.), Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species, Elsevier, London, United Kingdom, pp. 157-208.

Table 1: Characteristics of the maritime pine stands sampled in the field survey

Forests	Stands	Latitude	Longitude	Number of sampled trees (dead trees)	Age (year)	Diameter at breast height (mm)
Médoc	L1	N 45.158579	W 0.906331	25 (13)	32.0 ± 0.7	135.2 ± 4.2
	L2	N 45.052351	W 0.898541	19 (9)	36.4 ± 1.3	110.7 ± 6.3
La Coubre	C1	N 45.773733	W 1.206209	25 (13)	10.7 ± 0.7	99.6 ± 5.9
	C2	N 45.717462	W 1.213556	25 (15)	9.2 ± 0.2	112.3 ± 2.8
Montendre	MO1	N 45.183857	W 0.346368	31 (16)	11.0 ± 0.4	96.6 ± 3.1
	MO2	N 45.268256	W 0.395481	13 (5)	18.2 ± 0.5	119.5 ± 9.4
Salles	S1	N 44.593523	W 0.815601	31 (14)	8.6 ± 0.8	91.2 ± 2.8
	S2	N 44.498115	W 0.958630	10 (6)	19.8 ± 1.1	135.1 ± 7.1
	S3	N 44.494490	W 0.756960	12 (5)	9.2 ± 0.2	92.0 ± 8.6

Table 2: Summary of results of generalized mixed effect models testing the effects of *Ips sexdentatus* rearing density and volume of phloem on re-emergence time of parents and emergence time of offspring.

Response variables	Explanatory variables	Estimate ($\pm$ SE)	χ^2	Adjusted R ²
Parents' re-emergence	$1/\sqrt{\text{rearing density}}$	52.93 (8.82)	35.98***	0.35
	phloem volume	-1.54 (0.56)	6.673**	
Offspring' emergence time				0.30
	$1/\sqrt{\text{rearing density}}$	43.30 (8.26)	27.49***	
	phloem volume	-2.38 (0.53)	20.24***	

Table 3: Summary of results of generalized mixed effect models testing the effects of rearing density, and volume of phloem on *Ips sexdentatus* productivity (number of offspring per female) and sex ratio (probability to be male).

Response variables	Explanatory variables	Estimate ($\pm$ SE)	χ^2	Adjusted R^2
Productivity	rearing density	-0.008 (0.001)	89.8 ***	0.68
	phloem volume	-0.020 (0.07)	7.192**	
Sex ratio	rearing density	-1.43e-05	0.004	0.01
	phloem volume	-3.85e+03	1.81	

Table 4 : Summary of results of linear mixed models testing the effects of rearing density, sex and volume of phloem on *Ips sexdentatus* characteristics. In each model, the estimate for sex was calculated with female as referenc. Only significant interactions between variables are presented.

Response variables	Explanatory variables	Estimate ($\pm$ SE)	χ^2	Adjusted R^2
Pronotal width	Sex	0.068 (0.016)	19.05 ***	0.6562
	$1/\sqrt{\text{rearing density}}$	1.10 (0.14)	57.89 ***	
	phloem volume	0.021 (0.0094)	4.89 *	
Dry weight	Sex	0.53 (0.20)	6.41 *	0.663
	$1/\sqrt{\text{rearing density}}$	15.35 (1.90)	63.48.56 ***	
	phloem volume	0.28 (0.12)	12.1 ***	
Wingload	Sex	0.06 (0.05)	1.46	0.25
	$1/\sqrt{\text{rearing density}}$	1.72 (0.46)	13.73 ***	
	phloem volume	0.02 (0.03)	0.56	
Lipid content	Sex	0.69 (0.62)	1.23	0.55
	$1/\sqrt{\text{rearing density}}$	82.89 (14.36)	48.90 ***	
	phloem volume	1.98e+05 (6.25e+04)	0.46 **	
	$1/\sqrt{\text{rearing density}} \times$ phloem volume	1.22e+06 (3.79e+05)	10.44 ***	

Figure 1: Distribution of attack and colonization densities of *Ips sexdentatus* on living and killed maritime pine trees; A) distribution of attack densities (mating chambers/m²), B) distribution of colonization densities (number of maternal galleries/m²)

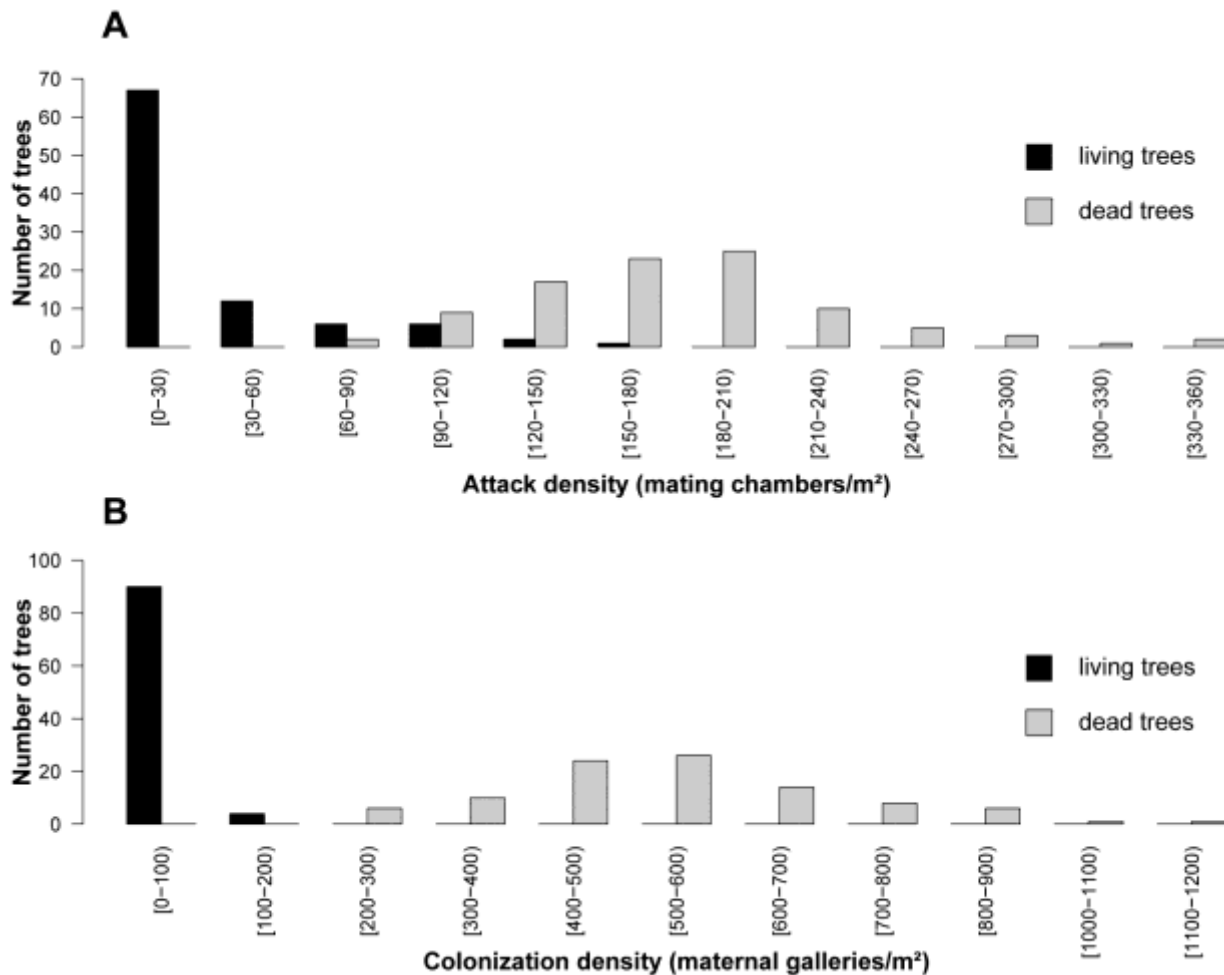


Figure 2: Attack densities (filled triangles) and mean critical thresholds of attack densities (CTAD, open circles) of *Ips sexdentatus* in maritime pine stands from different forests (C: Médoc, S: Salles, MO: Montendre, L: La Coubre, see table 1 for details), exhibiting different levels of mean vigour index (W5 see text for details). Vertical error bars represent the standard errors of attack densities, horizontal bars represents the standard error of the vigour index. The black line represents the prediction of the model, the dashed lines represent the limit of the confidence interval (see text for details).

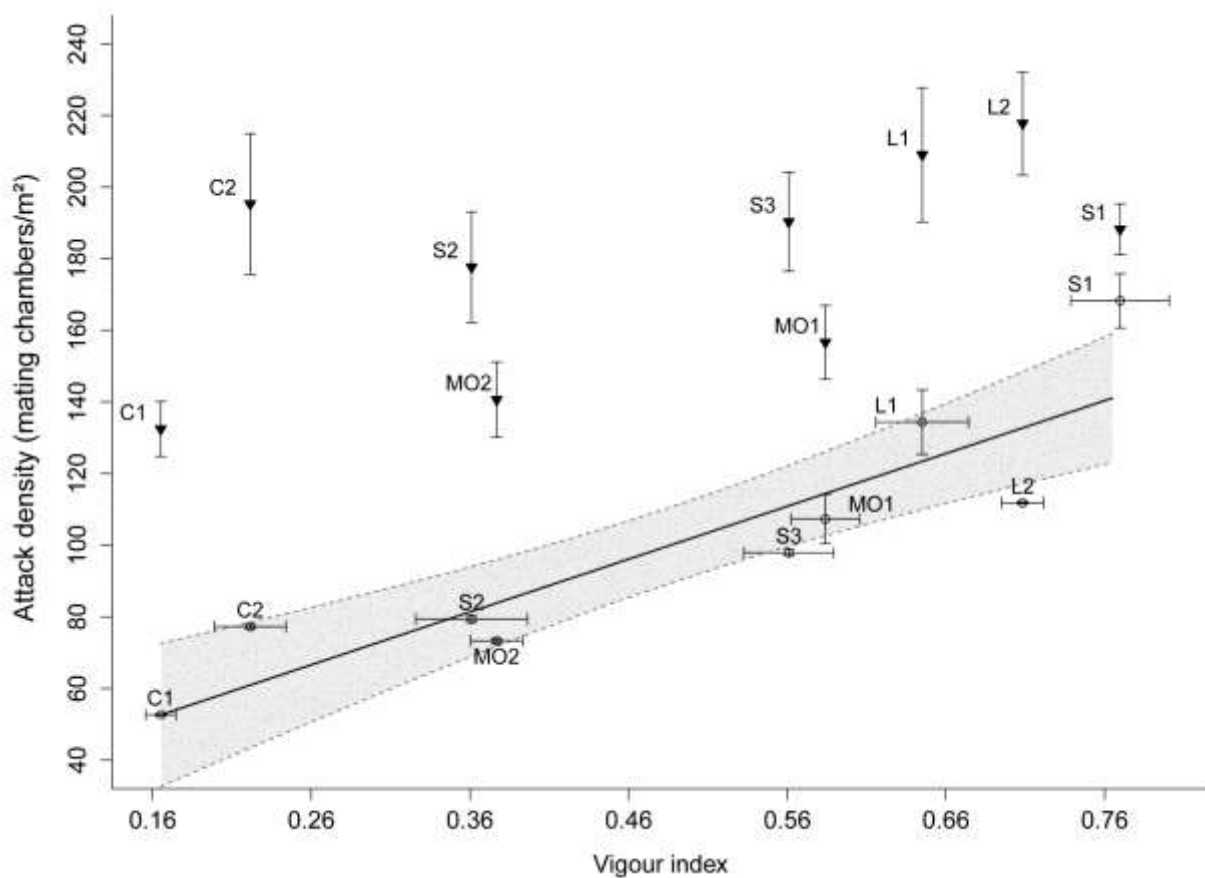


Figure 3: Relationship between the proportion of killed maritime pine trees and attack densities of *Ips sexdentatus* based on the whole set of stands. The critical threshold of attack density (CTAD) is the density for which 90% of the trees have been killed.

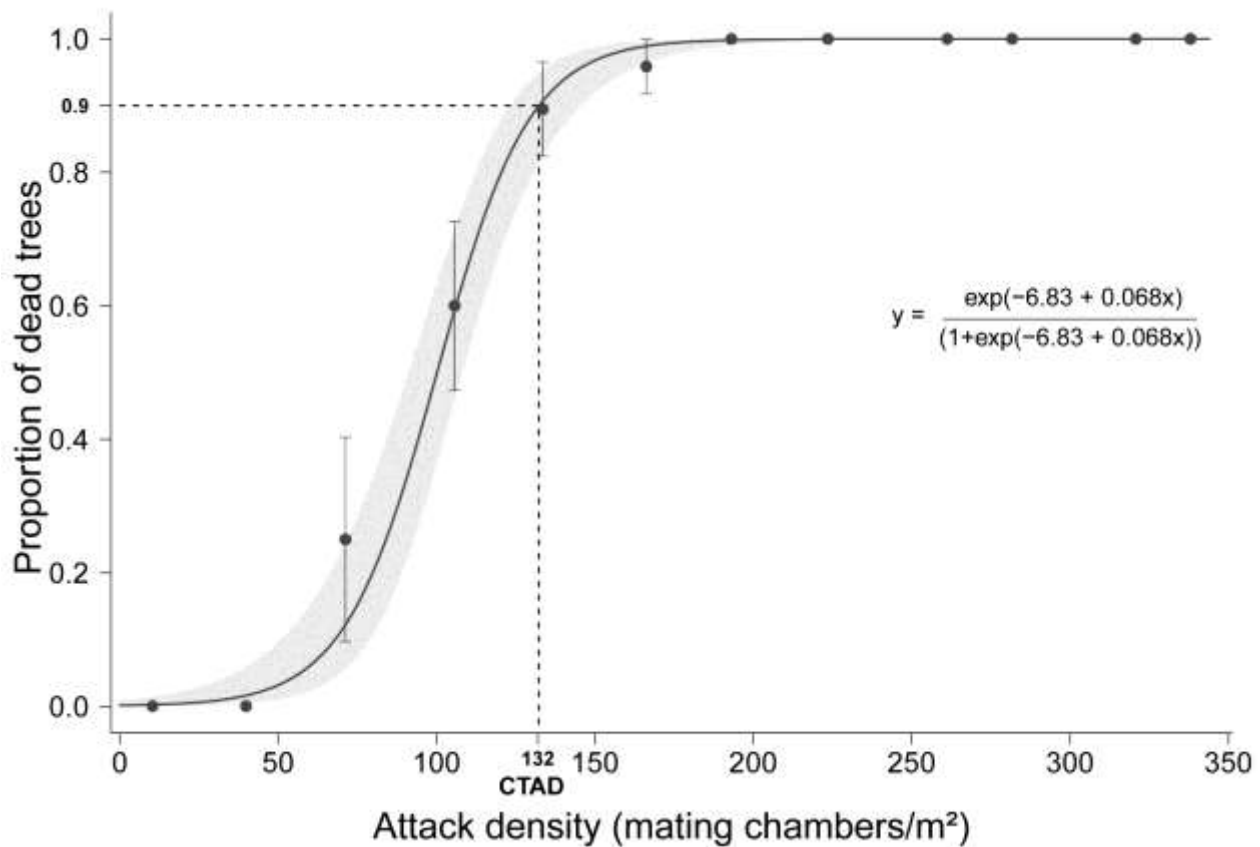


Figure 4: Relationships between the attack densities of *Ips sexdentatus* and the proportion of killed trees in nine stands of maritime pine, located in four forests (Médoc, La Coubre, Montendre and Salles).

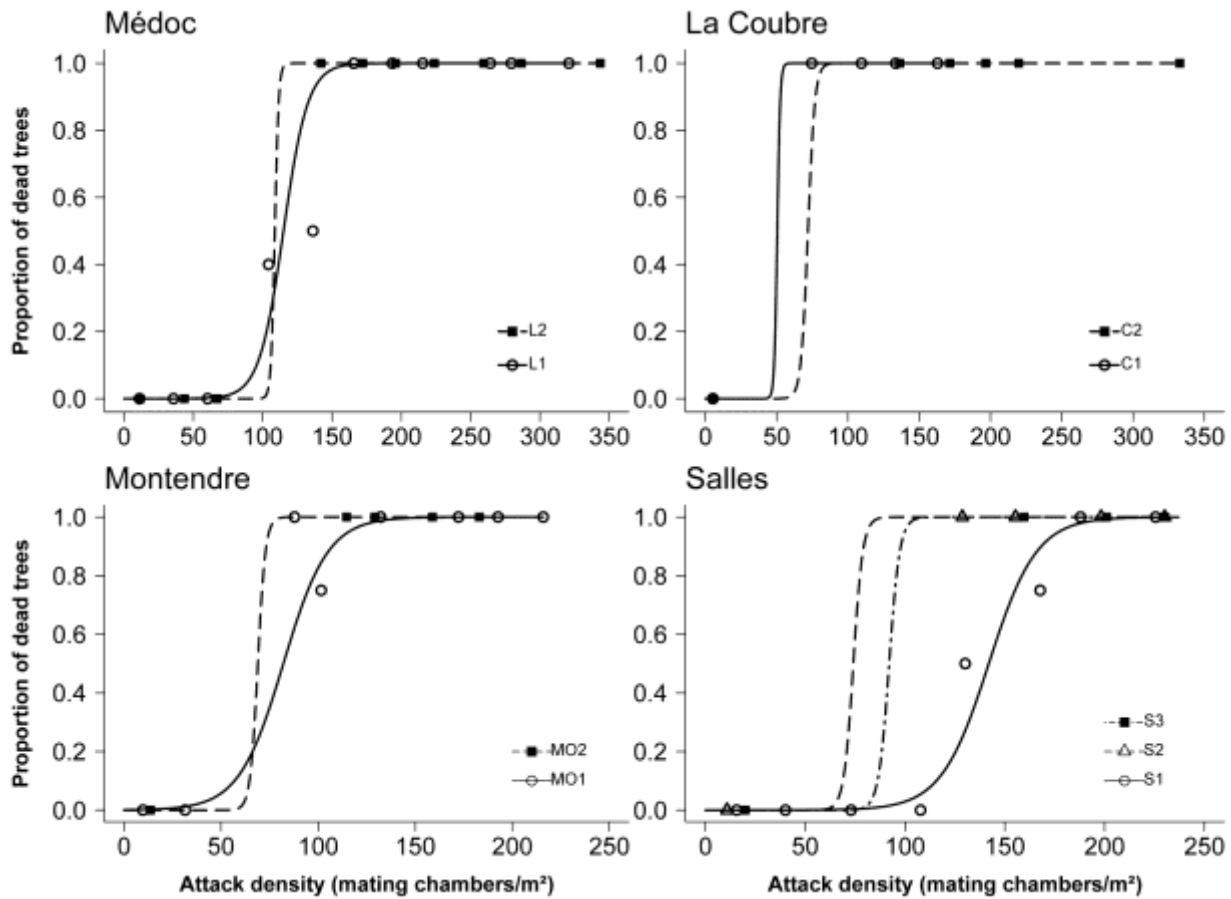


Figure 5: Effect of rearing density on the number of offspring per *Ips sexdentatus* female. The black line represents the prediction of the model, the dashed lines represent the limit of the confidence interval (see text for details).

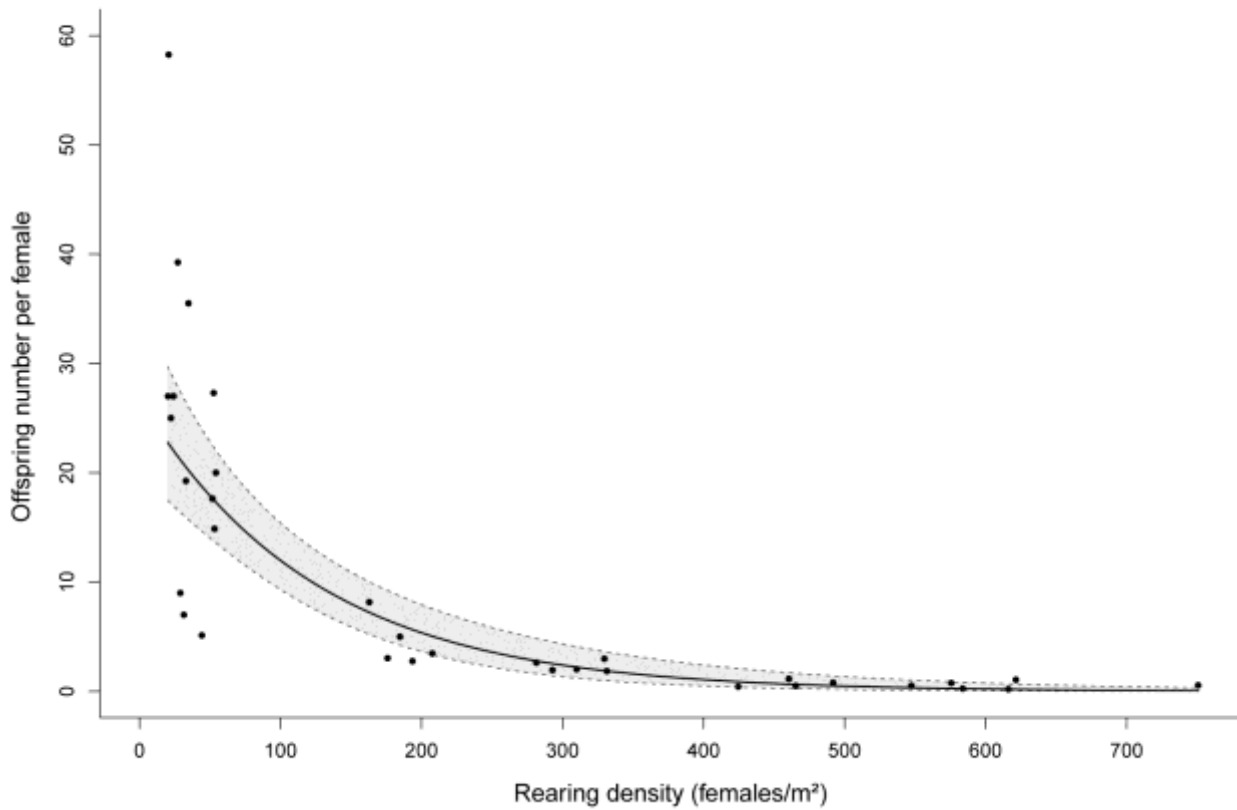
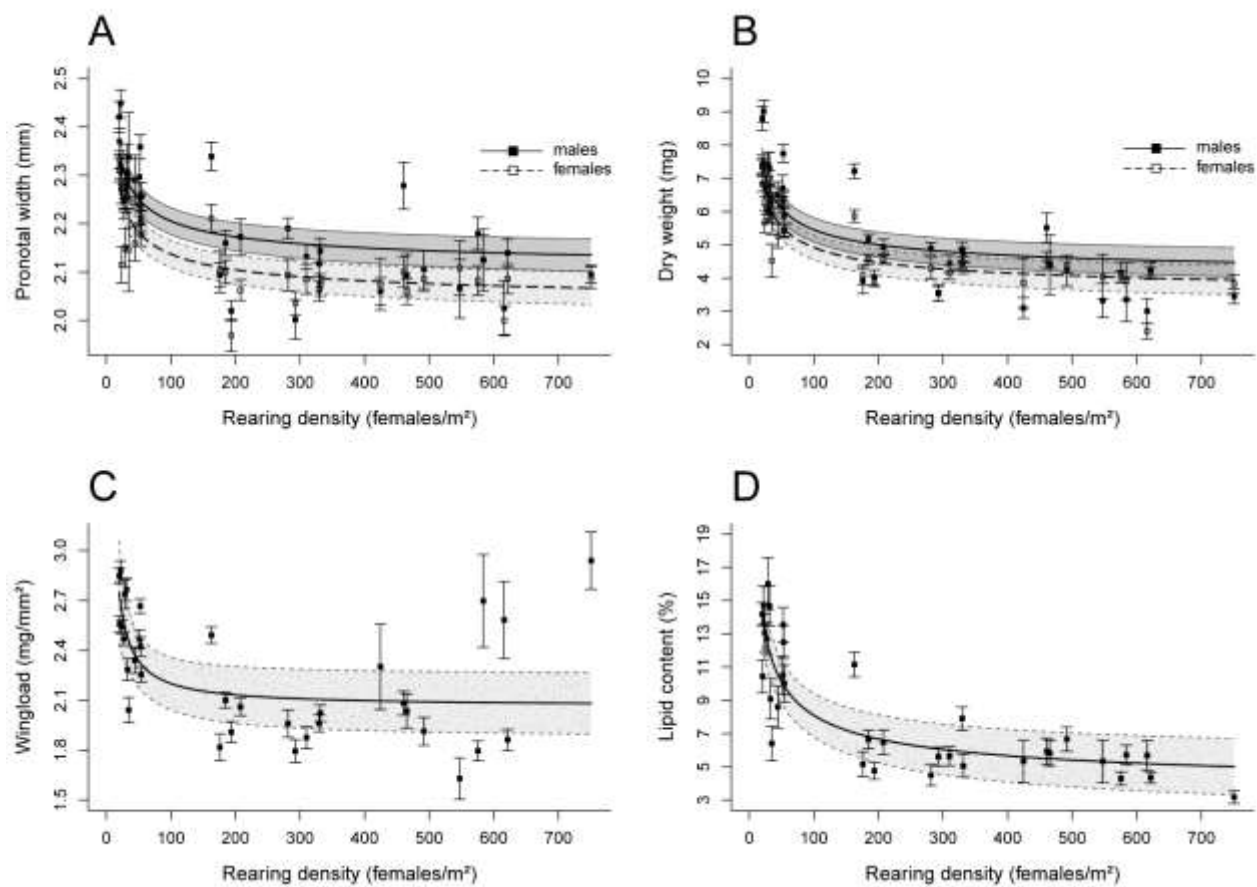


Figure 6: Effect of the rearing density on the pronotal width (A), dry weight (B), wingload (C) and lipid content (D) of *Ips sexdentatus* offspring. In A) and B), males and females have been separated because there was a significant sex effect; the black and dashed lines represent the prediction of the model for males and females respectively, the shaded areas represent the limit of the confidence intervals (see text for details). For C) and D) the black line represents the prediction of the model, the dashed lines represent the limit of the confidence interval (see text for details).



Chapitre II.

Relations entre *Ips sexdentatus* et ses communautés
associées après une pullulation

Article en préparation

Chapitre II.

RELATIONS ENTRE *IPS* *SEXDENTATUS* ET SES COMMUNAUTES ASSOCIEES APRES UNE PULLULATION

1 Présentation de l'étude

Dans le chapitre précédent nous avons montré qu'*I. sexdentatus* était une espèce très sensible aux effets de la compétition intraspécifique. De plus, nous avons mis en évidence que l'attaque d'arbres vigoureux induisait une compétition intraspécifique si élevée qu'il en résultait une décroissance rapide des populations. La compétition intraspécifique serait donc un facteur majeur agissant sur la rétrogradation des pullulations, mais d'autres facteurs pourraient intervenir. Le travail présenté dans ce chapitre visait à évaluer l'intensité des relations entre *I. sexdentatus* et sa faune associée, et la possible implication de cette dernière dans les rétrogradations du ravageur.

Contexte

La faune associée aux scolytes est généralement très complexe, les scolytes pouvant d'ailleurs être considérés comme des espèces ingénieurs (e.g. Hilszczanski et al., 2016). Ces assemblages d'espèces associées peuvent entretenir des interactions complexes avec les scolytes : mutualisme, compétition, prédation et parasitisme. Ils pourraient par conséquent affecter la dynamique des populations des scolytes.

Hormis certaines espèces spécialistes, le rôle des ennemis naturels est généralement considéré comme mineur dans la régulation des populations de scolytes. Cependant les prédateurs, parasitoïdes et compétiteurs pourraient jouer un rôle important en fin de pullulation, et influencer sur la

rapidité de la rétrogradation (Berryman, 1973 ; Grégoire, 1988 ; Kenis et al., 2004). Avant de conclure sur le rôle prépondérant de la compétition intraspécifique dans la rétrogradation des pullulations, nous avons donc cherché à étudier l'intensité de la relation entre *I. sexdentatus*, ses niveaux de population et sa dynamique, et la faune d'insectes qui lui est associée. L'originalité de notre étude est d'estimer les effets les interactions entre les espèces au sein de leurs communautés, et de tester les effets i) d'un gradient de niveaux de populations et (ii) d'une dynamique temporelle (i.e. foyers permanents, temporaires, éteints) sur les communautés associées à *I. sexdentatus*.

Objectifs

- i) Caractériser les assemblages d'espèces d'insectes associés à *I. sexdentatus* et leurs fluctuations saisonnières;
- ii) Déterminer si les niveaux de population d'*I. sexdentatus* influent sur ces assemblages;
- iii) Identifier les taxons susceptibles d'influer sur la dynamique des populations d'*I. sexdentatus*.

Protocole expérimental

Choix des sites et estimation des niveaux de population

Notre étude a été réalisée dans le massif des Landes de Gascogne, où nous avons profité d'une importante pullulation d'*I. sexdentatus* qui a sévit ente 2010 et 2011 suite à la tempête Klaus de 2009. Nous avons sélectionné 14 sites d'étude, selon un gradient de niveaux de dégâts variant de situations endémiques à épidémiques (Fig. 1). Pour chaque site, le niveau des populations d'*I. sexdentatus* a été estimé par la combinaison de quatre variables : les dégâts occasionnés par d'*I. sexdentatus* en 2010 et 2011 ; la quantité d'*I. sexdentatus* récoltée l'année de l'expérimentation (i.e. 2012) avec des pièges barrière attractifs ; et le temps écoulé depuis le retour à l'endémie.

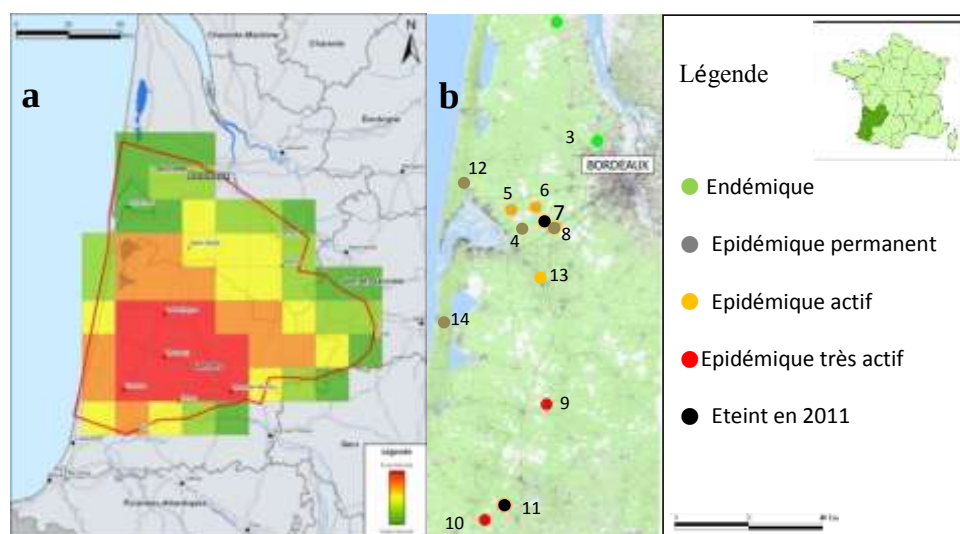


Figure.1 Carte des dégâts dus à la pullulation de scolytes (a) et carte des sites échantillonnés dans le massif des Landes de Gascogne (b) (Analyse Sertit, 2011)

Récolte et analyse des communautés d'insectes associées

Nous avons échantillonné la faune associée à *I. sexdentatus* à l'aide de rondins pièges déposés au niveau de chacun des sites lors du premier vol d'essaimage (avril) puis lors du vol de deuxième génération (juillet). Pour chaque saison, nous avons testé deux durées de colonisation des rondins : 3 et 6 semaines. Les rondins ont été ensuite placés dans des sacs à émergence individuels et installés en chambre climatique. Tous les insectes émergents ont été comptabilisés et identifiés.

L'identification des espèces a été rendue complexe par le grand nombre de larves qui ont émergé des rondins, et qui représentaient 20% des émergences (soit 20 000 larves). La majorité appartenait à la famille des Staphilinidae pouvant être des prédateurs. Comme très peu de documents permettent l'identification de ces stades larvaires, nous avons élevé ces prédateurs dans des rondins infestés artificiellement avec *I. sexdentatus*. Nous avons utilisé en complément, la méthode de taxonomie moléculaire du DNA Barcoding. Nous avons pu ainsi identifier les larves les plus nombreuses (Fig 2).



Fig 2. Larve et adulte de *P. complanata*

Le développement complet de certaines espèces dans le système de galeries d'*I. sexdentatus* suggérait qu'elles pouvaient être des prédateurs de ce scolyte. Nous avons par la suite testé l'action prédatrice de certaines de ces espèces (*Corticeus pini*, *Platysoma elongatum*, *T. formicarius* et *Placusa complanata*), en mettant en place des interactions simples avec *I. sexdentatus* dans des rondins d'élevage infestés mais aucun effet significatif sur la mortalité n'a été observé au cours de ces expériences préliminaires.

Les communautés identifiées ont ensuite été comparées entre saisons, temps d'export et sites de récolte. L'effet des niveaux de population d'*I. sexdentatus* sur la composition des communautés associée a été testé. Enfin, au niveau des rondins récoltés, nous avons testé l'effet des abondances d'espèces émergentes, et l'effet des abondances totales par guildes, sur la productivité d'*I. sexdentatus* (i.e. l'abondance d'*I. sexdentatus* émergents / nombre de galeries maternelles).

Principaux résultats

Les communautés échantillonnées étaient riches et comptaient au total 81 espèces, mais se caractérisaient aussi par l'absence presque totale d'hyménoptères parasitoïdes. Ces communautés présentaient de fortes variations d'ordre qualitatif entre les saisons, et des variations entre sites, principalement d'ordre quantitatif.

Ces changements de composition des communautés entre sites étaient peu expliqués par les variables relatives aux niveaux de population.

Ni les abondances par espèce, ni les abondances totales par guildes n'ont montré d'effet net sur la productivité d'*I. sexdentatus*. Néanmoins, pour chaque saison l'augmentation du temps d'exposition aux organismes antagonistes (i.e. 3 et 6 semaines) a eu un fort effet négatif sur la productivité d'*I. sexdentatus*.

Ce résultat suggère que d'autres organismes que les insectes prédateurs ou parasitoïdes, notamment les acariens et les pathogènes, pourraient induire des mortalités significatives.

2 Introduction

La majorité des espèces de scolytes (Curculionidae : Scolytinae) se développent dans les arbres, où larves et adultes forent de denses réseaux de galeries dans le bois ou l'écorce pour se reproduire et se développer. Parmi les nombreuses espèces de scolytes, quelques-unes sont capables de pulluler et occasionnent alors d'importants dégâts aux peuplements forestiers (Grégoire et Evans, 2004). Toutefois, au vue de l'importante biodiversité générée par leur biologie et leur habitat particulier, ces insectes peuvent être considérés comme des espèces « clé de voute ». Leur activité génère en effet une multitude d'habitats et de ressources profitant à un large éventail d'espèces (Müller et al., 2008). Les galeries sous-corticales en particulier constituent des micro-écosystèmes, offrant une large gamme de microclimats et de ressources trophiques temporaires et évolutives, rapidement colonisés par une multitude d'espèces. Ainsi, de nombreux organismes entomophorétiques sont véhiculés directement par les scolytes eux-mêmes (bactéries, champignons, nématodes, acariens, ...) (Moser, 1976 ; Kirisits, 2007 ; Wegensteiner, 2004 ; Cardoza et al., 2008 ; Six, 2012). De plus, de nombreuses autres espèces, notamment des arthropodes, colonisent les galeries de scolytes par leurs propres moyens. Différentes escouades se succèdent ainsi de l'installation des scolytes jusqu'après leur départ de l'arbre hôte (Stephen et Dahlsten, 1976 ; Hérard et Mercadier, 1996 ; Lawson, 1997). Les complexes d'espèces associées aux scolytes sont donc très diversifiés, plus d'une centaine d'espèces d'arthropodes pouvant coloniser les galeries d'*Ips typographus* L. ou d'*Ips sexdentatus* Boern. (Lieutier, 1974 ; Moser, 1976 ; Weslien, 1992 ; Hérard et Mercadier, 1996 ; Wermelinger, 2002 ; Hedgren et Schroeder, 2004 ; Kenis et al., 2004 ; Grodzki, 2009).

La nature des interactions entre les scolytes et leurs communautés d'insectes associés sont multiples : commensalisme, compétition (Shroeder et Weslien, 1994 ; Hofstetter et al., 2006), prédation et parasitisme (Kenis et al., 2004). Cependant, ces interactions entre espèces sont souvent complexes et mal connues (Kenis et al., 2004). Par exemple, les prédateurs se montrent souvent assez peu spécifiques d'une proie et leur régime alimentaire peut varier de la nécrophagie au cannibalisme selon les opportunités, alternant même avec de la mycophagie (Goyer et Smith, 1981 ; Merlin, 1986, Weslien et Regnander, 1992).

Cependant, certaines espèces sont des prédateurs spécifiques de scolytes capables de détecter leurs proies aux phéromones qu'elle émettent (Aukema et al., 2000 ; Erלבigin et Raffa,

2001 ; Lindgren and Miller, 2002), toutefois elles s'attaquent aussi aux autres organismes sous corticaux notamment après l'émergence des scolytes. Les genres *Thanasimus spp.* (Cleridae), *Rhizophagus spp.* (Monotomidae) et *Platysoma spp.* (Histeridae) ont été les prédateurs les plus étudiés, mais le plus souvent dans des interactions simple à deux ou trois protagonistes. *Thanasimus spp.* et *Platysoma spp.* peuvent consommer une grande quantité de proies, des scolytes en particulier, à tous leurs stades de développement (Aukema et Raffa, 2002 ; 2004), et sont donc susceptibles d'affecter fortement la productivité des scolytes (Mills, 1985 ; Weslien et Regnander, 1992 ; Schroeder et Weslien, 1994 ; Weslien, 1994 ; Schroeder, 1996 ; Reeve, 1997 ; Aukema et Raffa, 2004 ; Shepherd et Goyer, 2005). Un rôle clé de régulation a ainsi été établi pour *Rhizophagus grandis* (Gyll.), prédateur spécialiste de *Dendroctonus micans* (Kugelann) (Grégoire et al. 1985), et pour *Thanasimus dubius* (Fabricius), un important prédateur de *Dendroctonus frontalis* (Zimmermann) (Turchin et al., 1999). Le taux de croissance des populations de prédateurs étant le plus souvent très inférieur à celui des scolytes, ils impactent peu les populations de ravageurs lorsqu'elles explosent en phase de pullulations (Turchin et al., 1999 ; Aukema et Raffa, 2004). Toutefois, ils peuvent être d'efficaces régulateurs de populations durant les phases de latence et de rétrogradation des pullulations (Berryman, 1973 ; Turchin et al., 1999).

Les complexes d'ennemis naturels, composés d'espèces de prédateurs plus généralistes mais aussi de parasitoïdes et compétiteurs, auraient aussi un effet non négligeable sur les populations de scolytes. Les espèces parasitoïdes associées aux principaux scolytes ravageurs sont souvent bien connues (Dahsten et Stephen, 1974 ; Pettersen, 1976). Mais, comme pour les prédateurs, les relations hôte/parasite ne sont pas toujours clairement établies dans ces communautés complexes (Kenis et al., 2004). Néanmoins, certains travaux montrent que les communautés de parasitoïdes pourraient aussi affecter de manière significative la dynamique des populations de scolytes, notamment lors des rétrogradations (Wermelinger, 2002 ; Kenis et al., 2004). Enfin, bon nombre d'espèces phloémophages sont des compétiteurs potentiels, qui dépendent néanmoins de la ressource produite par les scolytes capables de tuer les arbres (Schroeder, 1997a, Boone, 2008). Ainsi certains scolytes secondaires et certains Cerambycidae pourraient affecter la productivité des scolytes (Schroeder, 1994 ; Doods et al., 2001), mais aussi constituer des proies alternatives pour les prédateurs et réduire l'effet régulateur de ces derniers. Des expériences d'exclusion des complexes d'ennemis naturels dans leur ensemble ont montré que les communautés antagonistes pouvaient induire des taux de mortalité allant jusqu'à 83% (Weslien, 1992 ; Weslien et Regnander, 1992 ; Schroeder, 1994 ; Schroeder, 1996 ; Schroeder, 1997b ; Weslien et Schroeder, 1999), et pourraient ainsi exercer, avec la compétition intraspécifique, un rôle régulateur significatif sur les

populations de scolytes ravageurs durant les phases de rétrogradation.

Ips sexdentatus est un scolyte responsable d'importants dégâts dans les peuplements de pins en Europe (Gardiner et al., 2010), dégâts qui pourraient s'aggraver dans un contexte de changement climatique (Pineau et al., 2016). La flore fongique et la faune associée à *I. sexdentatus* a déjà fait l'objet de travaux détaillés (Lieutier et Laumond, 1978 ; Lieutier, 1978, 1979a,b ; Lieutier et al., 1989). Néanmoins, peu d'études ont été menées sur les liens entre ces communautés associées et la dynamique des populations de ce ravageur, en particulier sur l'implication potentielle de l'entomofaune associée dans les rétrogradations de ses épidémies. S'il semble que la compétition intraspécifique puisse être un facteur de régulation important des populations épidémiques d'*I. sexdentatus* (Pineau et al., soumis), l'impact des ennemis naturels et compétiteurs pourrait aussi contribuer à la rétrogradation de ses pullulations.

Cette étude avait pour objectifs de : i) caractériser les assemblages d'espèces d'insectes associés à *I. sexdentatus* et leurs fluctuations saisonnières dans le massif des Landes de Gascogne sur pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) ; (ii) déterminer si les niveaux de population d'*I. sexdentatus* influent sur ces assemblages ainsi que sur la composition des guildes de compétiteurs et de prédateurs ; et (iii) identifier les taxons susceptibles d'influer sur la dynamique des populations d'*I. sexdentatus*.

3 Matériels et Méthodes

3.1 Sites d'étude

L'étude a été initiée en 2012 dans le massif des Landes de Gascogne. Suite aux dégâts de la tempête Klaus de 2009, une pullulation d'*I. sexdentatus* avait débuté en 2010 et fortement impacté la moitié sud du massif dans le département des Landes. Elle avait cependant eu dans d'autres zones des effets plus modestes et même épargné l'extrême nord du massif (SERTIT – DRAFT - Rapport d'étude, 2011). Le retour à l'endémie avait pu être observé dès 2011 dans certains peuplements et s'était ensuite généralisé à l'ensemble du massif dès le printemps 2012.

Afin d'étudier l'impact d'un gradient de niveau de population d'*I. sexdentatus* sur les assemblages de ses espèces associées, nous avons adopté une approche synchronique. Différents sites présentant des niveaux de dégâts d'*I. sexdentatus* et des durées de pullulation variés ont été échantillonnés la même année (Tab. 1). Deux sites en condition endémique étaient situés dans la partie nord du massif. Six autres sites correspondaient à des zones de pullulation avec des niveaux

de dégâts variés, dont deux avaient été actifs seulement en 2010 (éteints en 2011) et correspondaient à la phase de retour à l'endémie. Enfin, deux autres sites correspondaient à des foyers faiblement actifs mais permanents sur lesquels les populations d'*I. sexdentatus* s'étaient maintenues plusieurs années, profitant de l'affaiblissement des pins par des champignons phytopathogènes tels que *Fomes* et *Armillaria*. Trois sites ont cependant dû être changés entre les deux saisons d'échantillonnage. Ce sont les deux sites à foyers permanents, lesquels ont été remplacés par des sites situés hors de la zone de pullulation, et un des foyers actifs seulement en 2010 (éteint en 2011) qui s'est avéré être situé près d'un foyer permanent très actif et a donc dû être remplacé (Tab. 1).

3.2 Estimation des niveaux de population d'*Ips sexdentatus*

Pour chaque site le niveau des populations d'*I. sexdentatus* a été estimé par une combinaison de quatre variables (Tab. 2) : 1-2 les dégâts occasionnés pour chacune des deux années qu'a duré la pullulation (i.e. 2010 et 2011) ; 3- le niveau de population l'année de l'expérimentation (i.e. 2012) ; 4- le temps écoulé depuis le retour à l'endémie donc sans dégât d'*I. sexdentatus* (TSD).

Les dégâts occasionnés la première année de pullulation (Deg1) ont été quantifiés à partir des déclarations pour indemnisation faites par les propriétaires forestiers sinistrés et validées en retour par des analyses de photos satellites (données fournies par GIPatgeri, DRAAF Nouvelle Aquitaine). Ils correspondent à la proportion de peuplement de pin maritime détruits en 2010 dans un rayon de 5 km autour de la placette considérée, ce qui correspond aux capacités de vol minimales d'*I. sexdentatus* estimées en laboratoire (Jactel et Gaillard, 1991). Les dégâts occasionnés la seconde année de pullulation (Deg2) ont été estimés par le nombre total d'arbres tués en 2011 dans chaque foyer d'attaque. En l'absence de dégâts en 2012 (retour à l'endémie), les niveaux de population ont été estimés dans chaque site à l'aide de pièges barrières équipés d'un diffuseur d'ipsdiénol, la phéromone d'agrégation d'*I. sexdentatus* (Vité et Francke, 1976). Le nombre de captures a été utilisé comme estimateur du niveau des populations à l'échelle de la placette (PB3) (Jactel, 1990).

3.3 Echantillonnage des communautés

Pour chaque site, les communautés d'insectes associés à *I. sexdentatus* ont été échantillonnées à deux reprises chaque année, en avril-mai 2012 (S1) et en juillet-août 2012 (S2). Un lot de 10 rondins pièges a été déposé en situation exposée en bordure de peuplement et a été appâté avec deux diffuseurs d'ipsdienol. Les rondins provenaient de pins maritimes abattus quelques jours auparavant. Chaque rondin faisait 50 cm de long et les extrémités avaient été enduites de paraffine afin de ralentir la dessiccation. Dans chaque lot, les rondins provenaient de plusieurs arbres, de diamètre et d'épaisseur d'écorce variés afin de garantir un échantillonnage d'insectes le plus exhaustif possible.

Afin de collecter les espèces à développement rapide quittant les rondins bien avant l'émergence des *I. sexdentatus* adultes mais celles dont l'arrivée est plus tardive, les rondins ont été exportés des peuplements en deux temps, à trois et six semaines après le début de leur colonisation par *I. sexdentatus*. Au moment de leur export, les rondins ont été placés individuellement dans des sacs à émergence constitués d'un filet à maille fines (0.2 mm) relié à un collecteur. Ces nasses ont ensuite été placées en chambre climatique à une température constante de 21°C et à l'obscurité. Seuls les collecteurs étaient exposés à la lumière réglée sur photopériode de 16 h de jour et 8 h d'obscurité afin de collecter rapidement les émergents phototropes. Les collecteurs ont été relevés toutes les semaines jusqu'à la fin des émergences, le fond des nasses a alors été inspecté et les insectes s'y trouvant comptabilisés. Les rondins ont ensuite été écorcés afin de rechercher des cocons de parasitoïdes, vérifier qu'il n'y avait plus d'insectes vivants, et acquérir les paramètres de colonisation des rondins.

3.4 Paramètres de colonisation des rondins

Afin de caractériser les rondins en tant qu'habitat pour les assemblages d'insectes, un ensemble de paramètres a été estimé pour chaque rondin. Le diamètre, la longueur, la surface et l'épaisseur d'écorce des rondins ont été mesurés, ainsi que différents paramètres de colonisation par *I. sexdentatus*: densité d'attaque (i.e. le nombre de chambres d'accouplement) et nombre de galeries maternelles (nbgalmat). La productivité par rondin a ensuite été calculée comme le ratio entre le nombre d'*I. sexdentatus* émergents et le nombre de galeries maternelles

3.5 Identification des espèces

Les insectes ont été identifiés au plus haut niveau taxonomique possible, exception faite de certains insectes commensaux (diptères sciaridae, hyménoptères formicidae), qui ont été utilisés comme variables environnementales dans les analyses. Bien que seuls les insectes soient concernés dans le cadre de cette étude, les pseudoscorpions ont aussi été comptabilisés compte-tenu de leur rôle de prédateurs potentiels.

Une part importante des insectes ont émergé des rondins au stade larvaire, notamment certains coléoptères staphilinidae, monotomidae et nitidulidae. Nous avons tout d'abord constitué des morphotypes larvaires qui ont servi d'entité taxonomique pour comptabiliser les effectifs, puis nous avons réalisé des élevages monospécifiques à partir d'insectes adultes (i.e. identifiés) installés dans des galeries d'*I. sexdentatus*. Les larves obtenues par émergence ont été identifiées par comparaison avec les larves produites par élevage. La technique du DNA Barcoding a été utilisée en complément, sur les morphotypes larvaires qui n'avaient pu être identifiés par élevage. Cette méthode a permis de nommer une partie des taxons larvaires et de valider comme des entités taxonomiques valables certains morphotypes larvaires non identifiés. Les effectifs pour chaque taxon ont correspondu à la somme des abondances des larves et adultes par rondin.

Pour certains scolytes associés très abondants, seul un examen approfondi pouvait éviter la confusion entre espèces « jumelles ». Certaines de ces espèces présentant de surcroît la même autoécologie, leurs effectifs ont été fusionnés. Cela a été le cas pour *Hylastes attenuatus* (Herbst) avec *Hylastes angustatus* (Er.), et pour *Crypturgus cinereus* (Herbst) avec *Crypturgus pusillus* (Eich.).

Les guildes trophiques ont été constituées selon les relations trophiques supposées entre les espèces d'associées et *I. sexdentatus*, en s'appuyant sur les données bibliographiques. Les espèces sous corticoles de Staphylinidae ont été globalement considérées comme de possibles prédateurs (non spécifiques) d'*I. sexdentatus*, bien que certaines alternent ce comportement alimentaire avec la saprophagie ou la mycophagie, d'autres étant même des mycophages stricts (Bohac, 1999 ; Lipkow et Betz, 2005 ; Leschen et Newton, 2003). Certaines espèces de scolytes ou de Cerambycidae cambiohages dépendent de la même ressource qu'*I. sexdentatus* et ont donc été intégrés au groupe des compétiteurs. Les autres espèces xylémophages colonisant l'aubier ont été associées aux espèces commensales.

3.6 Analyses de données

Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel R (R Development Core Team 2005).

3.6.1 Caractérisation des communautés

Les espèces peu représentées, dont les abondances totales par saison étaient inférieures à 50, ont été retirées du jeu de données. Afin de caractériser les différences temporelles de composition de communautés entre saisons et temps d'export, la diversité beta a été mesurée pour chaque site via l'indice de dis-similarité de Sorensen. Cet indice a aussi été utilisé pour quantifier les différences entre sites. Cet indice quantifie le taux de changement des espèces entre deux communautés, il varie de 0 pour des communautés identiques à 1 pour des communautés totalement différentes. Il est calculé de la manière suivante :

$$\beta_{sor} = \frac{b+c}{2a+b+c},$$

Où "a" est le nombre d'espèces communes, "b" le nombre d'espèces présentes uniquement dans un groupe et "c" le nombre d'espèces présentes uniquement dans l'autre groupe.

L'indice de Sorensen est la somme de deux composantes : le « turnover » mesurant les changements par remplacement d'espèces et le « nestedness » correspondant à des changements par appauvrissement, la communauté la plus pauvre étant alors un sous ensemble de la plus riche. La contribution relative du « nestedness » qui correspond au taux d'emboîtement entre communauté informe donc sur la nature de leurs changements.

Les assemblages d'espèces caractérisant chaque site ont été comparés entre eux par la méthode du cadrage non métrique multidimensionnel (NMDS) (Oksanen et al., 2008). Cette méthode d'ordination non contrainte consiste en la projection dans un plan des rondins en fonction de la composition de leur assemblage d'espèces. Les ordinations ont été effectuées à partir d'une matrice de dis-similarité de Bray-Curtis calculée à partir de la matrice d'abondances d'espèces standardisées en abondances relatives par rondin. Cette méthode d'ordination rapproche donc les objets similaires et éloigne les objets dissimilaires. Une valeur de stress peut-être calculée, une valeur inférieure à 0,20 indiquant une représentation de bonne qualité. La position de chaque site est ensuite déterminée en calculant le barycentre de chaque lot de 10 rondins correspondants. Ces représentations ont été ensuite validées par des tests non paramétriques d'analyse de dis-similarité entre groupes. Ces calculs ont été réalisés avec la fonction metaMDS et anosim du package vegan.

3.6.2 Effet des niveaux de population d'*Ips. sexdentatus* sur les communautés

Nous avons utilisé des Analyses Canonique en Coordonnées Principales (CAP) (Anderson et Willis 2003). L'ordination de la matrice d'espèces est directement contrainte par la matrice des variables environnementales (Jongman et al., 1995 ; Palmer, 2004). Ce processus d'ordination recherche la combinaison linéaire de variables environnementales, ici les variables relatives aux niveaux de population d'*I. sexdentatus*, qui explique le mieux la dispersion de la matrice d'espèces. Ces combinaisons linéaires de variables environnementales correspondent aux axes définissant le plan de projection où sont représentés au choix les espèces ou les sites afin de visualiser leurs relations avec les variables environnementales. Ces variables exprimées dans des unités différentes ont été centrées et réduites. En plus des variables environnementales relatives aux niveaux de populations d'*I. sexdentatus*, nous avons testé les effets de la saison et du temps d'export.

Les analyses ont été faites à partir d'une matrice de distance de dis-similarité de Bray-Curtis calculée à partir des données d'abondance d'espèces standardisée par une transformation $\log(1+X)$. Des analyses partielles permettent d'étudier les effets de variables environnementales en ôtant au préalable les effets de co-variables. Nous avons ainsi ôté les effets géographiques, ceux de la surface d'écorce et de la présence de fourmis dans les rondins. Pour déterminer les effets relatifs des différentes variables testées, les analyses ont été menées dans un premier temps sur l'ensemble de la communauté, puis l'analyse a été détaillée par guildes pour chaque saison en ôtant au préalable les effets du temps d'export.

Afin d'exclure des modèles testés toutes les variables fortement inter-corrélées, nous avons calculé le facteur d'inflation de la variance (VIF). Toutes les variables dont le VIF était supérieur à trois ont été retirées du modèle. Ces analyses ont été menées avec la fonction `capscale` du package `vegan` et le package `car`.

3.6.3 Effets de l'abondance des espèces émergentes sur la productivité d'*Ips. sexdentatus*

A l'échelle du rondin, nous avons utilisé des Modèles Additifs Généralisés (Gamm) afin de tester les effets de l'abondance des espèces prédatrices et compétitrices sur la productivité d'*I. sexdentatus* (i.e. abondance d'*I. sexdentatus* émergents / nombre de galeries maternelles). Pour chaque modèle testé, les variables sites, saison et export ont été placées en effets aléatoires.

4 Résultats

4.1 Caractérisation des communautés

Au total, sur les deux saisons, plus de 255 000 insectes ont été récoltés appartenant à 81 espèces. Parmi elles, 28 espèces représentées par moins de 50 individus ont été retirées du jeu de données pour les analyses. Pour la saison 1, 28 espèces ont été collectées et 40 l'ont été en saison 2 (annexe 1). Pour chacune des deux saisons d'échantillonnage les prédateurs constituaient la guildes la plus diversifiée avec 16 et 24 espèces respectivement en saison 1 et 2 (fig. 1). Les compétiteurs étaient la guildes la moins diversifiée avec seulement 7 et 6 espèces pour les saisons 1 et 2 (fig. 1). Les effectifs étaient répartis presque équitablement entre les guildes en saison 1, mais de manière très déséquilibrée en saison 2 où les espèces commensales concentraient 75% des effectifs (fig. 1). Certains taxons dominaient largement les assemblages. Ainsi pour la guildes des prédateurs en saison 1, *Placusa complanata* (Er.) concentrait 60% des effectifs et en saison 2 et un morphotype larvaire de Staphylinidae (L_Sta8) représentait 20% des effectifs. Parmi les compétiteurs, *Hylastes* spp. était majoritairement représenté en saison 1 avec 78% des effectifs récoltés, alors qu'en saison 2 c'est *Crypturgus* spp qui concentrait 90% des effectifs. Les diptères Sciaridae dominaient largement l'assemblage des espèces commensales aux deux saisons d'échantillonnage et représentaient 64% et 80% des effectifs totaux respectivement pour les saisons 1 et 2.

Les indices de dis-similarité de Sorensen calculés pour chaque site en fonction de la saison ont varié entre 0,41 et 0,45, indiquant que les assemblages en terme qualitatif étaient très différents selon la saison (Tab. 3). Le faible taux d'emboîtement, variant entre 18 et 30%, a révélé que ces changements procédaient plutôt par remplacement que par perte d'espèce. En revanche, les indices de dis-similarité de Sorensen calculés pour chaque site en fonction du temps d'export variaient entre 0 et 0,19, et indiquaient une faible variation qualitative de la composition des assemblages selon ce facteur (Tab. 3).

Quatre espèces de prédateurs étaient représentées presque uniquement en saison 1 : *T. formicarius* (90%), *Rhizophagus depressus* et *R. ferrugineus* (97 et 88%) et *P. complanata* (85%). Huit espèces de Staphylinidae n'étaient présentes qu'en saison 2 et concentraient 50% des effectifs de prédateurs. De même les diptères étaient majoritairement représentés en saison 2 : *Medetera signaticornis* (82%) ; *Medetera excellens* (90%) *Lonchaea collini* et *Zabrachia minutissima* (100%) (annexe 1).

Les ordinations non contraintes (NMDS) effectuées pour chaque saison, en tenant compte des abondances, indiquaient une variation de la composition des assemblages selon les sites (fig. 2). En saison 1, les communautés associées aux sites endémiques (1 & 3) se séparaient des sites épidémiques présentant les plus hauts niveaux de population d'*I. sexdentatus* (9 & 10), selon l'axe 2. Les communautés associées aux autres sites différaient peu entre elles et occupaient une position intermédiaire dans le plan (fig.2). En saison 2, l'ordination montrait des sites globalement mieux séparés qu'en saison 1, mais avec un agencement des sites modifié (fig. 3). Les sites ségrégaient principalement selon l'axe 2. Deux sites, le 6 et le 9, se séparaient nettement des autres et présentaient des communautés bien individualisées. L'indice de Sorensen calculé entre les sites pour chaque saison était faible et systématiquement inférieur à 0,1, ce qui indiquait que les différences entre sites étaient essentiellement quantitatives (Tab. 4).

4.2 Effet des niveaux de population d'*Ips sexdentatus* sur les communautés

Les variables relatives aux niveaux de populations d'*I. sexdentatus* et aux modalités expérimentales (saison et export) ont d'abord été testées sur les données toutes saisons confondues (Tab.5). Ces variables ont toutes présenté des effets hautement significatifs sur la composition des communautés. Cependant ces variables n'expliquaient que 23% de l'inertie totale exprimée par la matrice d'abondance des espèces. Les effets les plus importants étaient ceux de TSD et du temps d'export, expliquant respectivement 32 et 25 % de l'inertie contrainte. Les autres variables relatives aux niveaux de populations (Deg1 & Deg2) expliquaient une proportion moindre de l'inertie contrainte avec 12 et 14 % (Tab. 5). PB3 était la variable qui expliquait le moins bien les variations dans la matrice représentant seulement 5% de l'inertie contrainte.

Les effets des variables explicatives ont ensuite été détaillés par saison, les résultats de l'analyse sont fournis dans le tableau 5. Pour chaque saison, toutes les variables testées présentaient un effet significatif à hautement significatif sur les communautés, le temps d'export était la variable qui expliquait la plus grande part de l'inertie contrainte (52% et 63% de l'inertie totale en saison 1 et 2 respectivement). En saison1 TSD et PB3 expliquaient une grande part de l'inertie contrainte (13,8 et 14,5 %) et Deg2 était la variable la moins explicative. En saison 2, toutes les variables relatives aux niveaux de populations expliquaient la même part de la variation de la matrice espèce (5 à 7 %). L'ensemble des variables relatives aux niveaux de populations (Deg1&Deg2, PB3, TSD) expliquaient une part plus importante de l'inertie contrainte en saison 1 (37%) qu'en saison 2 (24%).

4.3 Paramètres de colonisation des rondins

La densité de galeries maternelles est significativement plus élevée en saison 2 (245 ± 6) qu'en saison 1 ($153(\pm 6,3)$ ($p < 0,001$)) et le temps d'export n'a pas eu d'effet sur la densité de galeries maternelles ($p = 0,90$). La productivité d'*I. sexdentatus* est plus faible en saison 1 qu'en saison 2 cette différence n'était cependant pas significative ($p = 0,1$).

4.4 Effets des communautés associées sur la productivité d'*Ips sexdentatus*

Les effectifs totaux de la guilda des compétiteurs et des prédateurs ont significativement, mais faiblement, affecté la productivité d'*I. sexdentatus*, mais uniquement en saison 2. La relation était positive avec la guilda des prédateurs et négative avec celle de la guilda des espèces commensales (Tab. 6).

La productivité moyenne des rondins exportés au bout 6 semaines de colonisation était 2,5 à 3 fois inférieure (en saison 1 et 2 respectivement) à la productivité des rondins exportés au bout de 3 semaines. Cette différence était hautement significative pour les deux saisons ($p < 0,0001$).

Parmi toutes les espèces testées, quelques-unes seulement affectent significativement la productivité d'*I. sexdentatus*, mais ces relations sont faibles et toujours assorties d'une valeur de R^2 très faible et toujours inférieur à 0,17 (Tab. 7). Deux espèces de prédateurs *Paromalus parallelepipedus* et *Plegadeus dissectus*, présentent des relations négatives avec *I. sexdentatus*. Toutes les autres relations significatives sont positives et concernent *P. complanata*, *R. depressus*, les larves de *Rhizophagus* pour les prédateurs et *Hylastes attenuatus* pour les compétiteurs.

5 Discussion

Les communautés d'insectes associées à *I. sexdentatus* sur *P. pinaster* observées dans notre étude sont semblables à celles décrites précédemment sur un autre arbre-hôte de l'insecte, *Pinus sylvestris* L. (Lieutier, 1979 ; Kenis, 2004), ces espèces sont aussi couramment associées à d'autres espèces de scolytes ravageurs de conifères en Europe telles qu'*Ips typographus* (Weslien et Schroeder, 1999 ; Wermelinger, 2002) et *Tomicus piniperda* (Hérard and Mercadier, 1996). Globalement, d'un point de vue qualitatif les communautés associées aux scolytes ravageurs de conifères varient peu et les principaux genres de prédateurs (i.e. *Platysoma*, *Thanasimus*, *Rhizophagus*) se trouvent aussi associées aux scolytes nord-américains (Aukema et Raffa, 2002, 2004).

Comme pour les autres scolytes ravageurs, les communautés associées à *I. sexdentatus* sont très diversifiées, 85 espèces lui sont associées dans notre expérience. Une des particularités de cet assemblage est l'extrême rareté des hyménoptères parasitoïdes pourtant régulièrement associés à cette espèce sur *P. sylvestris* (Lieutier, 1974). Le pin maritime présente une écorce très épaisse, ce qui pourrait avoir gêné l'oviposition de ces insectes dont l'oviscape serait trop court pour atteindre leurs proies (Dahlsten et Stephen, 1974). Cela pourrait aussi expliquer pourquoi les quelques Hyménoptères récoltés sont des espèces qui pénètrent dans les galeries et ne pondent pas au travers de l'écorce pour parasiter leurs hôtes.

Une autre caractéristique de l'assemblage est l'importance des Staphylinidae qui dominent largement l'assemblage des espèces qualifiées de prédatrices, aussi bien en terme d'abondance que de nombre d'espèces. Ce groupe est généralement considéré comme saprophage ou nécrophage, alternant avec mycophagie. Toutefois, toutes ces espèces sont potentiellement prédatrices d'œufs et de jeunes larves d'autres espèces sous corticoles (Nikitsky, 1980 in Krivets and Kerchev, 2016; Ashe 1990). Il est possible qu'elles soient régulièrement associées aux scolytes mais leur taxonomie complexe fait qu'elles sont souvent écartées des études de communautés (Weslien et Regnander, 1992; Weslien and Shroeder, 1999).

Relativement peu de *T. formicarius* ont émergé des rondins pièges. Cet insecte est pourtant considéré comme un important prédateur des scolytes, tant au stade larvaire qu'adulte (Weslien, 1992 ; Aukema et Raffa, 2002). En saison 1, 80% des rondins hébergeaient des *T. formicarius* mais parmi ceux-ci 75% n'ont pas fourni plus de cinq adultes. Le temps de développement de ce prédateur est plus long que celui de ses proies et en fin de développement, le cannibalisme larvaire affecte fortement ses abondances (Weslien, 1992), ce qui pourrait expliquer les faibles productivités observées dans nos relevés. En saison 2, 80% des rondins ne contenaient aucun *T. formicarius* et seulement 32 individus ont été récoltés et que alors que cette espèce est potentiellement active jusqu'en fin d'été dans la région d'étude (Warzee, 2005). Il est possible que nous assistions alors au retour à l'endémie et que les *T. formicarius* aient migré vers des foyers actifs d'*I. sexdentatus* (Warzée, 2006). La saison explique une part importante de la variation des assemblages associés à *I. sexdentatus*. Beaucoup d'espèces sont remplacées lors de la seconde génération et les assemblages y sont aussi plus diversifiés. Ces variations concernent tous les sites, y compris ceux situés en zone endémique, ce qui suggère qu'elles pourraient bien correspondre à un effet de la saison. Il faut aussi noter qu'en saison 2 les effets de la pullulation sur les communautés s'estompent puisque les variables relatives aux niveaux de population d'*I. sexdentatus* expliquent une plus faible part des variations de la composition des communautés les effets.

Pour chaque saison, les ordinations NMDS montrent que les communautés échantillonnées différaient selon les sites, notamment en saison 1 où les communautés associées en zone endémique se séparent très nettement de celles des sites présentant les plus hauts niveaux de population d'*I. sexdentatus*. Les indices de Sorensen calculés entre site nous montrent que ces différences sont surtout d'ordre quantitatif. Cependant ces variations sont peu expliquées par les variables relatives aux niveaux des populations d'*I. sexdentatus*, ce faible effet pouvant s'expliquer par un pic de pullulation du sténographe trop ancien (2010). Cela pourrait en outre expliquer pourquoi en saison 2 l'organisation des sites ne présentait plus aucun lien clair avec les niveaux de population estimés. Il est possible alors que nous soyons trop éloignés de la pullulation pour en détecter encore les effets.

Le faible pouvoir de nos variables à expliquer les différences entre communautés pourrait venir aussi du fait que le gradient de niveau de population s'est finalement révélé discontinu. Il manquait en effet des stations correspondant à des niveaux de population intermédiaires à forts. Le nombre de station était peut-être trop faible. Nous avons choisi de privilégier un nombre important de rondins par placettes au détriment du nombre de placettes, pour assurer un échantillon le plus exhaustif possible. De plus, le fait de devoir changer plusieurs placettes en cours d'expérimentation nous a contraints à les éliminer du jeu de données lors des comparaisons inter-saisons, à l'origine d'une perte de puissance des tests statistiques.

L'analyse réalisée à partir de données d'émergence d'insectes a induit un décalage temporel d'une génération. Ainsi les émergents des rondins déposés au printemps correspondaient aux insectes adultes en été, tandis que ceux de la période estivale auraient émergé l'année suivante. Ce délai supplémentaire par rapport à la pullulation peut aussi expliquer la faiblesse des effets mesurés. Nous n'avons donc pas de données concernant les insectes de la première génération qui a suivi la pullulation. Il aurait été intéressant de coupler notre dispositif à un piège de type funnel trap pour pouvoir étudier.

Il est possible aussi que le niveau de dégâts à l'échelle locale ne soit pas un bon estimateur des niveaux de populations et qu'une échelle plus large ait été mieux adaptée.

La communauté associée à *I. sexdentatus* est complexe et de nombreuses interactions sont possibles entre les espèces associées, ces interactions pouvant interférer avec celles qui impactent directement *I. sexdentatus*. Cela peut expliquer le faible nombre d'espèces dont l'abondance a montré des relations significatives avec la productivité du scolyte. Il faut aussi insister sur la faiblesse des valeurs de R^2 , ce qui incite à rester très prudents quant à leur interprétation. Seules deux espèces ont semblé pouvoir réduire la productivité d'*I. sexdentatus* : *Paromalus*

parallelepipedus (Herb.) et *Plegaderus saucius* (Er.). *Plegaderus saucius* serait un prédateur d'œufs et de jeunes stades de scolytes (Shepherd et Goyer, 2005). Un autre Histeridae, *Platysoma elongatum* n'a lui montré aucune relation avec *I. sexdentatus* bien que les *Platysoma* soient connus pour être des prédateurs de scolytes à tous les stades de développement (Hérard et Mercadier, 1996 ; Aukema et Raffa, 2004 ; Shepherd, 2003, 2005).

Deux espèces, *P. complanata* et *R. depressus*, ont présenté une relation positive entre leur abondance et la productivité d'*I. sexdentatus*. Ce type de résultat est assez difficile à interpréter en termes de relations causales, mais il pourrait indiquer que ces deux espèces profitent d'une ressource produite par le scolyte. Il est établi que *R. depressus* peut consommer les œufs et les larves de scolytes, au point parfois d'affecter leurs populations (Schroeder, 1996). Il est possible que leur effectif réduit, bien que favorisé par l'abondance de leur proie, n'ait pas eu d'impact sur la productivité de cette dernière. Le régime alimentaire de *P. complanata* est moins clairement défini puisqu'il est mentionné soit comme prédateur, soit comme mycophage alternant probablement entre les deux selon les opportunités. Cela étant, compte-tenu de l'abondance et de la fréquence de cette espèce dans notre étude, il serait étonnant qu'elle soit prédatrice d'œufs ou de jeunes stades d'*I. sexdentatus* sans que l'on en ait observé les effets. La relation positive et forte entre les abondances d'*H. ater* Erich, un scolyte phloémophage, et celles d'*I. sexdentatus* suggère qu'*H. ater* est plus une espèce commensale que compétitrice d'*I. sexdentatus*.

L'abondance totale de la guildes des prédateurs a eu un effet positif sur la productivité d'*I. sexdentatus*, alors que celle des compétiteurs a eu un effet négatif. Ces effets étaient cependant très faibles et significatifs seulement en saison 2. Les densités de galerie relevées sur les rondins étaient très élevées et correspondaient à des densités de colonisation où la compétition intraspécifique s'exerce fortement (Pineau et al., article soumis). La prédation pourrait alors entraîner un relâchement de la compétition intraspécifique et finalement présenter des effets positifs sur la productivité. Dans ce contexte, les compétiteurs pourraient à l'inverse avoir renforcé les effets de la compétition intra spécifique, comme ce qui a été décrit pour des interactions simples entre *T. piniperda* et *A. aedilis* (Schroeder, 1994 ; Shroeder et Weslien, 1994). Des phénomènes de prédation intra-guilde ou de cannibalisme pourraient aussi se surajouter et complexifier les relations entre espèces (Schroeder, 1996, Weslien, 1994, Weslien et Regnander, 1992, Aukema, 2004).

Il s'avère donc difficile de détecter des relations fortes entre espèces dans ces communautés aux interactions complexes. Cette étude ne permet pas de confirmer ou de supposer un rôle fort des ennemis naturels dans la régulation des rétrogradations d'*I. sexdentatus*. Quoiqu'il en soit, la

productivité d'*I. sexdentatus* baisse de manière significative et importante avec le temps d'exposition aux organismes antagonistes (i.e. le temps d'export), alors que les densité de colonisation ne varient pas significativement entre ces périodes. Ce résultat suggère que les organismes antagonistes pourraient induire des mortalités importantes. Il montre les effets de la communauté associée de manière intégrative, en tenant compte de groupes non étudiés tels que les acariens, les nématodes et les pathogènes.

Tableau 1 : Caractéristiques des placettes échantillonnées. TSD : temps écoulé depuis le retour à l'endémie ; Deg1 : dégâts occasionnés la première année de pullulation (2010), exprimés en pourcentage de peuplement affecté sur un rayon de 5 km ; Deg2 : dégâts occasionnés la deuxième année de pullulation (2011), exprimés en nombre d'arbres tués au niveau des foyers de pullulation ; PB3 : nombre d'*I. sexdentatus* piégés dans les pièges barrières en avril-mai (S1) et juin-juillet (S3) 2012. Se reporter au texte et au tableau 2 pour plus de détails.

Site	Long.	Lat.	Niveaux de populations d' <i>I. sexdentatus</i>	Saison	Deg1	Deg2	TSD	PB3	
								S1	S2
1	-0,86	45,25	Endémique	S1+S2	0	0	10	210	972
3	-0,69	44,94	Endémique	S1+S2	0	0	10	295	638
4	-1,00	44,75	Epidémique/Permanent	S1	0,73	5	0	919	Na
8	-0,83	44,70	Epidémique/Permanent	S1	0,30	5	0	311	Na
12	-1,17	44,79	Epidémique/Permanent	S2	0,33	5	0	na	871
14	-1,25	44,47	Epidémique/Permanent	S2	0	5	0	na	731
5	-0,96	44,75	Epidémique/Actif	S1+S2	0,33	142	0	628	429
6	-0,91	44,76	Epidémique/Actif	S1+S2	0,63	42	0	521	723
9	-0,83	44,23	Epidémique/Actif	S1+S2	4,69	10374	0	1679	384
10	-0,97	43,96	Epidémique/Actif	S1+S2	4,77	1294	0	1981	399
7	-0,87	44,72	Epidémique/Eteint	S1+S2	0,25	0	1	456	679
11	-1,04	43,92	Epidémique/Eteint	S1	9,97	0	1	2234	Na
13	-0,88	44,60	Epidémique/Eteint	S2	0,19	0	1	na	286

Tableau 2 : Description des variables explicatives testées sur les assemblages d'espèces.

	Variables explicatives	Acronyme	Description
Estimation des niveaux de population du sténographe	Dégâts en 2010	Deg1	% du peuplement touché par des attaques de sténographe à 5 km autour de la placette
	Dégâts en 2011	Deg2	Nombre d'arbres morts en 2011 au niveau de la placette (foyer d'attaque)
	Temps Sans Dégâts	TSD	Temps écoulé en années depuis la dernière attaque sur la placette
	Pièges Barrière	PB3	Nombre des captures de sténographes cumulées par saison par placette en 2012
Echelles temporelles	Temps de colonisation des rondins	Export	Export en chambre climatique 3 et 6 semaines après le début de colonisation
	Période d'échantillonnage	Saison	L'expérience menée en Avril-mai et juillet – Août (saison 1 et 2)
Paramètre des rondins	Densité de colonisation	Lgalmat	Longueur de galerie maternelle cumulée par rondin
	Sténographes émergents	Steno	Nombre de sténographes émergents par rondin

Tableau 3 : Indices de dissimilarité de Sorensen et taux d'emboîtement des communautés (nestedness) calculés entre les saisons d'échantillonnage et entre les temps d'exportation.

Echelle de comparaison	Site	Saison	Indice de Sorensen (% nestedness)
Saison	1	-	0,45 (18)
	3	-	0,42 (22.6)
	5	-	0,42 (30.2)
	6	-	0,45 (31)
	7	-	0,41 (27)
	9	-	0,42 (24.2)
	10	-	0,45 (20)
Temps d'exportation 3 & 6 semaines	1	1	0,10 (57.4)
	1	2	0,15 (74.8)
	3	1	0,08 (48)
	3	2	0,13 (46.7)
	5	1	0 (-)
	5	2	0,12 (0)
	6	1	0,06 (100)
	6	2	0,15 (36.2)
	7	1	0,15 (12.4)
	7	2	0,12 (22.6)
	9	1	0,19 (73.8)
	9	2	0,15 (56)
	10	1	0,12 (63.8)
	10	2	0,09 (100)
	11	1	0,08 (48)
	12	2	0,09 (31.3)
	13	2	0,14 (56.3)
	14	2	0,17 (35.7)

Tableau 4 : Indices de dissimilarité de Sorensen entre sites pour chaque saison. Les cases blanches correspondent aux indices calculés pour la saison 1 et les cases grises pour ceux de la saison 2. Les valeurs manquantes correspondent aux sites remplacés entre les deux saisons d'échantillonnage.

Sites	1	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1		0.018	0.018	0.04	0.06	0.04	0.02	0.02	0.02	0.02	NA	NA	NA
3	0.08		0	0.02	0.04	0.02	0	0	0	0	NA	NA	NA
4	NA	NA		0.02	0.04	0.02	0	0	0	0	NA	NA	NA
5	0.05	0.05	NA		0.06	0	0.02	0.02	0.02	0.02	NA	NA	NA
6	0.08	0.03	NA	0.03		0.06	0.04	0.04	0.04	0.04	NA	NA	NA
7	0.08	0.05	NA	0.05	0.05			0.02	0.02	0.02	NA	NA	NA
8	NA	NA	NA	NA	NA	NA		0	0	0	NA	NA	NA
9	0.1	0.4	NA	0.04	0.04	0.07	NA		0	0	NA	NA	NA
10	0.8	0.05	NA	0.03	0.03	0.08	NA	0.07		0	NA	NA	NA
11	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA		NA	NA	NA
12	0.05	0.08	NA	0.03	0.05	0.08	NA	0.07	0.05	NA		NA	NA
13	0.06	0.04	NA	0.01	0.01	0.04	NA	0.04	0.04	NA	0.04		NA
14	0.09	0.05	NA	0.08	0.05	0.05	NA	0.05	0.08	NA	0.08	0.07	

Tableau 5 : Effets des estimateurs des niveaux de population d'*I. sexdentatus*, de la saison d'échantillonnage et du temps de colonisation des rondins sur les assemblages d'espèces (Canonical analysis of principal coordinates).

Saison	Variables	Inertie totale	<i>P</i>	% inertie contrainte
1 + 2	TSD	4.00	0.001***	32.2
	Deg1	1.75	0.001***	14.1
	Deg2	1.53	0.001***	12.3
	PB3	0.5	0.005**	4
	Export	3.18	0.001***	25.6
	Saison	1.44	0.001***	11.6
	Résidus	28.4		
1	TSD	0.49	0.001**	13.78
	Deg2	0.31	0.005**	8.77
	PB3	0.51	0.001***	14.53
	Export	1.83	0.001***	51.98
	Résidus	9.86		
2	TSD	0.23	0.007**	5.58
	Deg1	0.20	0.01**	5.06
	Deg2	0.30	0.002**	7.57
	PB3	0.24	0.002**	5.83
	Export	2.54	0.001***	62.68
	Résidus	7.60		

Tableau 6 : Effets des abondances totales par guildes sur la productivité d' *I. sexdentatus*.

Variable de réponse	Variable explicative	Estimate ($\pm$ SE)	R^2 adjust
Productivité saison 1	Abondance de prédateurs	0.002 ns	0.004
	Abondance de compétiteurs	-0.001 ns	
Productivité saison 2	Abondance de prédateurs	0.003***	0.25
	Abondance de compétiteurs	-0.002*	

Tableau 7 : Effets l'abondance des espèces associées à *I. sexdentatus* sur sa productivité. Résultats obtenus à partir de modèles additifs généralisés avec effets aléatoires (gamm), seules les relations significatives sont présentées. Voir l'annexe 1 pour les abréviations des noms d'espèces.

Variables de réponse	Variables explicatives (effectifs)	Estimate ($\pm$ SE)	<i>t</i>	<i>R</i> ² adjust
Productivité	Par_pa (2 627)	-0.05(0.01)	-3.057***	0.09
	Ple_sa (3 292)	-0.02 (0.01)	-2.9*	0.02
	Pla_co (14 498)	0.06(0.02)	2.72**	0.07
	Hyl_at (918)	0.14 (0.025)	5.035***	0.17
	LRhi (266)	0.07 (0.02)	3.931***	0.09
	Rhi_de (121)	0.29 (0.002)	2.34*	0.06

Figure 1 : Nombre d'espèces d'insectes récoltés et proportions relatives du nombre d'individus par guildes trophique pour chaque saison d'échantillonnage (N> 50 individus).

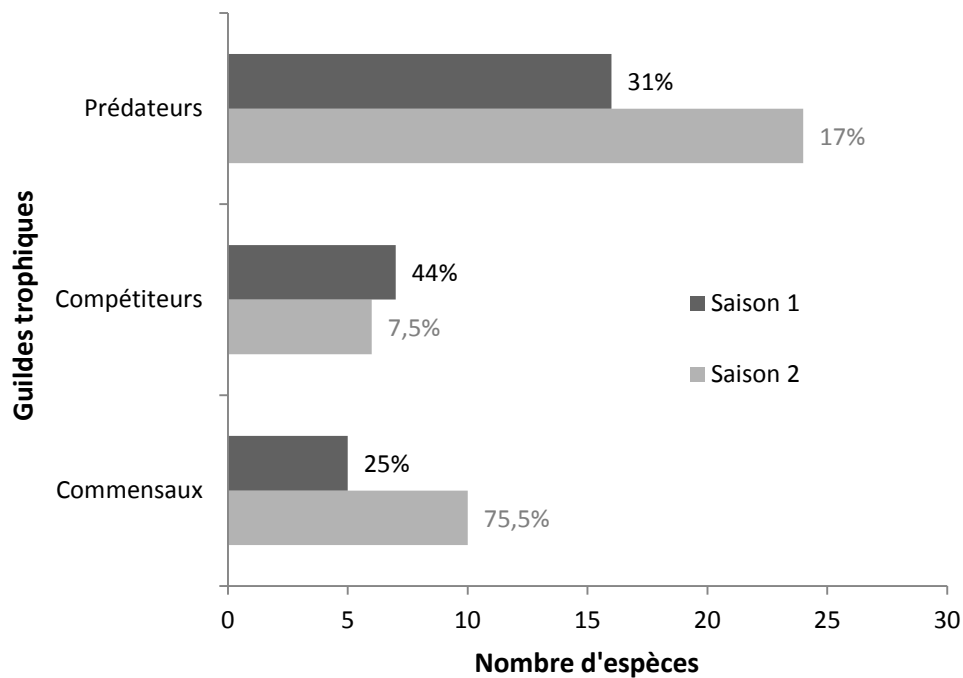


Figure 2 : Ordination NMDS (K = 3, stress = 0.164) des rondins échantillonnés en saison 1 selon la composition de leurs assemblages d'espèces et regroupement par site.

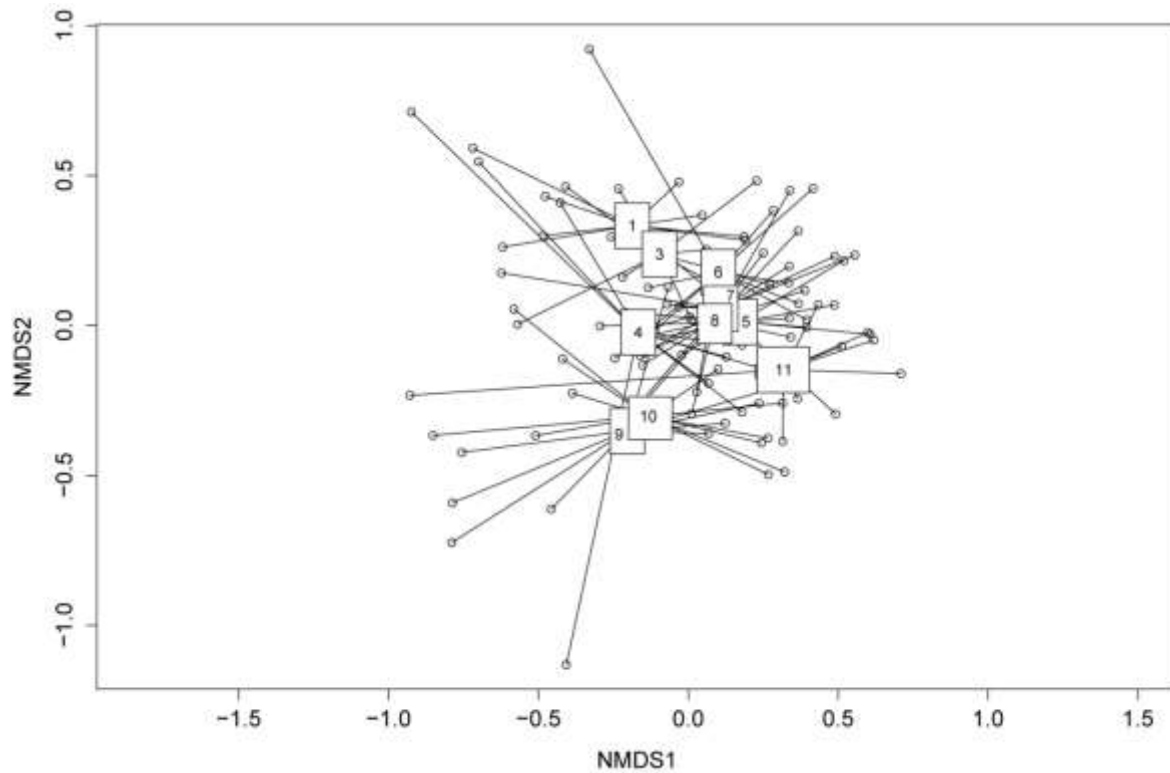
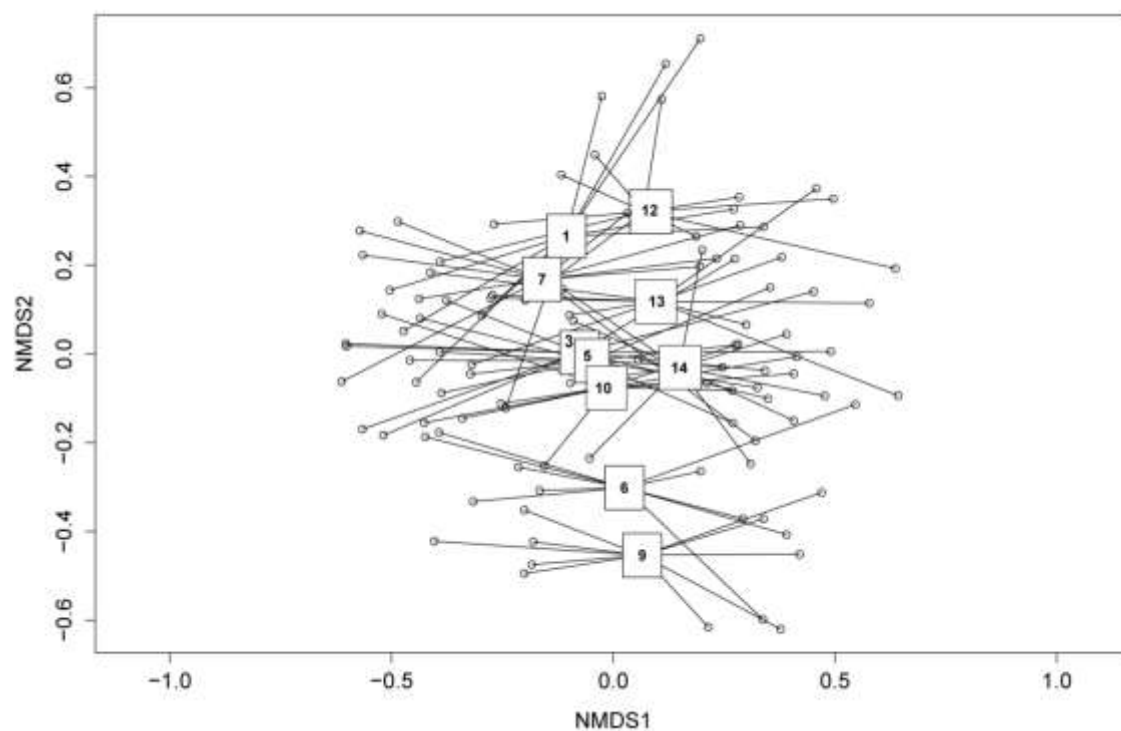


Figure 3 : Ordination NMDS (K = 3, stress = 0.165) des rondins échantillonnés en saison 2 selon la composition de leurs assemblages d'espèces et regroupement par site.



Annexe 1

Liste taxonomique exhaustive des insectes récoltés. Pour chaque taxon est fourni : les abondances par saison, le stade auquel l'insecte est récolté, et la guildes trophique (comp : compétiteurs, pred : prédateurs, comm : commensaux)

Taxon	Code	Abondances		Stade	Guildes
		S1	S2		
Coleoptera					
Cerambycidae					
<i>Acanthocinus aedilis</i> (L.)	Aca_aed	200	0	A	comp
<i>Acanthocinus griseus</i> (F.)	Aca_gri	0	53	A	comp
<i>Arhopalus rusticus</i> (L.)	Ar_ru	6	7	A	comp
<i>Monochamus galloprovincialis</i> (Olivier)	Mo_gal	0	16	A	comp
<i>Rhagium inquisitor</i> (L.)	Rha_in	111	0	A	comp
Cleridae					
<i>Thanasimus formicarius</i> (L.)	Tha_fo	349	32	A+L	pred
Corylophidae					
?	Cory	0	249	A	comm
Curculionidae					
<i>Brachytemnus porcatus</i> (Germar)	Cosso	23	574	A	comp
<i>Crypturgus</i> spp	Cry_spp	4 653	10 840	A	comp
<i>Gnathotrichus materiarius</i> (Fitch)	Gna_mat	3 238	769	A	comm
<i>Hylastes ater</i> (Pay.)	Hyl_at	786	132	A	comp
<i>Hylastes</i> spp ^a	Hyl_sp	22 109	363	A	comp
<i>Hylurgops palliatus</i> (Gyl.)	Hyl_pal	61	0	A	comp
<i>Hylurgus ligniperda</i> (F.)	Hyl_li	487	47	A	comp
<i>Orthotomicus erosus</i> (Wollaston)	Or_ter	393	1 089	A	comm
<i>Xyleborus eurygraphus</i> (Ratz.)	Xyl_eur	616	71	A	comm
Histeridae					
<i>Paromalus parallelepipedus</i> (Herb.)	Par_pa	1 330	1 297	A	pred
<i>Platysoma elongatum</i> (Thunberg)	Pla_el	2 383	1 186	A	pred
<i>Plegaderus dissectus</i> (Er.)	Ple_di	194	67	A	pred
<i>Plegaderus saucius</i> (Er.)	Ple_sa	694	2598	A	pred
Laemophloeidae					
?	Laem_spp	16	37	A	pred
Monotomidae					
<i>Rhizophagus depressus</i> (F.)	Rhi_de	385	12	A+L	pred
<i>Rhizophagus ferrugineus</i> (Pay.)	Rhi_fe	650	86	A	pred
Mycetophagidae					

Taxon	Code	Abondances		Stade	Gilde
		S1	S2		
<i>Mycetophagus quadripustulatus</i> (L.)	My_qua	0	16	A	comm
Ptililidae	Ptili	1 589	20 715	A	comm
Staphilinidae					
<i>Phloeonomus punctipennis</i> (Thom.)	Phlo_pu	406	1 724	A+L	pred
Staphylinidae (larve) sp. 10	Lsta_10	0	19	L	pred
Staphylinidae (larve) sp. 2	Lsta_2	43	8	L	pred
Staphylinidae(larve) sp. 3	Lsta_3	51	9	L	pred
Staphylinidae(larve) sp. 7	Lsta_7	0	578	L	pred
Staphylinidae(larve) sp. 8	Lsta_8	0	7 107	L	pred
Staphylinidae(larve) sp. 9	Lsta_9	0	2 155	L	pred
Staphylinidae(larve) sp. 11	Sta_11	0	36		pred
<i>Atheta coriaria</i> (Kraatz)	Ath_co	0	751	A	pred
<i>Phloeopora corticalis</i> (Gravenhorst)	Phlo_co	0	230	A	pred
<i>Phloeopora testacea</i> (Mannerheim)	Phlo_te	0	1 154	A	pred
<i>Placusa complanata</i> (Er.)	Pla_co	11 928	2170	A+L	pred
<i>Thiasophila angulata</i> (Er.)	Thi_an	0	91	A	pred
Sylvanidae					
<i>Silvanus bidentatus</i> (F.)	Syl_bi	9	2	A	pred
<i>Silvanus unidentatus</i> (Olivier)	Syl_un	0	45	A	pred
Tenebrionidae					
<i>Corticeus pini</i> (Panzer)	Cor_pi	632	1 254	A+L	pred
Zopheridae					
<i>Aulonium ruficorne</i> (Olivier)	Aul_ru	17	381	A	pred
<i>Endophloeus markovichianus</i> (Piller & Mitterpache)	En_ma	19	22	A	pred
Nitidulidae					
<i>Epurea marseuli</i> (Reitter)	Ep_mar	294	547	A+L	pred
Diptera					
Cecidomyiidae					
?	Ceci	0	446	A+L	comm
Dolichopodidae					
<i>Medetera</i> sp	Med_2	0	30	A	pred
<i>Medetera excellens</i> (Frey)	Med_ex	24	229	A	pred
<i>Medetera signaticornis</i> (Loew)	Med_si	321	1 473	A	pred
Lonchaeidae					
<i>Lonchaea</i> sp	Lonch_2	34	49	A	pred
<i>Lonchaea collini</i> (Hackman)	Lon_co	0	660	A+L	pred
Sciaridae	Sciar	10 125	96 949	A	comm
Stratiomyidae					
<i>Zabrachia minutissima</i> (Zet.)	Za_mi	0	1 278	A+L	pred

Taxon	Code	Abondances		Stade	Gilde
		S1	S2		
Diptère espèce1	Dip_1	0	461	A	comm
Diptère espèce1	Dip_2	0	85	A	comm
Diptère espèce1	Dip_4	0	40	A	comm
Heteroptera					
Anthocoridae					
?	Lantho_2	0	18	L	pred
Anthocoridae sp1	Antho_1	104	5	A+L	pred
<i>Scoloposcelis pulchella</i> (Zet.)	Sco_pu	0	140	A+L	pred
Hymenoptera					
<i>Rhopalus</i> spp	Hym_spp	0	49	A	pred
Hyménoptère sp1	Hym_1	19	78	A	pred
Psocoptera					
	Psoq	0	511	A	comm
Arachnida					
Pseudoscorpiones	P_scorp	68	303		pred

^a *Hylastes* spp. : *H. attenuatus* (Herbst) et *H. angustatus* (Er.)

^b *Crypturgus* spp. : *C. cinereus* (Herbst) et *C. pusillus* (Eich.)

Chapitre III.

Effet de la température sur la dynamique
des populations d'*Ips. sexdentatus*

Article publié dans la revue Agricultural and Forest Entomology

Chapitre III

Effet de la température sur la dynamique des populations

d'*I. sexdentatus*

1 Présentation de l'étude

Les deux premiers chapitres de ce manuscrit traitaient des effets des facteurs de régulation des populations susceptibles d'intervenir dans la rétrogradation des pullulations d'*I. sexdentatus*. Dans ce dernier chapitre nous allons nous intéresser à un facteur qui, s'il n'est pas capable de déclencher une pullulation, serait susceptible d'en aggraver les conséquences.

Contexte

Depuis un siècle, les températures moyennes ont augmenté de 0,58°C et les toutes estimations indiquent qu'elles devraient encore s'élever de 1 à 4°C d'ici à la fin de ce siècle (Hansen et al., 2006; IPCC, 2013). Comme pour la plupart des ectothermes, la température a des effets directs sur le développement et la physiologie des insectes (Logan et al., 2003). Ainsi le réchauffement climatique pourrait, en raccourcissant le développement larvaire, augmenter nombre de générations par an des espèces multivoltines et favoriser une productivité accrue (Ayres et Lombardero, 2000; Bale et al., 2002; Jönsson et al., 2009). Toutefois, il est connu qu'au-delà d'un certain optimum, variable suivant les espèces, la température pourrait aussi avoir des effets négatifs sur le développement et la fitness des insectes (Atkinson, 1994; Angilletta et al., 2004 ; Arendt, 2011).

Pour *I. sexdentatus*, espèce multivoltine, le réchauffement climatique pourrait donc induire

des générations additionnelles, augmenter la productivité annuelle et aboutir à une augmentation des dégâts lors des pullulations. Cependant, ces effets pourraient être contrebalancés par une perte de fitness des descendants, induite par les températures élevées. De plus, le développement de chaque génération se produisant à des températures différentes, cela pourrait induire des variations de qualité inter générationnelles, selon les saisons. Dans un contexte où les risques de pullulations de scolytes sont accrus, il était important d'étudier les effets de la température sur la dynamique des populations de cet insecte.

Objectifs

- i) Déterminer les besoins thermiques d'*I. sexdentatus* ;
- ii) Estimer le nombre de générations possibles par an dans le massif des Landes de Gascogne ;
- iii) Estimer les effets de la température sur la productivité et la qualité des descendants.

Protocole expérimental

Pour étudier les effets de la température sur le développement d'*I. sexdentatus* les élevages devaient être menés dans des armoires climatiques. Or, cet insecte creuse des galeries maternelles de plusieurs dizaines de centimètres, ce qui posait problème par rapport à l'espace réduit des enceintes climatiques. Nous avons donc réalisé une expérience préliminaire afin de déterminer la taille minimale de rondin qui permettrait un développement complet, sans surmortalité larvaire et en conservant une productivité optimale. Nous avons déterminé qu'il était possible d'élever *I. sexdentatus* sur des quarts de rondins de 25 cm de long.

Nous avons testé six régimes de températures (12°C, 15°C, 18°C, 21°C, 23°C, 25,5°C) qui correspondaient aux températures moyennes mensuelles relevées en Aquitaine durant la période de vol du scolyte, auxquelles nous avons ajouté une modalité correspondant à la plus haute température testée (août) élevée de 2°C. Pour mimer les conditions naturelles, les armoires climatiques étaient programmées de façon à faire varier la température régulièrement selon un cycle journalier. Nous avons estimé, pour chacune des températures d'élevage, la vitesse de développement, la productivité (nombre de descendants / couple de parent) et la qualité des descendants via des mesures de teneur en lipides, poids sec et la longueur des élytres.

Les températures minimales et maximales de développement ont été estimées à partir du

taux de développement aux différentes températures testées, ainsi que les besoins thermiques de l'insecte pour effectuer l'intégralité de son développement (K).

Nous disposons d'une base de données des températures journalières acquises entre 1996 et 2013. Le nombre de génération par an a donc pu être calculé pour chaque année en faisant la somme jour après jour des degrés au-dessus du seuil minimal de développement qui était ensuite divisé ensuite par K.

Principaux résultats

Le seuil minimal de développement a été estimé à 10,9°C, l'optimum à 29°C et le seuil maximal à 36°C. Les besoins thermiques de l'insecte nécessaires pour la réalisation de l'ensemble de son développement ont été estimés à 517 degrés-jours.

Sur la gamme de températures testées, la productivité a augmenté de manière exponentielle avec la température. Néanmoins, la qualité des descendants a commencé à décroître dès 17 - 18°C. Cela suggère l'existence d'un compromis entre productivité et fitness selon la température de développement.

Ips sexdentatus effectue normalement 2 générations par an dans le massif des Landes de Gascogne, exceptionnellement ce nombre pourrait passer à trois générations lors des années chaudes, lorsque la moyenne annuelle des températures dépasse 14°C (comme en 2003).

Un calcul simple basé sur les estimations de nos modèles, nous a permis de déterminer que la combinaison des effets de la température sur la productivité et sur le voltinisme pourrait en théorie augmenter la population d'un facteur 15 entre une année normale (2002) et une année chaude (2003). Cet accroissement pourrait toutefois être modulé par la perte de fitness des descendants et par un possible blocage automnal de développement induit par la photopériode.

Ces résultats indiquent aussi que les générations pourraient présenter des profils différents en terme de démographie et de qualité selon les saisons.

Effect of temperature on the reproductive success, developmental rate and brood characteristics of *Ips sexdentatus* (Boern.)

Xavier Pineau*, Guillaume David†, Zsuzsanna Peter†, Aurélien Sallé*, Mathilde Baude*, François Lieutier* and Hervé Jactel†

**LBGEC, INRA, Université d'Orléans, 45067 Orléans, France, and* †*BIOGECO, INRA, University of Bordeaux, 33610 Cestas, France*

- Abstract**
- 1 Global warming is predicted to enhance the development rate and increase the number of generations in multivoltine insects. For secondary forest pests, such as the pine bark beetle *Ips sexdentatus*, the resulting increase in population level could trigger more frequent outbreaks. However, this positive effect could be outweighed by a temperature-dependent decrease in offspring quality.
 - 2 To test these hypotheses, we carried out a laboratory rearing experiment with maritime pine logs at six temperature regimes reproducing hourly fluctuations and averaging 12–25.5 °C. We estimated the thermal requirements for a complete development of the beetle and the number of offspring per female. The offspring quality was estimated using three traits: dry body weight, elytra length and lipid content.
 - 3 The minimum and maximum developmental threshold were estimated at 10.9 and 36 °C, respectively, and the thermal requirements for complete development were estimated at 517 degree-days. We predicted a mean of two generations per year in southwestern France, although an additional generation could occur during warmer years. The number of offspring increased exponentially with temperature, although we observed a curvilinear response of offspring traits to temperature, with optima at 15–18 °C.
 - 4 This suggests that there are trade-offs between productivity and quality of offspring. Global warming is therefore likely to result in higher number of generations of *I. sexdentatus* per year, with larger broods but of reduced fitness at high temperatures.

Keywords Bark beetles, developmental parameters, lipid content, offspring quality, voltinism.

Introduction

As a result of climate change, the annual mean temperature on Earth has increased by 0.85 °C in the past century and is expected to further increase by 1–4 °C by 2100 (Hansen *et al.*, 2006; IPCC, 2013). Climate change is also predicted to increase the frequency, duration and severity of extreme weather events such as storms, summer heat waves or droughts in Europe (Beniston *et al.*, 2007; IPCC, 2013). These disturbances may have dramatic consequences for the functioning and continuity of forest ecosystems because the long lifespan and slow growth of trees does not allow for rapid adaptation (Dale *et al.*, 2001; Lindner *et al.*, 2010). Numerous forest diebacks have already been attributed to recent global warming and the increase in drought frequency (Allen *et al.*, 2010; Pautasso *et al.*, 2010).

Correspondence: Hervé Jactel. Tel.: +33 557122739; fax: +33 557122881; e-mail: herve.jactel@pierreton.inra.fr

Climate change can also deeply affect tree–pest interactions, through direct and indirect effects. Indirectly, environmental events affecting tree vigor, such as water stress, are expected to favour many forest insects, by lowering host tree resistance (Koricheva *et al.*, 1998; Huberty & Denno, 2004; Jactel *et al.*, 2012). Directly, insects are particularly sensitive to warming because they are ectothermic organisms with a short life cycle (Logan *et al.*, 2003). Temperature increase can reduce the development time and thus increase the number of generations per year (Ayres & Lombardero, 2000; Bale *et al.*, 2002; Jönsson *et al.*, 2009). The enhancement of egg maturation and the improvement of oviposition rates with temperature can also increase the fecundity and, ultimately, the productivity in some insects (Wermelinger & Seifert, 1999; Berger *et al.*, 2008). However, above a specific optimum, a temperature increase may have negative effects on insect development and lifespan (Rouault *et al.*, 2006). Furthermore, temperatures that occur during development can affect morphological and physiological traits of the imago stage.

For example, in colder environments, adults tend to be larger (Atkinson, 1994; Angilletta *et al.*, 2004). By reducing body size, an increase in temperature can affect the dispersal and fecundity of insects (Arendt, 2011). However, temporal variation of temperature maybe more important than a slight increase in mean values for the local persistence of insects (Hoffmann *et al.*, 2002; Thompson *et al.*, 2013). For example, higher thermal variability may reduce population growth or individual performances and thus compensate for the positive effects of warmer temperature (Wang *et al.*, 2009; Bozinovic *et al.*, 2011; Vasseur *et al.*, 2014). Consequently, the combined indirect and direct effects of climate change on pest insects could sharply affect their population dynamics and increase the risk of outbreaks (Ayres & Lombardero, 2000; Dale *et al.*, 2000; Logan *et al.*, 2003).

Bark beetles (Coleoptera: Curculionidae) are major pests of conifer forests around the world. To establish and reproduce in the inner bark of their host tree, these insects need to exhaust its resistance capacities (Raffa & Berryman, 1983; Lieutier, 2004). This is generally achieved through mass attacks and association with pathogenic fungi (Lieutier *et al.*, 2009). Most bark beetles are considered as secondary pests, colonizing decaying trees for which a low number of attacks is sufficient for successful establishment. Therefore, the expected increase in forest diebacks will probably trigger large-scale outbreaks of bark beetles. Some recent outbreaks have been attributed to warmer and drier climate conditions, such as in the southeastern and western U.S.A. (Williams & Liebhold, 2002), as well as in the Bavarian National Park (Lausch *et al.*, 2013) and the Sumava National Park (Jonášová & Prach, 2004) in Europe. Consequently, there is an increasing demand for a better understanding of relationships between temperature and bark beetle population dynamics.

Various statistical models have been used to study the effect of temperature on bark beetles development rate. They are based either on correlation between current species distributions and climatic variables (Williams & Liebhold, 2002; Logan *et al.*, 2003) or on mechanistic relationships between temperature and species-specific physiological responses (Ungerer *et al.*, 1999; Battisti *et al.*, 2005; Baier *et al.*, 2007; Seidl *et al.*, 2007; Jönsson *et al.*, 2009). Most models rely on the effect of temperature on development time, survival and productivity, although they generally do not take into account the effect of temperature on offspring qualitative parameters determining fitness. Yet, bark beetle body size and lipid content, a measure of available energy, can be affected by temperature (Atkins, 1967; Safranyik & Whitney, 1985; Kingsolver & Huey, 2008; McKee & Aukema, 2015). Such changes in energy resources and allocation could in turn influence bark beetle population dynamics through an impact on dispersal, fecundity, winter survival, pheromone production and longevity of offspring (Anderbrant & Schlyter, 1989; Jactel, 1993; Dworschak *et al.*, 2014; but see also Botterweg, 1982). Interestingly, the thermal optimum for development rate can be different from the optimum for offspring fitness (McKee & Aukema, 2015). This suggests that, depending on temperature, different brood profiles could be produced (i.e. broods with high development rate producing beetles with low fitness versus broods with fewer offspring but of higher fitness).

Ips sexdentatus Böern. is a secondary pest of pines in Europe. However, it can cause severe damage to pine forests during outbreaks, which are often triggered by windstorms. For

example, in the Aquitaine region (southwestern France), after the devastating Klaus (2009) hurricane, *I. sexdentatus* populations killed 4 million m³ of pines, in addition to the 43 million m³ of storm-felled trees (Gardiner *et al.*, 2010). Despite its economic importance, few studies have dealt with the population dynamics of *I. sexdentatus* (Chararas, 1962; Jamin, 1977; Vallet, 1982; Lévieux *et al.*, 1985). This species is multivoltine and two to five generations have been reported in the temperate and Mediterranean areas of Europe (Chararas, 1962; Jamin, 1977; Vallet, 1982). It overwinters at the adult stage, within the bark of previously colonized host trees or in the litter (Vallet, 1982). The oviposition occurs in spring and summer but appears to be inhibited in autumn (Vallet, 1981). It has been hypothesized that a reproductive diapause occurs in autumn, triggered by changes in the photoperiod and/or the temperature regime (Vallet, 1981).

Similar to other bark beetles, assuming the availability of suitable hosts, the ability to colonize vigorous trees during outbreaks and, consequently, the extent of damage are both related to population productivity and the number of generations per year. Because both parameters are likely enhanced by higher temperatures, increasing damage by *I. sexdentatus* is expected in response to global warming. However, this might be buffered by a decrease in offspring fitness. For example, mid or late season generations could experience very different thermal conditions than spring generations, which may result in marked differences in brood characteristics, such as development rate, productivity and qualitative parameters. For pest management purposes, in addition to the availability of breeding substrate, it is important to better assess changes in offspring productivity and fitness across intra-annual generations. This could allow an estimation of the impact of additional generations on bark beetle population dynamics during warm years.

The present study aimed to: (i) determine the thermal requirements for *I. sexdentatus* by performing breeding at different temperatures under controlled laboratory conditions mimicking day/night cycle patterns; (ii) calculate the theoretical number of generations per year based on temperatures recorded over the last 20 years in the Aquitaine region; and (iii) estimate the effect of temperature on the number of offspring and their individual traits.

Materials and methods

Temperature regimes

Insects were reared in logs of maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton) placed in separate climatic chambers under six temperature regimes (Table 1). Five regimes were defined according to climatic conditions encountered by the beetles during their flight activity (i.e. for temperatures above 18 °C) (Vallet, 1982). They corresponded to the mean monthly temperatures recorded in the Aquitaine region from April to August according to data from the INRA-Cestas (44.74 °N; 0.68 °W) meteorological station during 18 years (1996–2013) in the Aquitaine region. The sixth temperature regime was the highest temperature (August) increased by 2 °C to mimic the A1B scenario of IPCC (Stocker *et al.*, 2013).

To recreate daily thermal variations, temperatures in the climatic chambers followed a sine curve with a 24-h period. The maximum daily temperature (T_{max}) was reached at 13.00 h and

Table 1 Summary of the temperature regimes and photoperiods (day and light conditions) used in climatic chambers

Month	April	May	June	July	August	August + 2 °C
Mean rearing temperature (°C)	12	15	18	21	23	25.5
Minimum temperature (°C)	6	10	12	14	15	17
Maximum temperature (°C)	18	21	24	27	30	35
Photoperiod (light/dark)	13:11	14:10	16:8	15:9	14:10	14:10

the minimum temperature ($T_{\min}$) at midnight. During these daily variations, temperature increased or decreased by 2 °C every 2 h. T_{mean} was the daily mean temperature. For the coldest temperature regime, temperature raised above the threshold for flight activity during 2 h every day, enabling offspring emergence. The photoperiod was adjusted to that of the corresponding month in the Aquitaine region to mimic field conditions encountered by beetles during their activity period (Table 1). The relative humidity was set at 60–75%.

Materials and rearing conditions

In winter 2014, overwintering *I. sexdentatus* mature adults were collected under the bark of maritime pines felled in the Aquitaine region (Lesperon, 43°58'20.3" N; 1°04'24.4" W). These beetles were used to infest maritime pine logs at a low density level (0.3 females per dm²) during one generation under an LD 16:8 h photocycle at 25 ± 1 °C and their offspring were used for the experiment. This breeding density was selected among the lowest attack densities observed under natural conditions (Jactel & Lieutier, 1987; X. Pineau, unpublished data) to avoid intraspecific competition during larval development in the rearing logs.

The rearing experiment was carried out on logs (length 25 cm, diameter 15 cm) collected from three maritime pines felled in February 2014. Although *I. sexdentatus* bore long maternal galleries, up to 50 cm (Chararas, 1962), a preliminary study investigating the effect of log length on rearing conditions showed that 25-cm long logs did not significantly affect the offspring survival (X. Pineau, unpublished data). Each log was then cut lengthwise into four quarters of log. Six quarter of logs from each of the three sample trees were systematically allocated to the six climatic conditions according to the experimental design: six temperature regimes × three trees × six quarter of logs (replicates) = 108 quarters of logs. Quarter of logs are referred to as 'logs' throughout the present study for the sake of simplicity. Bark thickness and area and phloem thickness were recorded and, to avoid desiccation, every cut face was sealed with paraffin wax. The logs were then stored at 3 °C for 1 month until the beginning of the experiment.

Adult beetles were settled on each log according to the natural host colonization process. The male was first placed in a small hole drilled through the bark, 5 cm from a log end, and the entrance was covered by a gelatin capsule to prevent the beetle from escaping. After 24–48 h, once the nuptial chamber was excavated as revealed by the presence of frass, a female was introduced. Dead or lost males were replaced, up to twice. After observing that the establishment of parent beetles was successful (presence of frass), logs were placed in climatic chambers, each in a separate mesh bag equipped with a collector. The collectors

were inspected on a daily basis for the emergence of parent and offspring beetles.

Measured variables on beetles

The dates of beginning and end of offspring emergence were recorded for each log. The development duration (d) of offspring emerging from a given log was then set as the difference between the date of the beginning of the experiment (date of settlement of parent beetles in the log) and the mean date of emergences (date of collection of callow adults emerging from the log). The development rate (r) was the inverse of development duration ($r = 1/d$). The number of offspring collected every day for each log was also noted. Emerging beetles were sexed on the basis of the stridulation produced only by females to calculate a sex ratio per log. One week after the last emergence, the log was debarked and the number of larvae and live or dead beetles was recorded. It was not possible to observe the maternal and larval galleries because callow adults perform a maturation feeding within the inner bark of their larval host tree, which generally destroys the remaining tissues.

Individual offspring quality was estimated through lipid content, dry weight and elytra length. The collected offspring beetles were stored at –20 °C until lipid content was measured. All emerging insects bred at low temperatures were analyzed. As a result of the large number of insects emerging from logs at the three highest temperatures, a random sub-sample of 627 out of 812 insects was analyzed. The elytra length was measured on dead beetles, before drying, using a binocular microscope. The lipid content was then quantified according to the protocol of David *et al.* (1975). The insects were dried at 60 °C during 24 h and weighted (DW_1). Lipids were extracted from dried insects by putting them twice into a 1-mL diethyl ether bath for 24 h at 40 °C. The insects were dried again at 60 °C during 24 h and weighted (DW_2). The lipid content (LC) as a percentage was calculated as described in McKee and Aukema (2015), according to the equation

$$LC = \left(\frac{DW_1 - DW_2}{DW_1} \right) \times 100 \quad (1)$$

Data analysis

All data analyses were performed with the R software (R Development Core Team, 2005).

Minimum temperature development threshold (MDT). The relationship between development rate (r) and temperature (T) was

4 X. Pineau et al.

modelled with a linear regression (Eqn 2) using values within the linear range (i.e. in between the minimum and optimum temperatures of development) (Campbell *et al.*, 1974; Wermelinger & Seifert, 1998; Naves & de Sousa, 2009):

$$r_{T_{\text{mean}}} = a \times T_{\text{mean}} + b \quad (2)$$

where $r_{T_{\text{mean}}}$ is the development rate obtained at T_{mean} , the mean temperature ($^{\circ}\text{C}$) of rearing. This model enabled the estimation of the MDT, which corresponded to the x -intercept point of the regression equation. This was calculated as:

$$\text{MDT} = -b/a \quad (3)$$

According to Campbell *et al.* (1974) the SE was estimated as:

$$\text{SE}_{\text{MDT}} = \frac{\bar{r}}{a} \sqrt{\frac{s^2}{N \times \bar{r}^2} + \left(\frac{\text{SE}_a}{a}\right)^2} \quad (4)$$

Where $\bar{r}$ is the sample mean, s^2

N is the number of observations and SE_a is the SE associated with a .

Thermal constant. The mean sum of degree-days (K) needed to complete the development was calculated as the reciprocal value of the slope of regression line (Campbell *et al.*, 1974; Wermelinger & Seifert, 1998):

$$K = 1/a \quad (5)$$

with the SE of K :

$$\text{SE}_K = \text{SE}_a / a^2 \quad (6)$$

Optimal development temperature. The relationship between development rate and temperature across the whole range of temperature is usually nonlinear. We used the nonlinear Logan/Lactin model to fit the development rate against mean temperatures and estimate the optimal development temperature (Lactin *et al.*, 1995). The model equation was:

$$r_{T_{\text{mean}}} = e^{\alpha \times T_{\text{mean}}} - e^{\left(\alpha \times T_{\text{mean}} - \frac{T_{\text{max}} - T_{\text{mean}}}{\beta}\right)} + \gamma \quad (7)$$

where T_{mean} is the mean temperature ($^{\circ}\text{C}$) of the experimental modality, T_{max} is the lethal temperature threshold, α is the development rate at the optimum temperature, β is the difference between T_{max} and the optimal temperature threshold for development, and γ is a constant that allows the equation to cross the x -axis (Lactin *et al.*, 1995). This model enables the estimation of the optimal temperature threshold, which is the T_{mean} value at the inflection point of the curve (Wermelinger & Seifert, 1998). Thus, after setting the first derivative of (Eqn 7) equal to zero, the optimal temperature threshold for development, T_{opt} , was calculated as:

$$T_{\text{opt}} = T_{\text{max}} - \frac{\beta \ln(\alpha\beta)}{\alpha\beta - 1} \quad (8)$$

For all models (linear and nonlinear) we used mixed effects models with tree and log as random effects and temperature as fixed effects.

Voltinism. The number of generations per year was calculated, for all years between 1996 and 2013, as the annual sum of degree days (DD) above MDT divided by K :

$$\text{DD} = \sum_{i=1}^d \left(\frac{T_{\text{max}_i} + T_{\text{min}_i}}{2} \right) - \text{MDT} \quad (9)$$

where T_{max_i} and T_{min_i} were respectively the daily maximum and minimum temperatures. For a given day i , if $\frac{T_{\text{max}_i} + T_{\text{min}_i}}{2} < \text{MDT}$, the value of the formula was set to 0 for this day (McMaster and Wilhelm, 1997).

Each year, we started to sum the degree day when T_{max} was above 18°C for 2 days in a row, which is the minimum temperature threshold for the first spring flight of *I. sexdentatus* (Chararas, 1962; Vallet, 1982).

Potential geographical distribution. We used the climex model (Kriticos *et al.*, 2015) to predict the possible locations where *I. sexdentatus* could develop, and to estimate the number of generations per year, in accordance with the thermal requirements estimated in the laboratory experiment. We used the template for Mediterranean insect species (Kriticos *et al.*, 2015), which we modified with our own data for MDT, T_{max} and K (for values, see Results).

Interactive effects of temperature and breeding substrate characteristics on offspring productivity and quality. The response variables were the mean productivity (i.e. total number of offspring per female), mean dry weight (DW_1), the mean elytra length (EL) and mean lipid content (LC) of the offspring per rearing log. The explanatory variables were the daily mean temperature of the climatic chamber, and the volume of phloem in each log (phloem thickness $\times$ bark area), as a proxy of food quantity. Because the nutritional value of inner bark tissues can vary among trees but is quite difficult to evaluate, we also used the tree identity as a proxy of food quality and added it as a random effect in our models.

In the model for productivity, we used a generalized linear model with Poisson family for count data. Sex ratio was modelled as the probability of being male and we used a generalized linear model with Binomial family. Elytra length, dry weight and lipid content were modelled with linear models (Pinheiro & Bates, 2000). We added a quadratic effect for temperature when it improved the model by a delta of AIC (Aikake information criterion) superior to 2. For all models, a backward selection procedure was used to keep only significant interactions (Crawley, 2012). All of those models comprised mixed effect models with tree and log as random effects.

Results

Thermal requirements and number of generations per year

The temperature range considered (12 – 25.5°C) allowed complete development of *I. sexdentatus* (Fig. 1). The mean $\pm$ SE time required for complete development decreased from 234.5 ± 11.7 days at 12°C to 34.6 ± 0.3 days at 25.5°C . The development rate linearly increased with increasing temperature

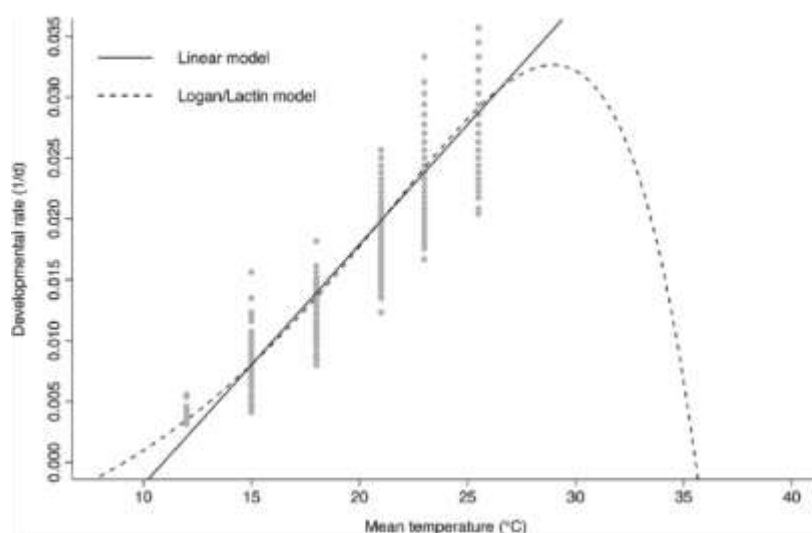


Figure 1 Relationships between development rate and breeding temperature for *Ips sexdentatus* according to linear or Logan/Lactin, nonlinear models. Each dot represents the mean development rate for a rearing log.

within the tested range (Fig. 1 and Table 2). The minimum temperature development threshold (MDT) was estimated at 10.9 ± 0.2 °C (Table 2) and the thermal requirement for complete development (K) was estimated at 506 ± 7 degree-days.

The optimum temperature and upper threshold for development were been reached within the considered temperature range. However, they could be estimated with the Logan/Lactin nonlinear model at 29 °C for the optimum and 36 °C for the upper threshold (Fig. 1).

Based on the estimated thermal requirements and registered mean temperatures from 1996 to 2013 in the Aquitaine region, on average, 2.2 ± 0.4 generations per year were likely to have occurred in this region. Interestingly, the number of generations per year increased from 2 to 3 in all years when the mean annual temperature reached the 14 °C threshold (in 2003, 2006 and 2011) (Fig. 2).

The output of the *climex* model predicted only one generation in most of Europe (i.e. from central France to Scandinavia, from U.K. to Poland) (Fig. 3). In accordance with retrospective degree-day analysis, *climex* predicted from two to three generations per year in Aquitaine. Three to five generations per year would occur in the Mediterranean region.

Effects of temperature and breeding substrate characteristics on productivity and the sex ratio

The rate of successful colonization ranged from 72%, in the lowest and in the highest temperature regimes, to 89% at 23 °C.

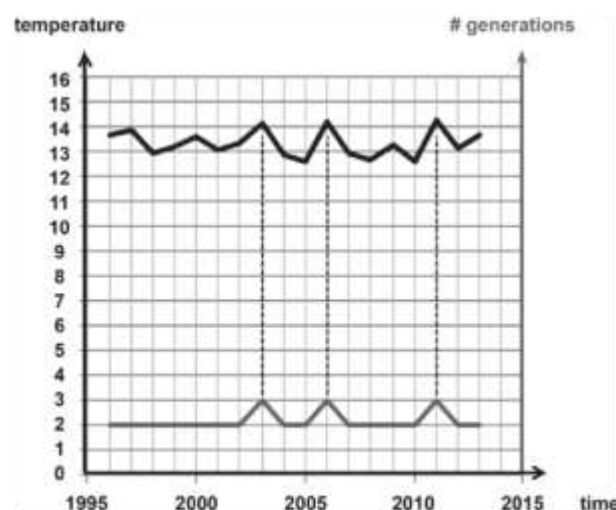


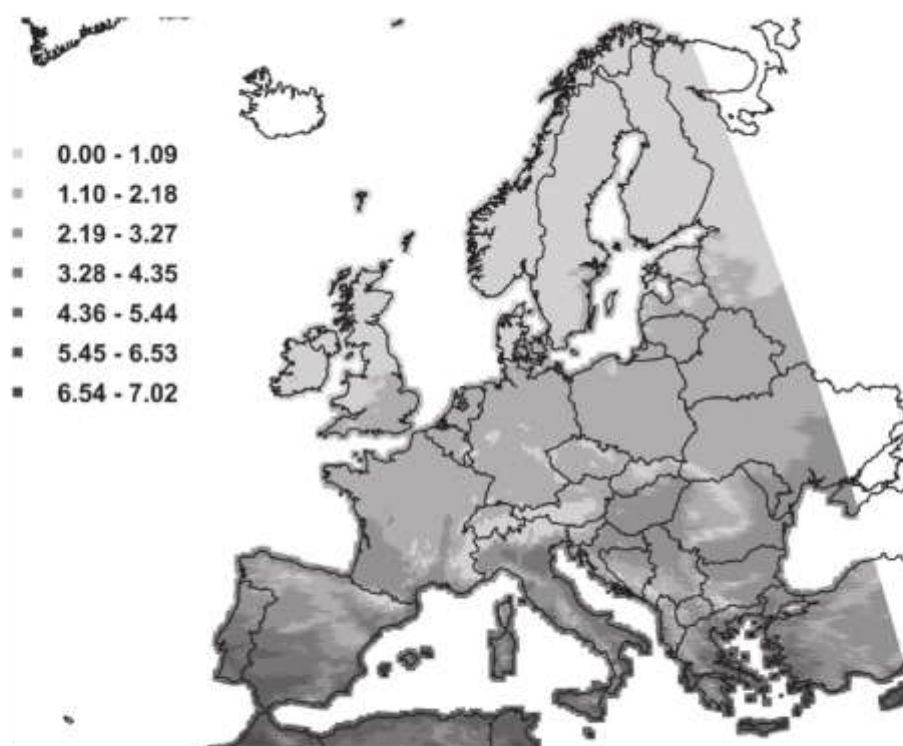
Figure 2 Annual mean temperature and number of *Ips sexdentatus* generations per year retrospectively estimated in the Aquitaine region, from 1996 to 2013, according to local daily mean temperatures and the number of degree-days determined with the linear model ($K = 506.4$).

The logs where parents failed to settle were discarded from the analyses. No larva or live beetles were found under the bark. Offspring productivity was significantly affected by temperature and by the volume of phloem (Table 3). Mean number of

Table 2 Parameter estimates for linear and nonlinear (Logan/Lactin) mixed effects models (with tree and pine log as random effects) of temperature effects on development rate in *Ips sexdentatus*

Models	Parameters	Estimate (mean $\pm$ SE)	r^2	Minimum threshold (°C)	Optimum threshold (°C)
Linear	a	1.98×10^{-3} (2.83×10^{-5})	0.83	10.9	
	b	-2.15×10^{-2} (7.28×10^{-4})			
Logan/Lactin	α	0.14 (0.07)	0.81	9.1	29
	β	7.34 (3.53)			
	T_{max}	36.29 (7.23)			
	λ	-0.011 (0.013)			

6 X. Pineau et al.

Figure 3 Output of the CLIMEX model for the number of generations of *Ips sexdentatus* across Europe.

offspring per female varied from 1.6 ± 0.1 at 12°C to 25.8 ± 5.4 at 25.5°C . The model predicted an exponential increase of offspring with increasing temperature (Fig. 4A). The optimum of productivity could not be detected within the range of tested temperatures. The productivity also increased with the volume of phloem (Table 3), with no significant interactive effect of temperature and phloem volume.

The sex ratio (i.e. the probability of being male) did not significantly differ among the tested temperatures (Table 3), nor with the volume of phloem, being equal to 0.54 ± 0.10 .

Effect of temperature and breeding substrate characteristics on offspring quality

Males (6.59 ± 0.08 mg) were significantly heavier than females (5.96 ± 0.06 mg), without any significant interaction effect of sex with temperature or phloem volume (Table 4). The model showed a significant curvilinear relationship between dry body

weight and rearing temperature (Fig. 4B and Table 4), with an optimum at approximately 16°C for both sexes (7.8 ± 0.3 and 7.4 ± 0.4 mg for males and females, respectively). Body weight also increased with phloem volume, showing no interaction with temperature.

The elytra length was significantly affected by all tested explanatory variables with no significant interaction effects. Our model showed a curvilinear relationship between elytra length and temperature (Fig. 4C and Table 4). It increased with the volume of phloem. The highest value for elytra length was observed at approximately 17°C for the both sexes (3.72 ± 0.03 and 3.66 ± 0.03 mm for males and females, respectively).

The lipid content was not significantly affected by the phloem volume or offspring sex. There was no significant sex $\times$ temperature interaction effect on lipids (Table 4). Regarding dry weight, the results showed a parabolic relationship between temperature and lipid content (Table 4 and Fig. 4D). The highest values of the lipid content were observed at

Table 3 Summary of the results of generalized mixed effect model testing the effects of rearing temperature and volume of phloem on the number of offspring per female and on sex ratio (probability to be male)

Responses variables	Explanatory variables	Estimate (mean $\pm$ SE)	F	r^2
Productivity	T_{mean}	0.68 (0.04)	348.13***	r^2_m : 0.53; r^2_c : 0.53
	Phloem volume	0.09 (0.04)	4.30*	
Sex ratio	T_{mean}	0.07 (0.09)	0.60	r^2_m : 2.46×10^{-3} ; r^2_c : 8.73×10^{-3}
	Phloem volume	0.04 (0.06)	0.48	

Marginal r^2_m represents the variance explained by fixed factors, whereas conditional r^2_c is interpreted as variance explained by both fixed and random factors (i.e. the entire model). * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

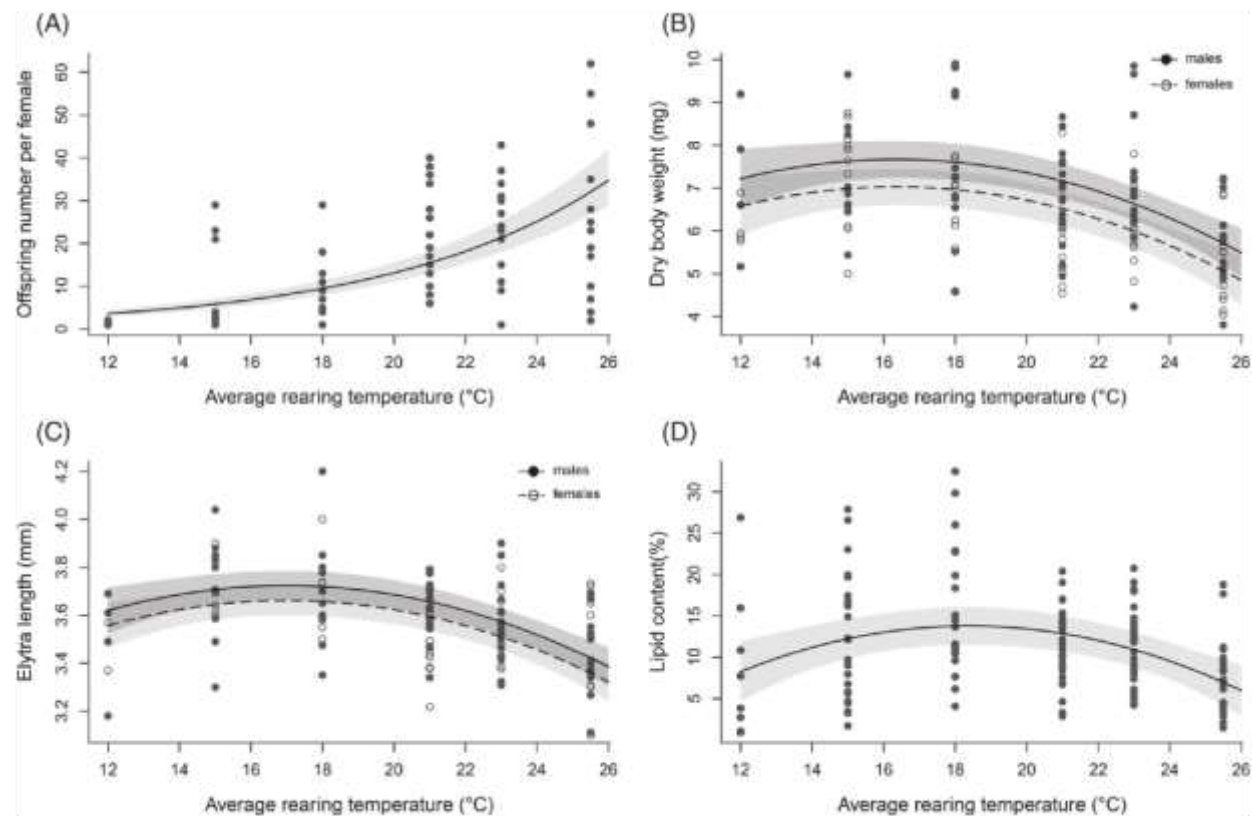


Figure 4 Effect of temperature on productivity and on offspring characteristics of *Ips sexdentatus* (the black line represents the prediction of the model): (A) productivity, (B) dry body weight, (C) elytra length and (D) lipid content.

Response variables	Explanatory variables	Estimate (mean ± SE)	χ^2	r^2
Dry body weight	Sex	0.73 (0.21)	12.55***	r^2m : 0.28; r^2c : 0.30
	T_{mean}	0.73 (0.26)	8.18**	
	T_{mean}^2	-0.02 (0.01)	11.87***	
	Phloem volume	0.39 (0.13)	9.80**	
Elytra length	Sex	0.06 (0.25)	5.89*	r^2m : 0.35; r^2c : 0.36
	T_{mean}	0.14 (0.03)	19.53***	
	T_{mean}^2	-0.0041 (0.0008)	22.68***	
	Phloem volume	0.082 (0.015)	21.36***	
Lipid content	Sex	1.47 (1.00)	2.14	r^2m : 0.14; r^2c : 0.17
	T_{mean}	4.95 (1.25)	15.72***	
	T_{mean}^2	-0.13 (0.03)	17.42***	
	Phloem volume	0.32 (0.64)	0.24	

In each model, the estimate for sex was calculated with female as reference. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

approximately 18.5 °C ($14.5 \pm 1.3\%$ and $13.1 \pm 1.3\%$ for males and females, respectively).

Discussion

Both the development rate and productivity of *I. sexdentatus* increased with temperature within the tested range (12–25 °C). The Logan/Lactin model predicts an optimal temperature of approximately 29 °C. The mean maximal temperature of the warmest month (August) in the Aquitaine region over the last

20 years was 27.5 °C. This suggests that native populations of the beetle are likely to benefit from expected increased temperatures resulting from current global warming. The increase in offspring production with temperature is congruent with a previous study on *Ips typographus* (Wermelinger & Seifert, 1999) but contradicts the results observed with *Dendroctonus simplex*, for which productivity was not temperature-dependent (McKee & Aukema, 2015). This increase might result from enhanced egg maturation and oviposition rates with temperature as described for *I. typographus* (Wermelinger & Seifert, 1999) and/or from

Table 5 Comparison of the number of generations per year and annual productivity predicted for two successive years, one with current temperatures (2002) and the next with a hot summer (2003)

Year	Period	T_{mean} (°C)	Productivity (female offspring)	Annual productivity
2002 ($T_{\text{mean}} = 13$ °C)				
First generation	12/03–13/07	15	2.70 ± 0.68	14 ± 5 females
Second generation	14/07–13/09	19	5.18 ± 0.70	
2003 ($T_{\text{mean}} = 14$ °C)				
First generation	10/03–22/06	15	2.70 ± 0.68	192 ± 79 females
Second generation	23/06–09/08	21	7.18 ± 0.64	
Third generation	10/08–03/10	23	9.90 ± 0.68	

Annual productivity is the total number of female offspring produced per spring (first generation) parent female.

lower larval mortality. Unfortunately, because the maturation feeding of callow adults erased the traces of maternal and larval galleries, it was not possible to identify the mechanisms underlying the temperature-dependent increase in productivity for *I. sexdentatus*.

There is no other study in the literature on the thermal requirements of *I. sexdentatus* to compare with our own results. However, the results appear to be close to those estimated for another European conifer bark beetle, *I. typographus* (Wermelinger & Seifert, 1998), which has a similar geographical distribution in Europe (Bakke, 1968; EPPO, 2016). The lower and upper developmental thresholds were similar (10.2 and 37 °C for *I. sexdentatus* versus 10.6 and 40 °C for *I. typographus*). The thermal constant was of the same order of magnitude for *I. sexdentatus* (517 DD) and for *I. typographus* (558 DD to 625.5 DD) (Wermelinger & Seifert, 1998; Netherer & Pennerstorfer, 2001), even though the former species is larger than the latter (length 5.5–8.2 versus 4–5.5 mm, respectively).

Another way to challenge the outcomes of our models against empirical data is to compare the prediction of the c1 imex models with observations on the presence and number of generations of *I. sexdentatus* in Europe. As predicted by the c1 imex modelling based on our parameter estimates, *I. sexdentatus* should be present from Scandinavia to North Africa. The known geographical distribution fits the prediction for Europe and the Middle East, although *I. sexdentatus* has not been described in North Africa (Chararas, 1962; Bakke, 1968; Lekander *et al.*, 1977; EPPO, 2016). Moreover *I. sexdentatus* has been reported to have two to three generations per year in France and up to five in the Mediterranean area (Chararas, 1962; Jamin, 1977; Vallet, 1982). These observations are congruent with the c1 imex model, which predicted one generation in Northern Europe and three to five in the Mediterranean area.

The same model predicted that *I. sexdentatus* should have two generations per year in Aquitaine, which was confirmed by a direct estimation based on daily, local temperatures. Interestingly, on three occasions (2003, 2006, 2011), the mean annual temperature increased by 1 °C (from 1 to 14 °C), which, according to the model, should have resulted in an additional generation. This was very likely the result of a shorter second generation time, which would have enabled the third generation to develop during the last warm days of the summer and thus complete a full development before the cold season.

Considering that, according to the sex ratio observed in our experiment, 46% of the offspring are female, a basic calculation,

ignoring mortality events and assuming the availability of weakened or dead trees, would translate the shift from two (in 2002) to three (in 2003) beetle generations into a much larger increase in population density (Table 5). Indeed, the combined effects of temperature on both the number of generations and the number of offspring should lead to a large population increase (i.e. multiplied by approximately 15) (Table 5).

The good fit of our predictions with available field observations is probably a result of the realism of the experimental design that we developed to estimate thermal requirements. We tried to mimic, as much as possible, real-life conditions, with temperatures fluctuating according to an hourly pattern in the climatic chamber and applying a relevant photoperiod (i.e. that of the month with a similar mean temperature).

However, there might be an upper limit to the number of generations per year, irrespective of temperature thresholds. Under field conditions, it has been reported that *I. sexdentatus* stops ovipositing in autumn, even though temperature would still be favourable for its development, which results in avoiding mass larval mortality during winter because only adults can overwinter (Vallet, 1982). As for other temperate insect species (Bale *et al.*, 2002), this suggests that the number of generations per year could be restricted by environmental stimuli not related to temperature, such as photoperiod. Combined variations of photoperiod and temperature have been shown to affect the development rate and the maturation of gonads and flight muscles in *I. typographus*, and to induce an imaginal diapause (Doležal & Sehnal, 2007). Indeed, a photocycle equivalent to that applied in our experiment for the month of August (i.e. 14 : 10 h), with a mean temperature of 24.6 °C, induced a reproductive diapause in *I. typographus*, which stayed under the bark (Doležal & Sehnal, 2007). We did not observe such consequences for *I. sexdentatus* beetles reared under August conditions, suggesting that thermal and photoperiodic thresholds for diapause induction should be different from that of *I. typographus*. The constant increase in development rate of *I. sexdentatus* along the gradient of rearing conditions also supports the assumption that no diapause affected the emergence pattern of the insects in the present study. However, further investigations on how photoperiod can induce developmental or reproductive diapause in *I. sexdentatus* might prove useful to estimate whether an upper threshold for the number of generations per year exists. In this regard, it would be relevant to consider how the thermal conditions and photoperiod of autumn months affect the development, maturation and behaviour of *I. sexdentatus*. In addition, for species with a large geographical range, the

development parameters may vary with local genetic adaptation (Doležal & Sehnal, 2007). Thus, to more properly extend our model to the European scale, it would be necessary to estimate the thermal requirements and potential photoperiodic thresholds of other *I. sexdentatus* populations chosen along a latitudinal gradient.

In the present study, we did not assess the effect of temperature on the sister broods produced by reemerging parents, which may colonize and oviposit in a novel host-tree (Chararas, 1962; Vallet, 1982; Jactel & Lieutier, 1987). Temperature may also affect the number and duration of these additional broods, which may contribute to the yearly productivity of *I. sexdentatus*, although in a quite complex way because these sister broods are also affected by density-dependent processes (i.e. parents re-emerge faster when the breeding density is high) (Jactel & Lieutier, 1987).

Traits of individual offspring beetles were also affected by temperature but in a different pattern from development rate and productivity, showing a curvilinear response to temperature increase. The thermal optima for measured traits (15 °C for lipid content, 17 °C for elytra length and 18 °C for dry body weight) were much lower than the optimum for development rate (29 °C). A similar discrepancy has been reported for *D. simplex* (LeConte) (McKee & Aukema, 2015). Regarding other ectothermic organisms, temperature modulates insect development by affecting biochemical and physiological processes. The temperature-size rule states that ectotherms tend to grow slower and mature later, but are larger at maturity, at colder temperatures than at warmer ones (Kingsolver & Huey, 2008). Another reason for the decrease in trait values at a temperature higher than a given threshold might be related to intraspecific competition among offspring for breeding resources in the present study. Although females cannot predict adverse effects on their brood and may lay as many eggs as possible under high temperature conditions, the resulting higher number of offspring likely triggers competition for food. Intraspecific competition for feeding resources is known to affect body size, weight and lipid content in bark beetles (Botterweg, 1983; Anderbrant *et al.*, 1985; Sallé *et al.*, 2005; Sallé & Raffa, 2007). This might be compensated for in logs by a higher amount of breeding substrate, as shown by the positive effect on traits of the volume of phloem. A final reason explaining the curvilinear effect of temperature is that higher temperatures might alter larval food quality by increasing desiccation and impairing the nutritional value of inner bark tissues.

Within a population, insects with a larger body size tend to have a better survival, a higher fecundity and mating success, and a better dispersal capacity, thus resulting in better performance or fitness (Kingsolver & Huey, 2008). Similarly, the lipid content is also related to fecundity, as well as dispersal and survival capacities (Jactel, 1993; Evenden *et al.*, 2014; David *et al.*, 2015). The results of the present study indicate that *I. sexdentatus* tended to be heavier, with a higher lipid content, when the breeding temperatures were mild, whereas productivity was maximum at high temperature. There is therefore a clear trade-off between offspring quantity and quality. In the bivoltine populations of the species, the first generation would produce a low number of high quality offspring, whereas the second generation would produce a large amount of low quality offspring. It could be hypothesized that, in warmer environments, the beetles might

disperse more often as the minimum temperature threshold for dispersal is exceeded during longer periods (Taylor, 1963). They might also find more easily suitable hosts because potential host trees would emit more volatile compounds under warmer air conditions. Consequently, it might be advantageous to produce a larger amount of offspring in summer rather than few offspring with high reserves and dispersal capacities, which would be more fitted to spring conditions. However, these results provide strong support to the prediction that global warming will foster larger populations that might result in more severe outbreaks of *I. sexdentatus* in Europe.

Acknowledgements

This work is part of the PhD thesis of X. Pineau. It was supported by grants from the French Ministry of Agriculture. We thank Axelle Delaunay, Fabrice Vétillard and Inge Van Halder for their technical assistance, as well as Christelle Robinet for her help with the climex model.

References

- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H. *et al.* (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660–684.
- Anderbrant, O. & Schlyter, F. (1989) Causes and effects of individual quality in bark beetles. *Ecography*, **12**, 488–493.
- Anderbrant, O., Schlyter, F. & Birgersson, G. (1985) Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. *Oikos*, **45**, 89–98.
- Angilletta, M.J., Steury, T.D. & Sears, M.W. (2004) Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and Comparative Biology*, **44**, 498–509.
- Arendt, J.D. (2011) Size-fecundity relationships, growth trajectories, and the temperature-size rule for ectotherms. *Evolution*, **65**, 43–51.
- Atkins, M.D. (1967) The effect of rearing temperature on the size and fat content of the douglas-fir beetle. *Canadian Entomologist*, **99**, 181–187.
- Atkinson, D. (1994) Temperature and organism size – A biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, **25**, 1–58.
- Ayres, M.P. & Lombardero, M.J. (2000) Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Science of the Total Environment*, **262**, 263–286.
- Baier, P., Pennerstorfer, J. & Schopf, A. (2007) PHENIPS – A comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *Forest Ecology and Management*, **249**, 171–186.
- Bakke, A. (1968) Ecological studies on bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) associated with Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in Norway with particular reference to the influence of temperature. *Meddelelser Norske Skogsforsøksvesen*, **21**, 441–602.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D. *et al.* (2002) Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, **8**, 1–16.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A. & Larsson, S. (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, **15**, 2084–2096.
- Beniston, M., Stephenson, D.B., Christensen, O.B. *et al.* (2007) Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Climatic Change*, **81**, 71–95.

- Berger, D., Walters, R. & Gotthard, K. (2008) What limits insect fecundity? Body size-and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. *Functional Ecology*, **22**, 523–529.
- Botterweg, P.F. (1982) Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat content. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **94**, 466–489.
- Botterweg, P. (1983) The effect of attack density on size, fat content and emergence of the spruce bark beetle *Ips typographus* L. 1. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **96**, 47–55.
- Bozinovic, F., Bastias, D.A., Boher, F., Clavijo-Baquet, S., Estay, S.A. & Angilletta, M.J. (2011) The mean and variance of environmental temperature interact to determine physiological tolerance and fitness. *Physiological and Biochemical Zoology*, **84**, 543–552.
- Campbell, A., Frazer, B.D., Gilbert, N., Gutierrez, A.P. & Mackauer, M. (1974) Temperature requirements of some aphids and their parasites. *Journal of Applied Ecology*, **11**, 431–438.
- Chararas, C. (1962) *Scolytides des Conifères*. Lechevalier, France.
- Crawley, M.J. (2012) *The R Book*. John Wiley & Sons, U.K.
- Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S. & Neilson, R.P. (2000) The interplay between climate change, forests, and disturbances. *Science of the Total Environment*, **262**, 201–204.
- Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S. et al. (2001) Climate change and forest disturbances. *BioScience*, **51**, 723–734.
- David, J., Cohet, Y. & Fouillet, P. (1975) Physiologie de l'inanition et utilisation des réserves chez les adultes de *Drosophila melanogaster*. *Archives de Zoologie Experimentale et Generale*, **116**, 579–590.
- David, G., Giffard, B., van Halder, L., Piou, D. & Jactel, H. (2015) Energy allocation during the maturation of adults in a long-lived insect: implications for dispersal and reproduction. *Bulletin of Entomological Research*, **105**, 629–636.
- Doležal, P. & Sehnal, F. (2007) Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Applied Entomology*, **131**, 165–173.
- Dworschak, K., Meyer, D., Gruppe, A. & Schopf, R. (2014) Choice or constraint: plasticity in overwintering sites of the European spruce bark beetle. *Forest Ecology and Management*, **328**, 20–25.
- EPPO. (2016) *EPPO Global Database*. [WWW document]. URL <https://gd.eppo.int> [accessed on 15 April 2016].
- Evenden, M.L., Whitehouse, C.M. & Sykes, J. (2014) Factors influencing flight capacity of the mountain pine beetle (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Environmental Entomology*, **43**, 187–196.
- Gardiner, B., Blennow, K., Carnus, J.-M. et al. (2010) *Destructive Storms in European Forests: Past and Forthcoming Impacts*. Final report to European Commission-DG Environment. European Forest Institute.
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D.W. & Medina-Elizade, M. (2006) Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 14288–14293.
- Hoffmann, A.A., Anderson, A. & Hallas, R. (2002) Opposing clines for high and low temperature resistance in *Drosophila melanogaster*. *Ecology Letters*, **5**, 614–618.
- Huberty, A.F. & Denno, R.F. (2004) Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology*, **85**, 1383–1398.
- IPCC (2013) Summary for policymakers. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (ed. by T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, et al.), pp. 1–27. Cambridge University Press, U.K. and New York, New York.
- Jactel, H. (1993) Individual variability of the flight potential of *Ips sexdentatus* Boern. (Coleoptera: Scolytidae) in relation to day of emergence, sex, size, and lipid content. *Canadian Entomologist*, **125**, 919–930.
- Jactel, H. & Lieutier, F. (1987) Effects of attack density on fecundity of the scots pine beetle *Ips sexdentatus* Boern (Col.; Scolytidae) 1. *Journal of Applied Entomology*, **104**, 190–204.
- Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M.-L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A. & Koricheva, J. (2012) Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology*, **18**, 267–276.
- Jamin, J.-K. (1977) *Contribution à l'étude du dépérissement provoqué par les coléoptères Scolytidae sur le pin sylvestre en région Centre*. ENITEF.
- Jonášová, M. & Prach, K. (2004) Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, **23**, 15–27.
- Jönsson, A.M., Appelberg, G., Harding, S. & Bärning, L. (2009) Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Global Change Biology*, **15**, 486–499.
- Kingsolver, J.G. & Huey, R.B. (2008) Size, temperature, and fitness: three rules. *Evolutionary Ecology Research*, **10**, 251–268.
- Koricheva, J., Larsson, S. & Haukioja, E. (1998) Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. *Annual Review of Entomology*, **43**, 195–216.
- Kriticos, D.J., Maywald, G.F., Yonow, T., Zurcher, E.J., Herrmann, N.I. & Sutherst, R.W. (2015) *CLIMEX Version 4: Exploring the Effects of Climate on Plants, Animals and Diseases*. CSIRO, Australia.
- Lactin, D.J., Holliday, N.J., Johnson, D.L. & Craigen, R. (1995) Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environmental Entomology*, **24**, 68–75.
- Lausch, A., Fahse, L. & Heurich, M. (2013) Forecasting potential bark beetle outbreaks based on spruce forest vitality using hyperspectral remote-sensing techniques at different scales. *Forest Ecology and Management*, **308**, 76–89.
- Lekander, B., Bejer-Petersen, B., Kangas, E. & Bakke, A. (1977) The distribution of bark beetles in the nordic countries. *Acta Entomologica Fennica*, **32**, 1–17.
- Lévieux, J., Lieutier, F. & Delplanque, A. (1985) Les scolytes ravageurs du pin sylvestre. *Revue Forestière Française*, **37**, 431–440.
- Lieutier, F. (2004) Host resistance to bark beetles and its variations. *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis* (ed. by F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti, J.-C. Grégoire and H. F. Evans), pp. 135–180. Springer, The Netherlands.
- Lieutier, F., Yart, A. & Sallé, A. (2009) Stimulation of tree defenses by Ophiostomatoid fungi can explain attack success of bark beetles on conifers. *Annals of Forest Science*, **66**, 1–22.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S. et al. (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, **259**, 698–709.
- Logan, J.A., Régnière, J. & Powell, J.A. (2003) Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **1**, 130–137.
- McKee, F.R. & Aukema, B.H. (2015) Influence of temperature on the reproductive success, brood development and brood fitness of the eastern larch beetle *Dendroctonus simplex* LeConte. *Agricultural and Forest Entomology*, **17**, 102–112.
- McMaster, G.S. & Wilhelm, W.W. (1997) Growing degree-days: one equation, two interpretations. *Agricultural and Forest Meteorology*, **87**, 291–300.
- Naves, P. & de Sousa, E. (2009) Threshold temperatures and degree-day estimates for development of post-dormancy larvae of *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Pest Science*, **82**, 1–6.
- Netherer, S. & Pennerstorfer, J. (2001) Parameters relevant for modelling the potential development of *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Integrated Pest Management Reviews*, **6**, 177–184.

- Pautasso, M., Dehnen-Schmutz, K. *et al.* (2010) Plant health and global change-some implications for landscape management. *Biological Reviews*, **85**, 729–755.
- Pinheiro, J.C. & Bates, D.M. (2000) *Mixed-Effects in S and S-PLUS*. Springer, New York, New York.
- Raffa, K.F. & Berryman, A.A. (1983) The role of host plant resistance in the colonization behavior and ecology of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Ecological Monographs*, **53**, 27–49.
- R Development Core Team (2005) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Austria ISBN 3-900051-07-0 [WWW document]. URL <http://www.R-project.org>.
- Rouault, G., Candau, J.-N., Lieutier, F., Nageleisen, L.-M., Martin, J.-C. & Warzée, N. (2006) Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science*, **63**, 613–624.
- Safranyik, L. & Whitney, H.S. (1985) Development and survival of axenically reared mountain pine beetles, *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae), at constant temperatures. *Canadian Entomologist*, **117**, 185–192.
- 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.
- Sallé, A., Baylac, M. & Lieutier, F. (2005) Size and shape changes of *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytinae) in relation to population level. *Agricultural and Forest Entomology*, **7**, 297–306.
- Seidl, R., Baier, P., Rammer, W., Schopf, A. & Lexer, M.J. (2007) Modelling tree mortality by bark beetle infestation in Norway spruce forests. *Ecological Modelling*, **206**, 383–399.
- Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.K. *et al.* (2013) *IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*.
- Taylor, L.R. (1963) Analysis of the effect of temperature on insects in fight. *Journal of Animal Ecology*, **32**, 99–117.
- Thompson, R.M., Beardall, J., Beringer, J., Grace, M. & Sardina, P. (2013) Means and extremes: building variability into community-level climate change experiments. *Ecology Letters*, **16**, 799–806.
- Ungerer, M.J., Ayres, M.P. & Lombardero, M.J. (1999) Climate and the northern distribution limits of *Dendroctonus frontalis* Zimmerman (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Biogeography*, **26**, 1133–1145.
- Vallet, E. (1981) *Etude du dépérissement du pin sylvestre en région centre et des principaux ravageurs scolytides associés: Tomiscus piniperda, Ips sexdentatus et Ips acuminatus (Col. Scolytidae)*. Doctoral Dissertation, University of Orléans.
- Vallet, E. (1982) Données bio-écologiques récentes sur trois insectes ravageurs responsables du dépérissement du Pin sylvestre en région centre: *Tomiscus piniperda*, *Ips acuminatus* et *Ips sexdentatus* (Col. Scolytidae). *Bulletin de l'Institut d'Écologie Appliquée*, **9**, 3–41.
- Vasseur, D.A., DeLong, J.P., Gilbert, B. *et al.* (2014) Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **281**, 20132612.
- Wang, X.-G., Johnson, M.W., Daane, K.M. & Nadel, H. (2009) High summer temperatures affect the survival and reproduction of olive fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Environmental Entomology*, **38**, 1496–1504.
- Wermelinger, B. & Seifert, M. (1998) Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, **122**, 185–191.
- Wermelinger, B. & Seifert, M. (1999) Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. *Ecological Entomology*, **24**, 103–110.
- Williams, D.W. & Liebhold, A.M. (2002) Climate change and the outbreak ranges of two North American bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology*, **4**, 87–99.

Accepted 14 July 2016

Conclusion générale

Les importants dommages provoqués par *I. sexdentatus* lors de ses récentes pullulations avaient soulevé des questions concernant l'agressivité de ce ravageur. Toutefois, la courte durée des épisodes épidémiques laissait supposer que des mécanismes régulateurs forts intervenaient. Le travail se plaçait en outre dans un contexte de climat changeant, avec une recrudescence probable d'incidents climatiques plus intenses, connus pour déclencher des pullulations de scolytes (Ayres et Lombardero, 2000; Dale et al., 2000; Logan et al., 2003). L'objectif général était donc d'établir la nature des facteurs les plus susceptibles d'intervenir dans la régulation des populations d'*I. sexdentatus* et en particulier de conditionner la durée et l'étendue de ses pullulations.

Voulant essentiellement comprendre ce dernier aspect, nous avons donc focalisé notre étude sur les facteurs de régulation des niveaux de population, laissant de côté les facteurs dérégulateurs, c'est à dire ceux qui écartent les niveaux de populations de leur point d'équilibre. Nous avons étudié les effets de la compétition intraspécifique et l'impact des ennemis naturels, qui sont les principaux facteurs de régulation des populations susceptibles d'expliquer la rétrogradation des pullulations chez les autres espèces de scolytes (Thalenhorst 1958; Lawson et al., 1995; Raffa, 2001; Sallé et al., 2005; Sallé et Raffa, 2007; Riley et Goyer, 1986; Weslien et Regnander, 1992). En complément, nous avons étudié les effets de la température, un facteur climatique pouvant modifier le temps de développement et le nombre de générations annuelles des espèces plurivoltines (Ayres et Lombardero, 2000; Bales et al., 2002; Jönsson et al., 2009), et donc influencer directement sur les niveaux de populations d'*I. sexdentatus*, aggravant ainsi les effets d'une pullulation.

1 Synthèse des résultats

Les effets de la compétition intraspécifique

Un jeu de données acquis lors de la pullulation qui a touché le massif Aquitain en 1999 nous a permis de déterminer le seuil critique de densité d'attaques pour *I. sexdentatus* sur *P. pinaster*. Les mesures de densités d'attaque sur des arbres vivants et morts avaient été faites au niveau de plusieurs foyers d'attaques. Pour l'ensemble des sites, la valeur du seuil a été estimée globalement à 132 ± 5 systèmes/m². Les estimations de ce seuil différaient fortement d'un peuplement à un autre, variant de 50 à 170 systèmes/m². Les valeurs les plus faibles étaient comparables à celles rapportées pour des espèces réputées agressives comme *D. ponderosae* ou *I. typographus*. Dans chaque site cependant, les valeurs moyennes de densités de colonisation comptées sur les arbres étaient toujours plus élevées que celle du seuil critique. Ce résultat indique que le processus de colonisation semble se poursuivre quelque temps après la réussite de l'attaque, allant même parfois jusqu'à doubler les

densités de colonisation par rapport à celles nécessaires pour vaincre la résistance de l'arbre. Cela suggère une relative inefficacité des mécanismes anti-agrégatifs durant les phases de pullulation contrebalançant les bénéfices d'un seuil critique bas.

Nous avons mené une étude complémentaire pour estimer les effets, en terme de compétition intraspécifique, des densités de colonisation observées en conditions naturelles notamment lors des phases de pullulation. Nous avons ainsi pu déterminer qu'*I. sexdentatus* était particulièrement sensible à la compétition intraspécifique. *I. sexdentatus* figure parmi les plus grosses espèces de scolytes et ses galeries maternelles sont très longues. Ces traits de vie peuvent expliquer que les effets de la compétition intraspécifique soient importants à des densités où elle affecte peu les autres espèces de scolytes. Aux densités d'attaques nécessaires pour tuer un arbre vigoureux, la compétition intraspécifique s'exerce si fortement que la productivité est pratiquement nulle. En outre, même si la colonisation s'arrêtait dès le seuil critique atteint, le taux de remplacement ne serait toujours pas assuré. Nous avons aussi mis en évidence que la compétition intraspécifique affectait fortement la qualité des descendants et qu'aux densités relevées en phase épidémique la fitness et probablement les capacités de dispersion et de reproduction devaient être fortement affectées, accélérant encore la décroissance des populations.

I. sexdentatus semble présenter une bonne tolérance aux mécanismes de résistance de l'hôte, ce qui lui permet de coloniser des arbres vivants à de faibles densités d'attaque. La faible efficacité de ses mécanismes anti-agrégatifs et sa forte sensibilité aux effets de la compétition intraspécifique ne semblent toutefois pas autoriser la productivité indispensable au maintien à haut niveau des populations lorsque la pullulation s'étend à des arbres vigoureux. Cela explique sans doute en grande partie pourquoi après une culmination rapide, les niveaux de population s'effondrent.

Les effets des ennemis naturels

Après une pullulation d'*I. sexdentatus* qui a touché le massif des landes de Gascogne en 2010, nous avons sélectionné 14 sites présentant des niveaux de dégâts et donc de population variant de situations endémiques à épidémiques. Dans chacun d'eux, nous avons étudié les communautés d'insectes associées, en disposant des rondins pièges lors du premier vol d'essaimage (avril) d'*Ips sexdentatus* puis lors du vol de deuxième génération (juillet). Nous avons aussi testé deux durées de colonisation (i.e. temps d'export) : 3 et 6 semaines.

Les communautés d'insectes associées à *I. sexdentatus* se sont révélées être très riches, comptant 81 espèces, avec une guildes de prédateurs particulièrement diversifiée, mais fortement

dominée par les Staphylinidae. Elles se distinguaient de celles décrites chez d'autres scolytes par l'absence presque totale d'hyménoptères parasitoïdes et par la relative rareté de *T. formicarius*, pourtant prédateur spécialiste de scolytes (Lieutier, 1974 ; Weslien, 1992 ; Wermelinger, 2002 ; Kenis, 2004). Les communautés variaient fortement d'un point de vue qualitatif entre les deux saisons d'échantillonnage, comme décrit chez *I. pini* (Raffa, 1991 ; Erbilgin et Raffa ; 2002). Pour chaque saison, les différences entre sites étaient principalement d'ordre quantitatif. Elles étaient principalement expliquées par la durée de colonisation mais très peu par les variables relatives aux niveaux de populations d'*I. sexdentatus*. Les effets des niveaux de population des scolytes sur leurs communautés associées varient selon les études, et les capacité de vol des insectes ou encore les caractéristiques des peuplements pouvant expliquer ces différences (Weslien, 1999 ; Erbilgin et Raffa ; 2002 ; Hiilzanski et al., 2007 ; Wermelinger et al., 2012). Dans notre étude, ils étaient toutefois faibles au printemps et difficilement perceptibles en saison estivale. Il est possible que l'étude débuté en fin de pullulation ait été initiée trop tard pour percevoir clairement les effets des niveaux de population de scolytes sur les ennemis naturels. Il est aussi possible que le nombre de stations était insuffisant pour détecter des effets forts. Mais la principale faiblesse de notre étude réside certainement dans le fait que, pour une analyse sur un gradient de niveaux de population, les variables explicatives présentaient peu de valeurs intermédiaires.

Nous n'avons identifié aucune espèce susceptible d'affecter fortement la productivité d'*I. sexdentatus* et donc de contribuer fortement à la rétrogradation de ses pullulations, bien que de nombreuses espèces prédatrices de scolytes soient présentes, telles que *P. elongatum*, *T. formicarius*, *R. depressus*, *Medetera* spp. (Weslien et Regnander, 1992 ; Shroeder, 1997b ; Shepherd, 2004 ; Aukema et Raffa, 2004). Les abondances totales de prédateurs et de compétiteurs n'ont pas non plus eu d'effet net sur la productivité. Les abondances de prédateurs pourraient avoir été fortement affectées par le cannibalisme, ce qui aurait supprimé la corrélation entre leur abondance et celle de leur proie (Weslien et Regnader, 1992 ; Aukema et Raffa, 2002). Une autre explication pourrait être que la compétition intraspécifique ait complètement masqué les effets de la prédation, les densités de colonisation des rondins par *I. sexdentatus* étant généralement très importantes. Nous avons cependant pu mettre en évidence que l'augmentation du temps d'exposition aux organismes antagonistes avait un fort effet négatif sur la productivité et pouvait induire des mortalités importantes, un résultat similaire à celui obtenu par Weslien (1992) sur *I. typographus*. Ce résultat suggère que d'autres organismes que les insectes prédateurs ou parasitoïdes, notamment les acariens et les pathogènes, pourraient induire des mortalités significatives (Wegensteiner, 2004).

Les effets de la température

A l'aide d'élevages en conditions de laboratoire, nous avons déterminé les besoins thermiques d'*I. sexdentatus* et étudié les effets de la température sur son développement, afin d'évaluer les risques liés à cette espèce dans le cadre du réchauffement climatique.

Nous avons établi que dans le massif des Landes de Gascogne, *I. sexdentatus* effectuait habituellement deux générations par an et exceptionnellement trois lors des années chaudes, ainsi qu'il a été constaté en 2003 (Beniston, Diaz, 2004 ; Schär et Jendritzky, 2004). *I. typographus* pourrait aussi effectuer des générations additionnelles sous l'effet du réchauffement climatique Jonsson et al. (2011). Comme cela a été décrit chez *I. typographus* (Wermelinger et Seifert, 1999), la productivité est aussi favorisée par les hausses de température et augmente de façon exponentielle avec celle-ci mais sans atteindre d'optimum dans la gamme des températures testées (12 – 26°C). Nos résultats indiquent que les effets combinés d'une génération supplémentaire et d'une forte augmentation de la productivité permettraient d'augmenter fortement le niveau des populations. Cependant, il a été établi chez d'autres espèces de scolytes que la photopériode aurait un effet inhibiteur sur la reproduction qui cesserait en fin d'été, évitant ainsi des mortalités larvaire massives en période hivernale (Vallet, 1982 ; Doležal et Sehnal, 2007). Si elle se vérifie chez *I. sexdentatus*, cette inhibition pourrait limiter le nombre de générations annuelles, indépendamment de la température. Néanmoins, le réchauffement climatique pourrait accroître fortement les populations d'*I. sexdentatus*. S'il est très peu probable que l'action de ce facteur seul soit capable d'enclencher une pullulation, en revanche ses effets sur les populations pourraient fortement augmenter le niveau des dégâts occasionnés par les pullulations.

Toutefois, nos résultats montrent aussi que la qualité des descendants est affectée par la température. Les variables relatives à la qualité des descendants présentaient en effet des optima bien plus bas (17 - 18°C) que celui estimé pour la vitesse de développement (29°C), une telle discordance a été décrite pour *D. simplex*. Lec. (McKee and Aukema, 2015) L'augmentation de la température aurait donc des effets délétères sur la qualité des descendants, ce qui pourrait affecter leurs capacités de dispersion et de reproduction. Ainsi les effets négatifs de la température sur la qualité des insectes pourraient tamponner ses effets positifs sur leur développement et leur productivité et finalement moduler l'accroissement des populations (Jactel, 1993; Evenden et al., 2014; David et al., 2015). Une autre conséquence est que la qualité des insectes et leurs niveaux de populations pourraient varier suivant les générations sous l'influence des climats saisonniers.

Importance relative et effets interactifs

En termes d'importance relative, notre étude suggère que la compétition intraspécifique jouerait un rôle majeur dans la dynamique des populations d'*I. sexdentatus*, en particulier lors des rétrogradations. En revanche, nous n'avons pas pu mettre en évidence de lien fort entre les communautés d'ennemis naturels et les niveaux de population d'*I. sexdentatus* à l'échelle du paysage, ni entre ces communautés et les abondances à l'échelle des rondins. Cela suggère que les effets top-down agiraient de manière secondaire dans la régulation des populations de ce scolyte. L'analyse de séries temporelles à large échelle de populations d'*I. sexdentatus* et de *T. formicarius* ont abouti aux mêmes conclusions (Marini et al., 2013). Cependant notre expérience a été menée en fin de pullulation et nos résultats mériteraient d'être confirmés par un suivi plus précoce, et donc plus synchrone avec la pullulation. Nos résultats indiquent en outre que la température pourrait jouer le rôle de facteur aggravant des pullulations, favorisant l'accroissement annuel des populations. Par exemple, elle pourrait aider à franchir le seuil épidémique en complément de l'action des facteurs déclencheurs mais l'augmentation des effectifs pourrait être tempérée par une baisse importante de la fitness des descendants. Toutefois, en l'état actuel de nos investigations, nous ne savons pas dans quelle mesure cette perte de fitness pourrait contrebalancer les gains de productivité et finalement affecter la dynamique des populations d'*I. sexdentatus*.

Les différents facteurs de régulation étudiés peuvent interagir les uns avec les autres. Par exemple, les ennemis naturels pourraient avoir des effets bénéfiques sur les populations de scolytes en phases de pullulation, leur consommation de larves et d'œufs pouvant conduire à un relâchement de la compétition intraspécifique. Nos résultats suggèrent de tels effets puisque globalement, l'abondance des prédateurs a favorisé, bien que faiblement, la productivité d'*I. sexdentatus*.

A l'inverse, la température pourrait accentuer les effets de la compétition intraspécifique. D'une part, une élévation de la température pourrait augmenter les niveaux de populations et donc la densité de colonisation. D'autre part, nos résultats suggèrent que la température favorise l'oviposition et pourrait aboutir à des densités larvaires plus élevées. Une élévation de température pourrait ainsi conduire à des rétrogradations de pullulations plus rapides en renforçant les phénomènes de compétition intraspécifique. La température pourrait aussi modifier les relations entre les prédateurs et leurs proies. Par exemple, des températures basses pourraient ralentir la croissance ou retarder les émergences des scolytes et ainsi augmenter le temps d'interaction entre les organismes durant lequel la prédation pourrait s'exercer. Plus généralement, le réchauffement climatique et le changement de régime de précipitation pourraient affecter le taux d'accroissement

des ennemis naturels et leur capacité à localiser leurs proies (Jamieson et al., 2012). Toutefois, il existe peu d'études quantifiant les effets du changement climatique sur les relations multitrophiques (Jamieson et al., 2012).

Divers facteurs environnementaux comme les conditions hydriques, climatiques et pédologiques caractéristiques de chaque site peuvent moduler l'action des facteurs de régulation. Concernant la compétition intraspécifique, nos résultats indiquent que les valeurs de seuils critiques étaient variables selon les sites échantillonnés, probablement en conséquence de variations de vigueur et/ou d'âge des arbres (Waring et Pitman, 1985; Mulock et Christiansen, 1986 ; Lieutier, 2004). Les densités de colonisation étaient elles aussi variables selon les sites mais apparemment indépendantes de la vigueur ou de l'âge des arbres. Le niveau de compétition intraspécifique peut donc varier selon les peuplements mais notre étude n'a pas permis d'identifier les facteurs liés à cette variation.

L'action des ennemis naturels pourrait elle aussi être modulée en fonction des peuplements. Dans notre étude les communautés associées à *I. sexdentatus* présentaient des variations entre les sites échantillonnés. Toutefois, ses variations étaient principalement quantitatives et non qualitatives. De nouveau, les facteurs expliquant ces variations n'ont pu être identifiés dans notre étude.

2 Perspectives

En France, les pullulations de grande importance d'*Ips sexdentatus* n'ont jusqu'à présent touché que le massif des Landes de Gascogne et ont toutes été enclenchées par des tempêtes. Les sécheresses n'ont produit jusqu'à aujourd'hui dans cette région que des pullulations localisées et sporadiques. Les changements climatiques pourraient cependant accroître les risques liés à *Ips sexdentatus*. Des sécheresses prolongées à grande échelle pourraient déclencher des pullulations importantes. Il serait intéressant d'évaluer les seuils critiques des peuplements sous contrainte hydrique.

Notre étude était centrée sur l'interaction *I. sexdentatus* - *P. pinaster* qui est l'essence majoritairement plantée dans les Landes. *P. taeda* est une essence très utilisée en reboisement de diversification à hauteur de 1000 ha par an depuis 2000. Cette essence est très résistante au nématode du pin (résistant témoin) mais sa sensibilité aux scolytes et à l'hylobe observée sur le

terrain, serait un frein à la généralisation de son utilisation (GIS-GMPF, 2016). Il conviendrait de compléter ces observations de terrain par des données sur l'agressivité d'*I. sexdentatus*, en évaluant les seuils critiques de densités d'attaque sur d'autres essences dont *P. taeda*. En complément, des tests de performance à différentes densités permettraient de déterminer les effets de l'essence sur le développement et la compétition intra spécifique.

Les communautés associées à *P. pinaster* étaient entre autres caractérisées par la rareté des hyménoptères parasitoïdes pourtant associés à *I. sexdentatus* sur d'autres essences (Lieutier, 1974). Une approche sur d'autres essences hôtes permettrait sans doute d'évaluer l'importance des d'hyménoptères parasitoïdes dans la régulation des populations d'*I. sexdentatus*. Elle permettrait aussi de tester les effets de l'essence sur la régulation d'*I. sexdentatus* par les communautés qui lui sont associées.

La photopériode est un facteur de régulation qui n'a pas été étudié chez *I. sexdentatus*. Il est possible qu'elle inhibe l'activité de ponte en fin d'été bien que les températures soient encore favorables au développement de l'insecte. Il serait intéressant d'étudier ses effets sur l'activité de ponte afin de déterminer la période pendant laquelle la reproduction est effectivement possible et d'affiner nos prédictions concernant le nombre de générations annuelles.

L'inefficacité des mécanismes anti agrégatif en période épidémique pourrait être responsable des fortes densités de colonisation que nous avons mesurées et donc indirectement expliquer la rétrogradation des pullulations. Il est possible qu'en phase de pullulation les énormes quantités de phéromones agrégatives émises par *I. sexdentatus* dans l'environnement masquent les phéromones anti agrégatives émises lorsqu'un arbre est saturé et les rendent imperceptibles. Afin de vérifier cette hypothèse, il conviendrait de comparer les densités de colonisation en condition épidémique et celles observées en condition endémique. Afin de s'affranchir de toute interférence avec les niveaux de résistances des arbres, il faudrait réaliser l'expérience sur des rondins incapables de mettre en place des réactions induites. Ensuite, il faudrait tester l'impact des phéromones agrégatives et anti agrégatives seules et associées et à différentes doses sur les densités de colonisation, afin d'établir si les phéromones agrégatives émises en masse peuvent inhiber les mécanismes anti agrégatifs en phase épidémique.

Références bibliographiques

A

- Adams, A.S., Currie, C.R., Cardoza, Y., Klepzig, K.D., Raffa, K.F., 2009.** Effects of symbiotic bacteria and tree chemistry on the growth and reproduction of bark beetle fungal symbionts. *Can. J. For. Res.* 39, 1133–1147.
- Allen, C.D, Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J. H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010.** A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manag.* 259, 660–684.
- Amezaga, I., Garbisu, C., 2000.** Effect of intraspecific competition on progeny production of *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae). *Environ. Entomol.* 29, 1011–1017.
- Anderbrant, O., 1990.** Gallery construction and oviposition of the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) at different breeding densities. *Ecol. Entomol.* 15, 1–8.
- Anderbrant, O., Schlyter, F., 1989.** Causes and effects of individual quality in bark beetles. *Ecography* 12, 488–493.
- Anderbrant, O., Schlyter, F., Birgersson, G., 1985.** Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* 45, 89–98.
- Angilletta, M.J., Steury, T.D., Sears, M.W., 2004.** Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life–history puzzle. *Integr. Comp. Biol.* 44, 498–509.
- Annala, E., 1969.** Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *An. Zool.Fen.* 6, 161–208.
- Arendt, J.D., 2011.** Size-fecundity relationships, growth trajectories, and the temperature-size rule for ectotherms. *Evolution* 65, 43–51.
- Ashe, J.S., 1990.** The larvae of *Placusa Mannerheim* (Coleoptera: Staphylinidae), with notes on their feeding habits. *Insect Syst. Evol.* 21, 477–485.
- Atkins, M.D., 1967.** The effect of rearing temperature on the size and fat content of the douglas-fir beetle. *Can. Entomol.* 99, 181–187.

Atkins, M.D., 1969. Lipid loss with flight in the Douglas-fir beetle. *Can. Entomol.* 101, 164–165.

Atkinson, D., 1994. Temperature and organism size - A biological law for ectotherms?, *Adv.Ecol. Res.* 1–58.

Aukema, B.H., Dahlsten, D.L., Raffa, K.F., 2000. Improved population monitoring of bark beetles and predators by incorporating disparate behavioral responses to semiochemicals. *Environ. Entomol.* 29, 618–629.

Aukema, B.H., Raffa, K.F., 2002. Relative effects of exophytic predation, endophytic predation, and intraspecific competition on a subcortical herbivore: consequences to the reproduction of *Ips pini* and *Thanasimus dubius*. *Oecol.* 133, 483–491.

Aukema, B.H., Raffa, K.F., 2004. Behavior of adult and larval *Platysoma cylindrica* (Coleoptera: Histeridae) and larval *Medetera bistriata* (Diptera: Dolichopodidae) during subcortical predation of *Ips pini* (Coleoptera: Scolytidae). *J. Insect. Behav.* 17, 115–128.

Aukema, B.H., Richards, G.R., Krauth, S.J., Raffa, K.F., 2004. Species assemblage arriving at and emerging from trees colonized by *Ips pini* in the Great Lakes region: partitioning by time since colonization, season, and host species. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 97, 117–129.

Ayres, M.P., Lombardero, M.J., 2000. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Sci. Total Environ.* 262, 263–286.

Ayres, M.P., Wilkens, R.T., Ruel, J.J., Lombardero, M.J., Vallery, E., 2000. Nitrogen budgets of phloem-feeding bark beetles with and without symbiotic fungi. *Ecology* 81, 2198–2210.

B

Baier, P., Pennerstorfer, J., Schopf, A., 2007. PHENIPS - A comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *For. Ecol. Manag.* 249, 171–186.

Bakke, A., 1968. Ecological studies on bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) associated with Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in Norway with particular reference to the influence of temperature. *Meddelelser Fra Det Nor. Skogsforsoksvesen* 21, 441–602.

Balachowsky, A. (1949). Faune de France. Paris, Lechevalier.

Baldwin, P.H., 1968. Predator-prey relationships of birds and spruce beetles, North Central Branch ESA. 90–99.

Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J.C., Farrar, J., Good, J.E.G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T.H., Lindroth, R.L., Press, M.C., Symrnioudis, I., Watt, A.D., Whittaker, J.B., 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Glob. Change Biol.* 8, 1–16.

Barras, S.J., 1973. Reduction of progeny and development in the southern pine beetle following removal of symbiotic fungi. *Can. Entomol.* 105, 1295–1299.

Batra, L.R., 1963. Ecology of ambrosia fungi and their dissemination by beetles. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 66, 213–236.

Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A., Larsson, S., 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol. Appl.* 15, 2084–2096.

Beniston, M., Stephenson, D.B., Christensen, O.B., Ferro, C.A.T., Frei, C., Goyette, S., Halsnaes, K., Holt, T., Jylhä, K., Koffi, B., Palutikof, J., Schöll, R., Semmler, T., Woth, K., 2007. Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Clim. Change* 81, 71–95.

Bentz, B., Logan, J., Amman, G., 1991. Temperature-dependent development of the mountain Pine Beetle (Coleoptera : Scolytidae) and simulation of its phenology. *Can. Entomol.* 123, 1083–1094.

Bentz, B.J., Régnière, J., Fettig, C.J., Hansen, E.M., Hayes, J.L., Hicke, J.A., Kelsey, R.G., Negrón, J.F., Seybold, S.J., 2010. Climate change and bark beetles of the western United States and Canada: direct and indirect effects. *BioScience* 60, 602–613.

Berger, D., Walters, R., Gotthard, K. 2008. What limits insect fecundity? Body size-and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. *Funct. Ecol.* 22, 523–529.

Berryman, A.A. 1982. Mountain pine beetle outbreaks in Rocky Mountain lodgepole pine forests. *J. For.* 80, 410–419.

Berryman, A.A., 1972. Resistance of conifers to invasion by bark beetle-fungus associations. *BioScience* 22, 598–602.

- Berryman**, A.A., 1973. Population dynamics of the fir engraver, *Scolytus ventralis* (Coleoptera: Scolytidae). I. Analysis of population behavior and survival from 1964 to 1971. *Can. Entomol.* 105, 1465–1488.
- Berryman**, A.A., 1976. Theoretical explanation of mountain pine beetle dynamics in lodgepole pine forests. *Environ. Entomol.* 5, 1225–1233.
- Berryman**, A.A., 1982. Population dynamics of bark beetles. *Bark Beetles in North American Conifers* 264–314.
- Berryman**, A.A., Baltensweiler, W., 1981. Effect of sites characteristics on insects population in: XVII IUFRO World Congress, Japan 1981.
- Berryman**, A.A., Dennis, B., Raffa, K.F., Stenseth, N.C. 1985. Evolution of optimal group attack, with particular reference to bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Ecol.*, 66, 898–903.
- Blomquist**, G.J., Figueroa-Teran, R., Aw, M., Song, M., Gorzalski, A., Abbott, N.L., Chang, E., Tittiger, C., 2010. Pheromone production in bark beetles. *Insect Biochem. Molec. Biol.* 40, 699–712.
- Bohac**, J., 1999. Staphylinid beetles as bioindicators. *Agri. Ecosyst. Environ.* 74, 357–372.
- Boone**, C.K., Aukema, B.H., Bohlmann, J., Carroll, A.L., Raffa, K.F. 2011. Efficacy of tree defense physiology varies with bark beetle population density: a basis for positive feedback in eruptive species. *Can. J. For. Res.* 41, 1174–1188.
- Borden**, J.H., 1982. Aggregation pheromones. *Bark Beetles in North American Conifers*. University of Texas Press, Austin, Texas 74–139.
- Botterweg**, P. F. 1982. Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat content. *Z. Angew. Entomol.* . 94, 466–489.
- Botterweg**, P.F. 1983. The effect of attack density on size, fat content and emergence of the spruce bark beetle *Ips typographus* L. 1. *Z. Angew. Entomol.* 96, 47–55.
- Bouhot**, L., Lieutier, F., Debouzie, D., 1988. Spatial and temporal distribution of attacks by *Tomicus piniperda* L. and *Ips sexdentatus* Boern. (Col., Scolytidae) on *Pinus sylvestris*. *J. Apl. Entomol.* 106, 356–371.
- Bozinovic**, F., Bastías, D.A., Boher, F., Clavijo-Baquet, S., Estay, S.A., Angilletta, M.J., 2011. The mean and variance of environmental temperature interact to determine physiological tolerance and fitness. *Physiol. Biochem. Zool.* 84, 543–552.

Brignolas, F., Lacroix, B., Lieutier, F., Sauvard, D., Drouet, A., Claudot, A.-C., Yart, A., Berryman, A.A., Christiansen, E., 1995. Induced responses in phenolic metabolism in two Norway spruce clones after wounding and inoculations with *Ophiostoma polonicum*, a bark beetle-associated fungus. *Plant Physiol.* 109, 821–827.

Byers, J.A., 1984. Nearest neighbor analysis and simulation of distribution patterns indicates an attack spacing mechanism in the bark beetle, *Ips typographus* (Col., Scolytidae). *Environ. Entomol.* 13, 1191–1200.

Byers, J.A., 2004. Chemical ecology of bark beetles in a complex olfactory landscape, in: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Springer Netherlands, pp. 89–134.

Byers, J.A., 1996. An encounter rate model of bark beetle populations searching at random for susceptible host trees. *Ecol. Model.* 91, 57–66.

Byers, J.A., Zhang, Q.-H., Schlyter, F., Birgersson, G., 1998. Volatiles from nonhost birch trees inhibit pheromone response in spruce bark beetles. *Naturwissenschaften* 85, 557–561.

C

Campbell, A., Frazer, B.D., Gilbert, N., Gutierrez, A.P., Mackauer, M., 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.* 11, 431–438.

Cardoza, Y.J., Moser, J.C., Klepzig, K.D., Raffa, K.F., 2008. Multipartite Symbioses Among Fungi, Mites, Nematodes, and the Spruce Beetle, *Dendroctonus rufipennis*. *Environ. Entomol.* 37, 956–963.

Chararas, C., 1962. Scolytides des Conifères. *Encyclopédie entomologique XXXVIII*. Éditions P. Lechevalier. Paris.

Christiansen, E., 1985. *Ips/Ceratocystis*-infection of Norway spruce: what is a deadly dosage? *Z. Ang. Entomol.* 99, 6–11.

Christiansen, E., Bakke, A. 1988. The spruce bark beetle of Eurasia, in: Berryman, A.A. (Ed.), *Dynamics of forest insect populations*. Springer US, pp. 479–503.

Christiansen, E., Ericsson, A., 1986. Starch reserves in *Picea abies* in relation to defence reaction against a bark beetle transmitted blue-stain fungus, *Ceratocystis polonica*. *Can. J. For. Res.* 16, 78–83.

Christiansen, E., Waring, R.H., Berryman, A.A., 1987. Resistance of conifers to bark beetle attack: Searching for general relationships. *Forest. Ecol. Manag.* 22, 89–106.

Crawley, M.J., 2012. *The R Book*. John Wiley et Sons.

Croisé, L., Dreyer, E., Lieutier, F., 1998. Effects of drought stress and severe pruning on the reaction zone induced by single inoculations with a bark beetle associated fungus (*Ophiostoma ips*) in the phloem of young Scots pines. *Can. J. For. Res.* 28, 1814–1824.

Croisé, L., Lieutier, F., 1993. Effects of drought on the induced defence reaction of Scots pine to bark beetle-associated fungi. *Ann. For. Sci.* 50, 91–97.

Croisé, L., Lieutier, F., Cochard, H., Dreyer, E., 2001. Effects of drought stress and high density stem inoculations with *Leptographium wingfieldii* on hydraulic properties of young Scots pine trees. *Tree Physiol.* 21, 427–436.

D

Dahlsten, D.L., Stephen, F.M., 1974. Natural enemies and insect associates (Coleoptera Scolytinae) of the mountain pine beetle *Dendroctonus ponderosae* in sugar pine. *Can. Entomol.* 106, 1211–1217.

Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P., 2000. The interplay between climate change, forests, and disturbances. *Sci. Total Environ.* 262, 201–204.

Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P., Ayres, M.P., Flannigan, M.D., Hanson, P.J., Irland, L.C., Lugo, A.E., Peterson, C.J., Simberloff, D., Swanson, F.J., Stocks, B.J., Michael Wotton, B., 2001. Climate change and forest disturbances. *BioScience* 51, 723–734.

David, G., Giffard, B., van Halder, I., Piou, D., Jactel, H., 2015. Energy allocation during the maturation of adults in a long-lived insect: implications for dispersal and reproduction. *Bull. Entomol. Res.* 105, 629–636.

David, J., Cohet, Y., Fouillet, P., 1975. Physiologie de l'inanition et utilisation des réserves chez les adultes de *Drosophila melanogaster*. *Arch. Zool. Exp. Gen.* 116, 579–590.

Davis, T.S., Hofstetter, R.W., 2009. Effects of Gallery Density and Species Ratio on the Fitness and Fecundity of Two Sympatric Bark Beetles (Coleoptera: Curculionidae). *Environ. Entomol.* 38, 639–650.

Delorme, L., Lieutier, F., 1990. Monoterpene composition of the preformed and induced resins of Scots pine, and their effect on bark beetles and associated fungi. *Eur. J. For. Pathol.* 20, 304–316.

Dodds, K.J., Graber, C., Stephen, F.M., 2001. Facultative intraguild predation by larval Cerambycidae (Coleoptera) on bark beetle larvae (Coleoptera: Scolytidae). *Environ. Entomol.* 30, 17–22.

Doležal, P., Sehnal, F., 2007. Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. *J. Appl. Entomol.* 131, 165–173.

Dropkin, V., Foudin, A., Kondo, E., Linit, M., Smith, M., Robbins, K., 1981. Pinewood nematode: a threat to U.S. forests? *Plant Dis.* 65, 1022–1027.

Dworschak, K., Meyer, D., Gruppe, A., Schopf, R. 2014. Choice or constraint: plasticity in overwintering sites of the European spruce bark beetle. *For. Ecol. Manage.* 328, 20–25.

E

EPPO, 2016. EPPO Global Database (available online). <https://gd.eppo.int>.

Erbilgin, N., Raffa, K.F., 2001. Kairomonal range of generalist predators in specialized habitats: responses to multiple phloeophagous species emitting pheromones vs. host odors. *Ent. Exp. Appl.* 99, 205–210.

Evenden, M.L., Whitehouse, C.M., Sykes, J., 2014. Factors influencing flight capacity of the mountain pine beetle (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Environ. Entomol.* 43, 187–196.

Evenden, M.L., Whitehouse, C.M., Sykes, J., 2014. Factors influencing flight capacity of the mountain pine beetle (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Environ. Entomol.* 43, 187–196.

Everaerts, C., Grégoire, J.-C., Merlin, J., 1988. The toxicity of norway spruce monoterpenes to two bark beetle species and their associates, in: Mattson, W.J., Levieux, J., Bernard-Dagan, C. (Eds.), *Mechanisms of woody plant defenses against insects*. Springer New York, pp. 335–344.

F

Fayt, P., Machmer, M.M., Steeger, C., 2005. Regulation of spruce bark beetles by

woodpecker - a literature review. Forest. Ecol. Manag. 206, 1–14.

Ferrell, G.T., Otrosina, W.J., Demars Jr.C.J. 1994. Predicting susceptibility of white fir during a drought-associated outbreak of the fir engraver, *Scolytus ventralis*, in California. Can. J. For. Res. 24, 302-305.

Feytaud, J., 1950. Les coléoptères du pin maritime.

Forsse, E., 1989. Migration in bark beetles with special reference to the spruce bark beetle *Ips typographus*. PhD thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Sweden.

Forsse, E., Solbreck, C., 1985. Migration in the bark beetle *Ips typographus* L.: duration, timing and height of flight. Z. Angew. Entomol. 100, 47–57.

Fox, J.W., Wood, D.L., Akers, R.P., Parmeter, J.R., 1992. Survival and development of *Ips paraconfusus* Lanier (Coleoptera: Scolytidae) reared axenically and with tree-pathogenic fungi vectored by cohabiting *Dendroctonus* species. Can. Entomol. 124, 1157–1167.

Franceschi, V., Krekling, T., Berryman, A., Christiansen, E., 1998. Specialized phloem parenchyma cells in Norway spruce (Pinaceae) bark are an important site of defense reactions. Am. J. Bot. 85, 601–601.

Franceschi, V.R., Krokene, P., Krekling, T., Christiansen, E., 2000. Phloem parenchyma cells are involved in local and distant defense responses to fungal inoculation or bark-beetle attack in Norway spruce (Pinaceae). Am. J. Bot. 87, 314–326.

Franklin, A.J., Debruyne, C., Grégoire, J.-C., 2000. Recapture of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) with attractants of low release rates: localized dispersion and environmental influences. Agri. For. Ent. 2, 259–270.

Franklin, A.J., Grégoire, J.-C., 1999. Flight behaviour of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in an environment without pheromones. Ann. For. Sci. 56, 591–598.

Furniss, M.M., Solheim, H., Christiansen, E., 1990. Transmission of Blue-Stain Fungi by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) in Norway Spruce. Ann. Entomol. Soc. Am 83, 712–716.

Furuta, K., 1989. A comparison of endemic and epidemic populations of the spruce beetle (*Ips typographus japonicus* Niiijima) in Hokkaido. J. Apl. Entomol. 107, 289–295.

G

Gardiner, B., Blennow, K., Carnus, J.-M., Fleischer, P., Ingemarson, F., Landmann, G., Lindner, M., Marzano, M., Nicoll, B., Orazio, C., 2010. Destructive storms in European forests: past and forthcoming impacts. Destructive storms in European forests: past and forthcoming impacts.

Goyer, R.A., Smith, M.T., 1981. The feeding potential of *Corticeus glaber* and *Corticeus parallelus* (Coleoptera: Tenebrionidae), facultative predators of the southern pine beetle, *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae). Can. Entomol. 113, 807–811.

Grégoire, J.-C., Evans, H.F. 2004. Damage and control of BAWBILT organisms: an overview, in: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis. Springer Netherlands, pp. 19-37.

Grégoire, J.-C., Merlin, J., Pasteels, J.M., Jaffuel, R., Voulard, G., Schvester, D., 1985. Biocontrol of *Dendroctonus micans* by *Rhizophagus grandis* Gyll. (Col., Rhizophagidae) in the Massif Central (France)1. Z. Angew. Entomol. 99, 182–190.

Gries, G., Bowers, W.W., Gries, R., Noble, M., Borden, J.H., 1990. Pheromone production by the pine engraver *Ips pini* following flight and starvation. J. Insect Physiol. 36, 819–824.

Grodzki, W., 2009. Entomofauna of dying young spruces *Picea abies* (L.) Karst. in the area after forest decline in the Izerskie Mountains. 51, 161–170.

Guérard, N., Dreyer, E., Lieutier, F. 2000. Interactions between Scots pine, *Ips acuminatus* (Gyll.) and *Ophiostoma brunneo-ciliatum* (Math.): estimation of the critical thresholds of attack and inoculation densities and effects on hydraulic properties in the stem. Ann. For. Sci. 57, 681–690.

H

Haack, R., Slansky, F., 1987-Nutritional ecology of wood-feeding Coleoptera, Lepidoptera, and Hymenoptera. Nutritional ecology of insects mites spiders, and related invertebrates. John Wiley et Sons, New York 449–486.

Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D.W., Medina-Elizade, M., 2006. Global temperature change. Proc. Natl. Acad. Sci. 103, 14288–14293.

Harrington, T.C., 2005. Ecology and evolution of mycetophagous beetles and their fungal partners. In: Vega, F.E., Blackwell, M. (Eds.), *Insect Fungal Associations, Ecology and Evolution*. Oxford University Press, Oxford, pp. 257–291.

Hedgren, P.O., Schroeder, L.M., 2004. Reproductive success of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) and occurrence of associated species: a comparison between standing beetle-killed trees and cut trees. *Forest. Ecol. Manag.* 203, 241–250.

Herard, F., Mercadier, G., 1996. Natural enemies of *Tomicus Piniperda* and *Ips acuminatus* (Col, scolytidae) on *Pinus sylvestris* near Orléans, France: Temporal occurrence and relative abundance, and notes on eight predatory species. *Entomophaga* 41, 183–210.

Hilszczański, J., Jaworski, T., Plewa, R., Horák, J., 2016. Tree species and position matter: the role of pests for survival of other insects. *Agric. Forest. Entomol.* 18(4):340–348

Hoffmann, A.A., Anderson, A., Hallas, R., 2002. Opposing clines for high and low temperature resistance in *Drosophila melanogaster*. *Ecol. Lett.* 5, 614–618.

Hofstetter, R.W., Cronin, J.T., Klepzig, K.D., Moser, J.C., Ayres, M.P., 2006. Antagonisms, mutualisms and commensalisms affect outbreak dynamics of the southern pine beetle. *Oecol.* 147, 679–691.

Huberty, A.F., Denno, R.F., 2004. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology* 85, 1383–1398.

Hulcr, J., Mogia, M., Isua, B., Novotny, V., 2007. Host specificity of ambrosia and bark beetles (Col., Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) in a New Guinea rainforest. *Ecol. Entomol.* 32, 762–772.

I

IPCC, 2013: Summary for policymakers. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (Eds). Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.

J

Jactel, H., 1993. Individual variability of the flight potential of *Ips sexdentatus* Boern.(Coleoptera: Scolytidae) in relation to day of emergence, sex, size, and lipid content. Can. Entomol. 125, 919–930.

Jactel, H., Gaillard, J., 1991. A preliminary study of the dispersal potential of *Ips sexdentatus* (Boern) (Col., Scolytidae) with an automatically recording flight mill. J. Apl. Entomol. 112, 138–145.

Jactel, H., Lieutier, F., 1987. Effects of attack density on fecundity of the scots pine beetle *Ips sexdentatus* Boern (Col.; Scolytidae). J. Apl. Entomol. 104, 190–204.

Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M. L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., Koricheva, J., 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. Glob. Change Biol. 18: 267–276.

Jamieson, M.A., Trowbridge, A.M., Raffa, K.F., Lindroth, R.L., 2012. Consequences of climate warming and altered precipitation patterns for plant-insect and multitrophic interactions. Plant. Physiol. 160, 1719–1727.

Jamin, J.-K., 1977. Contribution à l'étude du dépérissement provoqué par les coléoptères Scolytidae sur le pin sylvestre en région Centre. ENITEF.

Jonášová, M., Prach, K., 2004. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. Ecol. Eng. 23, 15–27.

Jönsson, A.M., Appelberg, G., Harding, S., Barring, L., 2009. Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. Glob. Change Biol. 15, 486–499.

Jönsson, A.M., Harding, S., Krokene, P., Lange, H., Lindelöw, Å., Økland, B., Ravn, H.P., Schroeder, L.M., 2011. Modelling the potential impact of global warming on *Ips typographus* voltinism and reproductive diapause. Clim. Change 109, 695–718.

K

Kausrud, K., Økland, B., Skarpaas, O., Grégoire, J.-C., Erbilgin, N., Stenseth, N.C., 2012. Population dynamics in changing environments: the case of an eruptive forest pest species. *Biol. Rev.* 87, 34–51.

Kenis, M., Wermelinger, B., Grégoire, J.-C., 2004. Research on parasitoids and predators of Scolytidae – A Review, in: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 237–290.

Kingsolver, J.G., Huey, R.B., 2008. Size, temperature, and fitness: three rules. *Evol. Ecol. Res.* 10, 251–268.

Kirisits, T., 2007. Fungal associates of european bark beetles with special emphasis on the ophiostomatoid fungi, in: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Springer Netherlands, pp. 181–236.

Kirkendall, L.R., 1983. The evolution of mating systems in bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae). *Zoo. J. Linn. Soc. Lond.* 77, 293–352.

Kirkendall, L.R., Biedermann, P. H., et Jordal, B. H. 2015. Evolution and diversity of bark and ambrosia beetles. *Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species*, 85–156, San Diego: Academic Press.

Kleinman, S.J., DeGomez, T.E., Snider, G.B., Williams, K.E. 2012. Large-scale pinyon ips (*Ips confusus*) outbreak in southwestern United States tied with elevation and land cover. *J. For.*, 110, 194–200.

Klepzig, K.D., Six, D.L., 2004. Bark beetle-fungal symbiosis: context dependency in complex associations. *Symbiosis* 40, 137 – 140.

Knížek, M., Beaver, R., 2004. Taxonomy and systematics of bark and ambrosia beetles, in: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 41–54.

Koricheva, J., Larsson, S., Haukioja, E., 1998. Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. *Annu. Rev. Entomol.* 43, 195–216.

Krekling, T., Franceschi, V.R., Berryman, A.A., Christiansen, E., 2000. The structure and development of polyphenolic parenchyma cells in Norway spruce (*Picea abies*) bark. *Flora* 195, 354–369.

Kriticos, D.J., Maywald, G.F., Yonow, T., Zurcher, E.J., Herrmann, N.I., Sutherst, R.W., 2015. CLIMEX Version 4: exploring the effects of climate on plants, animals and diseases. Canberra ACT CSIRO.

Krivets, S.A., Kerchev, I.A., 2016. Insects inhabiting the galleries of the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in Siberia. *Entomol. Rev.* 96, 545–558.

Krokene, P., 2015. Conifer defense and resistance to bark beetles, in: *Bark beetles*. Elsevier, pp. 177–207.

Krokene, P., Solheim, H., 1996. Fungal associates of five bark beetle species colonizing Norway spruce. *Can. J. For. Res.* 26, 2115–2122.

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, 987–990.

L

Lactin, D.J., Holliday, N.J., Johnson, D.L., Craigen, R., 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ. Entomol.* 24, 68–75.

Långström, B., et Hellqvist, C., 1993. Scots pine susceptibility to attack by *Tomicus piniperda* (L) as related to pruning date and attack density. In *Annales des Sciences Forestières* (50, 101–117).

Långström, B., Hellqvist, C., Ericsson, A., Gref, R. 1992. Induced defence reaction in Scots pine following stem attacks by *Tomicus piniperda*. *Ecography*, 15, 318–327.

Lausch, A., Fahse, L., Heurich M., 2013. Forecasting potential bark beetle outbreaks based on spruce forest vitality using hyperspectral remote-sensing techniques at different scales. *For. Ecol. Manag.* 308, 76–89.

Lawson, S.A., Furuta, K., Katagiri, K. 1995. Effect of tree host and beetle density on reproduction and survival of *Ips typographus japonicus* Nijima (Col., Scolytidae) in Hokkaido, Japan. J. Appl. Entomol. 119, 383–390.

Lawson, S.A., Furuta, K., Katagiri, K., 1997. Effect of natural enemy exclusion on mortality of *Ips typographus japonicus* Nijima (Col., Scolytidae) in Hokkaido, Japan. J. Apl. Entomol. 121, 89–98.

Lekander, B., Bejer-Petersen, B., Kangas, E., Bakke, A. 1977. The distribution of bark beetles in the nordic countries. Acta Entomol. Fenn. 32, 1–17.

Leschen, R.A.B., Newton, A.F., 2003. Larval description, adult feeding behavior, and phylogenetic placement of *Megalopinus* (Coleoptera: Staphylinidae). The Coleopterists Bulletin 57, 469–493.

Lévieux, J., Lieutier, F., Delplanque, A., 1985. Les Scolytes ravageurs du pin sylvestre. Rev. For. Fr. 37, 431–440.

Lieutier, F., 1979b, Les fluctuations des populations de nématodes associés aux coléoptères scolytides. Bull. Soc. Zool. Fr., 104, 423–433.

Lieutier, F., 1974. Recherche sur la zoocénose des galeries de coléoptères Scolytidae. Thèse, Université d'Orléans.

Lieutier, F., 1978. Mes acariens associés à *Ips typographus* et *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Scolytidae) en région parisienne et les variations de leurs populations au cours du cycle annuel. Bulletin d'Ecologie.

Lieutier, F., 1979a. Les diptères associés à *Ips Typographus* et *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Scolytidae) en région parisienne, et les variations au cours du cycle annuel [France; forets, epicea (*Picea spp.*), pin sylvestre (*Pinus spp.*)]. Bulletin d'Ecologie.

Lieutier, F., 2002. Mechanisms of resistance in Conifers and bark beetle attack strategies, in: Wagner, M.R., Clancy, K.M., Lieutier, F., Paine, T.D. (Eds.), Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects. Springer Netherlands, pp. 31–77.

Lieutier, F., 2004. Host resistance to bark beetles and its variations, in: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis. Springer Netherlands, pp. 135–180.

Lieutier, F., Berryman, A.A., Millstein, J.A., 1991. Preliminary study of the monoterpene response of three pines to *Ophiostoma clavigerum* (Ascomycetes : Ophiostomatales) and two chemical elicitors. *Ann. For. Sci.* 48, 377–388.

Lieutier, F., Garcia, J., Yart, A., Romary, P., 1995. Wound reactions of scots pine (*Pinus sylvestris* L) to attacks by *Tomicus piniperda* L. and *Ips sexdentatus* Boern. (Col., Scolytidae). *J. Apl. Entomol.* 119, 591–600.

Lieutier, F., Laumond, C., 1978. Nématodes parasites et associés à *Ips sexdentatus* et *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) en région parisienne. *Nematologica* 24, 184–200.

Lieutier, F., Yart, A., Garcia, J., Ham, M.C., Morelet, M., Levieux, J., 1989. Champignons phytopathogènes associés à deux coléoptères scolytidae du pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) et étude préliminaire de leur agressivité envers l'hôte, in: *Annales des Sciences Forestières*. EDP Sciences, pp. 201–216.

Lieutier, F., Yart, A., Salle, A., 2009. Stimulation of tree defenses by *Ophiostomatoid fungi* can explain attack success of bark beetles on conifers. *Ann. For. Sci.* 66, 801.

Lieutier, F., Ye, H., Yart, A. 2003. Shoot damage by *Tomicus* sp.(Coleoptera: Scolytidae) and effect on *Pinus yunnanensis* resistance to subsequent reproductive attacks in the stem. *Agric. For. Entomol.* 5, 227–233.

Lindelöw, Å., Risberg, B., Sjödin, K., 1992. Attraction during flight of scolytids and other bark- and wood-dwelling beetles to volatiles from fresh and stored spruce wood. *Can. J. For. Res.* 22, 224–228.

Lindelöw, Å., Weslien, J., 1986. Sex-specific emergence of *Ips typographus* L.(Coleoptera: Scolytidae) and flight behavior in response to pheromone sources following hibernation. *Can. Entomol.* 118, 59–67.

Lindgren, B.S., Miller, D.R., 2002. Effect of verbenone on attraction of predatory and woodboring beetles (Coleoptera) to kairomones in lodgepole pine forests. *Environ. Entomol.* 31, 766–773.

Lindgren, B.S., Raffa, K.F., 2013. Evolution of tree killing in bark beetles (Coleoptera: Curculionidae): trade-offs between the maddening crowds and a sticky situation. *Can. Entomol.* 145, 471–495.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., others, 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For. Ecol. Manag.* 259, 698–709.

Lipkow, E., Betz, O., 2005. Staphylinidae and fungi1. *Faun.Ökol. Mitt* 8, 383–411.

Lobinger, G., Feicht, E., 1999. Swarming behaviour and abundance dynamics of the pteromalid wasp *Karpinskiella pityophthori* (Hym., Pteromalidae), a parasitoid of the bark beetle (*Pityogenes chalcographus* L., Col., Scolytidae). *Anzeiger für Schädlingskunde* 72, 65–71.

Logan, J.A., Régnière, J., Powell, J.A., 2003. Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Front. Ecol. Environ.* 1, 130–137.

M

Marini, L., Lindelöw, Å., Jönsson, A.M., Wulff, S., Schroeder, L.M., 2013. Population dynamics of the spruce bark beetle: a long-term study. *Oikos* 122, 1768–1776.

Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Punttila, P., Rauh, J., 1999. Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Forest Ecol. Manag.* 116, 233–245.

McKee, F.R., Aukema, B.H., 2015. Influence of temperature on the reproductive success, brood development and brood fitness of the eastern larch beetle *Dendroctonus simplex* LeConte. *Agric. For. Entomol.* 17, 102–112.

Meddens, A.J., Hicke, J.A., Ferguson, C.A. 2012. Spatiotemporal patterns of observed bark beetle-caused tree mortality in British Columbia and the western United States. *Ecol. Appl.* 22, 1876–1891.

Merlin, J., Parmentier, C., Grégoire, J.-C., 1986. The feeding habits of *Rhizophagus dispar* (Col., Rhizophagidae), an associate of bark beetles. *Mededelingen van de Faculteit landbouwwetenschappen-Rijksuniversiteit Gent* 51, 15–23.

Miller, M.C., 1984. Mortality contribution of insect natural enemies to successive generations of *Ips calligraphus* (Germar) (Coleoptera, Scolytidae) in loblolly pine. *Z. Angew. Entomol.* 98, 495–500.

Mills, N.J., 1985. Some observations on the role of predation in the natural regulation of *Ips typographus* populations1. *Z. Angew. Entomol.* 99, 209–215.

Moeck, H.A., Wood, D.L., Lindahl, K.Q., 1981. Host selection behavior of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) attacking *Pinus ponderosa*, with special emphasis on the western pine beetle, *Dendroctonus brevicomis*. J. Chem. Ecol. 7, 49–83.

Moser, J.C., 1976. Surveying mites (Acarina) phoretic on the southern pine beetle (Coleoptera: Scolytidae) with sticky traps. Can. Entomol. 108, 809–813.

Müller, J., Bußler, H., Goßner, M., Rettelbach, T., Duelli, P., 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. Biodivers Conserv 17, 2979.

Mulock, P., et Christiansen, E. 1986. The threshold of successful attack by *Ips typographus* on *Picea abies*: a field experiment. For. Ecol. Manage. 14, 125–132.

N

Nageleisen, L.-M. 2006. Insectes sous-corticaux des résineux en 2005: poursuite de la pullulation de typographe de l'épicéa dans les montagnes de l'Est. Bilan de la Santé des Forêts, Min. Agric. Pêche, 5 p.

Nageleisen, L.-M., 2003. Les insectes sous-corticaux des résineux en 2002 : diminution inattendue des dommages dus aux scolytes. Les Cahiers du DSF 29–31.

Nageleisen, L.-M., spécialisée de Champenoux, D.-A., Insectes sous – corticaux des résineux en 2006 : le typographe de l'épicéa reste le principal ravageur des forêts de conifères. (Bilan de la santé des forêts [France]) Min. Agri. et Pêche.(DGFAR), Paris, France, 4 p.

Naves, P., de Sousa, E., 2009. Threshold temperatures and degree-day estimates for development of post-dormancy larvae of *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae). J. Pest Sci. 82, 1–6.

Nelson, W.A., Lewis, M.A. 2008. Connecting host physiology to host resistance in the conifer-bark beetle system. Theor. Ecol. 1, 163-177.

Netherer, S., Pennerstorfer, J., 2001. Parameters relevant for modelling the potential development of *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). Integr. Pest Manag. Rev. 6, 177–184.

Netherer, S., Schopf, A., 2010. Potential effects of climate change on insect herbivores general aspects and a specific example (Pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*). Forest Ecol Manag. 259, 831–838.

O

Otvos, I.S., 1979. The effects of insectivorous bird activities in forest ecosystems: an evaluation.

Otvos, I.S., 1979. The effects of insectivorous bird activities in forest ecosystems: an evaluation. In: Dickson, J.G., Connor, R.N., Fleet, R.R., Kroll, J.C., Jackson, J.A. (Eds.), *The Role of Insectivorous Birds in Forest Ecosystems*. Academic Press, Inc., London, pp. 341–374.

Otvos, I.S., Stark, R.W., 1985. Arthropod food of some forest-inhabiting birds. *Can. Entomol.* 117, 971–990.

P

Paine, T.D., Raffa, K.F., Harrington, T.C., 1997. Interactions Among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. *Annu. Rev. Entomol.* 42, 179–206.

Pautasso, M., Dehnen-Schmutz, K., Holdenrieder, O., Pietravalle, S., Salama, N., Jeger, M.J., Lange, E., Hehl-Lange, S., 2010. Plant health and global change - some implications for landscape management. *Biol. Rev.* 85, 729–755.

Paynter, Q.E., Anderbrant, O., Schlyter, F., 1990. Behavior of male and female spruce bark beetles, *Ips typographus*, on the bark of host trees during mass attack. *J Insect Behav* 3, 529–543.

Pesson, P., Chararas, C., 1969. Les scolytides, insectes ravageurs mondiaux des forêts de conifères. *L'année biologique* 8, 683–733.

Pettersen, H., 1976. Parasites (Hym., Chalcidoidea) associated with bark beetles in Norway. *Norwegian Journal of Entomology* 25, 75–78.

Pineau, X., David, G., Peter, Z., Sallé A., Baude, M., Lieutier, F., Jactel, H. 2016. Effect of temperature on the reproductive success, developmental rate and brood characteristics of *Ips sexdentatus* (Boern.). *Agric. For. Entomol.* In press.

Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2000. *Mixed-effects in S and S-PLUS*. New-York: Springer.

Poland, T.M., Borden, J.H., 1997. Attraction of a bark beetle predator, *Thanasimus undatulus* (Coleoptera: Cleridae), to pheromones of the spruce beetle and two secondary bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *J.Entomol.Soc.B. C.* 94, 35–42.

Powers, J.S., Sollins, P., Harmon, M.E., Jones, J.A. 1999. Plant-pest interactions in time and space: a douglas-fir bark beetle outbreak as a case study. *Landscape Ecol.* 14, 105–120.

R

R Development Core Team, 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org>.

Raffa, K.F., 2001. Mixed messages across multiple trophic levels: the ecology of bark beetle chemical communication systems. *Chemoecol.* 11, 49–65.

Raffa, K.F., Aukema, B.H., Bentz, B.J., Carroll, A.L., Hicke, J.A., Turner, M.G., Romme, W.H. 2008. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *BioSci.* 58, 501–517.

Raffa, K.F., Berryman, A.A., 1982. Accumulation of monoterpenes and associated volatiles following inoculation of grand fir with a fungus transmitted by the fir engraver, *Scolytus ventralis* (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Entomol.* 114, 797–810.

Raffa, K.F., Berryman, A.A., 1983. The role of host plant resistance in the colonization behavior and ecology of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Ecol. Monogr.* 53, 27–49.

Raffa, K.F., Grégoire, J.-C., Staffan Lindgren, B., 2015. Natural history and ecology of bark beetles, in: bark beetles. Elsevier, pp. 1–40.

Raffa, K.F., Smalley, E.B., 1995. Interaction of pre-attack and induced monoterpene concentrations in host conifer defense against bark beetle-fungal complexes. *Oecol.* 102, 285–295.

Reeve, J.D., 1997. Predation and bark beetle dynamics. *Oecologia* 112, 48–54.

Robinet, C., Van Opstal, N., Baker, R., Roques, A. 2011. Applying a spread model to identify the entry points from which the pine wood nematode, the vector of pine wilt disease, would spread most rapidly across Europe. *Biol. Inv.* 13, 2981–2995.

Rouault, G., Candau, J.-N., Lieutier, F., Nageleisen, L.-M., Martin, J.-C., Warzée, N., 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Ann. For. Sci.* 63, 613–624.

Rudinsky, J.A., Michael, R.R., 1973. Sound production in Scolytidae: stridulation by female *Dendroctonus* beetles. J. Insect Physiol. 19, 689–705.

Rudinsky, J.A., Novák, V., Švihra, P., 1971. Attraction of the Bark Beetle *Ips typographus* L. to Terpenes and a Male-Produced Pheromone¹. Z. Angew. Entomol. 67, 179–188.

Ruel, J.J., Ayres, M.P., Lorio, J., Peter L., 1998. Loblolly pine responds to mechanical wounding with increased resin flow. Can. J. For. Res. 28, 596–602.

S

Safranyik, L., Shrimpton, D.M., Whitney, H.S., others, 1975. An interpretation of the interaction between lodgepole pine, the mountain pine beetle and its associated blue stain fungi in western Canada. Management of lodgepole pine ecosystems 1, 406–428, Washington State University, Pullman, pp. 406–428..

Safranyik, L., Whitney, H.S., 1985. Development and survival of axenically reared mountain pine beetles, *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae), at constant temperatures. Can. Entomol. 117, 185–192.

Sallé, A., Baylac, M., Lieutier, F., 2005. Size and shape changes of *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytinae) in relation to population level. Agric. For. Entomol. 7, 297–306.

Sallé, A., Raffa, K.F., 2007. Interactions among intraspecific competition, emergence patterns, and host selection behaviour in *Ips pini* (Coleoptera: Scolytinae). Ecol. Entomol. 32, 162–171.

Salle, A., Ye, H., Yart, A., Lieutier, F., 2008. Seasonal water stress and the resistance of *Pinus yunnanensis* to a bark-beetle-associated fungus. Tree Physiol. 28, 679–687.

Santos, M.J., Whitham, T.G., 2010. Predictors of *Ips confusus* outbreaks during a record drought in southwestern USA: implications for monitoring and management. Environ. Manag. 45, 239–249.

Sauvard, D. 2004. General biology of bark beetles, in: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis. Springer Netherlands, pp. 63–88.

Sauvard, D., 1989. Reproductive capacity of *Tomicus piniperda* L.(Col., Scolytidae). 1. Effects of attack density. J. Apl. Entomol. 108, 164–181.

Schär, C., Jendritzky, G., 2004. Climate change: Hot news from summer 2003. *Nature* 432, 559–560.

Schlyter, F., Anderbrant, O., Harding, S., Ravn, H.P. 1984. Offspring per emergence hole at different attack densities in the Spruce Bark Beetle, *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae). *Z. Ang. Entomol.* 97, 244–248.

Schönherr, J., Vité, J.P., Serez, M., 1983. Überwachung von *Ips sexdentatus*-Populationen mit synthetischem Lockstoff1. *Z. Angew. Entomol.* 95, 51–53.

Schroeder, L. M., 1997a. Oviposition behavior and reproductive success of the cerambycid *Acanthocinus aedilis* in the presence and absence of the bark beetle *Tomicus piniperda*. *Ent. Exp. Appl.* 82, 9–17.

Schroeder, L.M., 1996. Interactions between the predators *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae) and *Rhizophagus depressus* (Col: Rhizophagidae), and the bark beetle *Tomicus Piniperda* (Col.: Scolytidae). *Entomophaga* 41, 63–75.

Schroeder, L.M., 1997b. Impact of natural enemies on *Tomicus piniperda* offspring production. Proceedings: Integrating cultural tactics into the management of bark beetle and reforestation pests. USDA Forest Service General Technical Report NE 236, 204–214.

Schroeder, L.M., 2007. Escape in space from enemies: a comparison between stands with and without enhanced densities of the spruce bark beetle. *Agri. For. Ent.* 9, 85–91.

Schroeder, L.M., Lindelöw, Å., 1989. Attraction of scolytids and associated beetles by different absolute amounts and proportions of α -pinene and ethanol. *J Chem Ecol* 15, 807–817.

Schroeder, L.M., Lindelöw, Å., 2002. Attacks on living spruce trees by the bark beetle *Ips typographus* (Col. Scolytidae) following a storm-felling: a comparison between stands with and without removal of wind-felled trees. *Agri. For. Ent.* 4, 47–56.

Schroeder, L.M., Weslien, J., 1994. Reduced offspring production in bark beetle *Tomicus piniperda* in pine bolts baited with ethanol and α -pinene, which attract antagonistic insects. *J Chem Ecol* 20, 1429–1444.

Seidl, R., Baier, P., Rammer, W., Schopf, A., Lexer, M.J., 2007. Modelling tree mortality by bark beetle infestation in Norway spruce forests. *Ecol. Model.* 206, 383–399.

Seidl, R., Schelhaas, M.J., Lexer, M.J. 2011. Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Glob. Change Biol.* 17: 2842–2852.

- Seybold**, S.J., Tittiger, C., 2003. Biochemistry and molecular biology of de novo isoprenoid pheromone production in the Scolytidae. *Ann. Rev. Entomol.* 48, 425–453.
- Shepherd**, R.F., 1966. Factors influencing the orientation and rates of activity of *Dendroctonus ponderosae* Hopkins (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Entomol.* 98, 507–518.
- Shepherd**, W.P., Goyer, R.A., 2003. Seasonal abundance, arrival and emergence patterns of predaceous hister beetles (Coleoptera: Histeridae) associated with *Ips* engraver beetles (Coleoptera: Scolytidae) in Louisiana. *J. Entomol. Sci.* 38, 612 – 620
- Shepherd**, W.P., Goyer, R.A., 2005. Impact of *Platysoma parallelum* and *Plegaderus transversus* (Coleoptera: Histeridae) predation on developing *Ips calligraphus* and *Ips grandicollis* (Coleoptera: Scolytidae) brood. *J. Entomol. Sci* 40, 80–87.
- Six**, D.L., 2012. Ecological and evolutionary determinants of bark beetle - Fungus Symbioses. *Insects* 3, 339–366.
- Six**, D.L., 2013. The bark beetle holobiont: Why microbes matter. *J Chem Ecol* 39, 989–1002.
- Six**, D.L., Paine, T.D., 1998. Effects of mycangial fungi and host tree species on progeny survival and emergence of *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae). *Environ. Entomol.* 27, 1393–1401.
- Six**, D.L., Wingfield, M.J., 2011. The Role of Phytopathogenicity in bark beetle–fungus Symbioses: A Challenge to the classic paradigm. *Ann. Rev. Entomol.* 56, 255–272.
- Smith**, G.D., Carroll, A.L., Lindgren, B.S., 2011. Facilitation in bark beetles: endemic mountain pine beetle gets a helping hand. *Agri. For. Ent.* 13, 37–43.
- Stephen**, F. M., et Dahlsten, D. L. (1976). The temporal and spatial arrival pattern of *Dendroctonus brevicomis* in ponderosa pine. *Can. Entomol.* 108(03), 271–282.
- Stephen**, F.M., Berisford, C.W., Dahlsten, D.L., Moser, J.C., 1988. Invertebrate and microbial associates.
- Stephen**, F.M., Dahlsten, D.L., 1976. The arrival sequence of the arthropod complex following attack by *Dendroctonus brevicomis* (Coleoptera: Scolytidae) in ponderosa pine. *Can. Entomol.* 108, 283–304.
- Stocker**, T.F., Qin, D., Plattner, G.K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, B., Midgley, B.M., 2013. IPCC, 2013: climate change 2013: the physical science

basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.

Strom, B. I., Goyer, R. a., Shea, P. j., 2001. Visual and olfactory disruption of orientation by the western pine beetle to attractant-baited traps. *Ent. Exp. Appl.* 100, 63–67.

Strom, B.L., Roton, L.M., Goyer, R.A., Meeker, J.R., 1999. Visual and semiochemical disruption of host finding in the Southern pine beetle. *Ecol. Appl.* 9, 1028–1038.

T

Taylor, L.R., 1963. Analysis of the effect of temperature on insects in flight. *J. Anim. Ecol.* 32, 99–117.

Thalenhorst, W. 1958. Grundzüge der populationsdynamik des grossen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Frankfurt, Sauerländer : 126 s.

Thompson, R.M., Beardall, J., Beringer, J., Grace, M., Sardina, P., 2013. Means and extremes: building variability into community-level climate change experiments. *Ecol. Lett.* 16, 799–806.

Turchin, P., Taylor, A.D., Reeve, J.D., 1999. Dynamical role of predators in population Cycles of a Forest Insect: An Experimental Test. *Science* 285, 1068–1071.

U

Ungerer, M.J., Ayres, M.P., Lombardero, M.J., 1999. Climate and the northern distribution limits of *Dendroctonus frontalis* Zimmermann (Coleoptera: Scolytidae). *J. Biogeogr.* 26, 1133–1145.

V

Vallet, E. 1981. Etude du dépérissement du pin sylvestre en région centre et des principaux ravageurs scolytidés associés: *Tomicus piniperda*, *Ips sexdentatus* et *Ips acuminatus* (Col. Scolytidae), Thèse, université d'Orléans.

Vallet, E., 1982. Données bio-écologiques récentes sur trois insectes ravageurs responsables du dépérissement du pin sylvestre en région Centre : *Tomicus piniperda*, *Ips acuminatus* et *Ips sexdentatus* (Col. Scolytidae). Bulletin de l'institut d'écologie appliquée 9, 3–41.

Vasseur, D.A., DeLong, J.P., Gilbert, B., Greig, H.S., Harley, C.D.G., McCann, K.S., Savage, V., Tunney, T.D., O'Connor, M.I., 2014. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 281, 2013–2612.

Vega, F.E., Blackwell, M., 2005. Insect-Fungal Associations: Ecology and Evolution. Oxford University Press.

W

Wainhouse, D., Ashburner, R., Ward, E., Boswell, R., 1998. The effect of lignin and bark wounding on susceptibility of spruce trees to *Dendroctonus micans*. J Chem Ecol 24, 1551–1561.

Wang, X.-G., Johnson, M.W., Daane, K.M., Nadel, H., 2009. High summer temperatures affect the survival and reproduction of olive fruit fly (Diptera: Tephritidae). Environ. Entomol. 38, 1496–1504.

Waring, R.H., Pitman, G.B., 1985. Modifying lodgepole pine stands to change susceptibility to mountain pine beetle attack. Ecol. 66, 889–897.

Warzée, N. (2005). Prey unpredictability and unfavourable host trees influence the spatial distribution of the polyphagous predator *Thanasimus formicarius* (L.), Coleoptera : Cleridae (Unpublished doctoral dissertation). Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences – Sciences biologiques, Bruxelles.

Warzée, N., Gilbert, M., Grégoire, J.-C., 2006. Predator/prey ratios: a measure of bark-beetle population status influenced by stand composition in different French stands after the 1999 storms. Ann. For. Sci. 63, 301–308.

Weber, B. C., et McPherson, J. E. 1983. Life history of the ambrosia beetle *Xylosandrus germanus* (Coleoptera: Scolytidae). Ann.Entomol. Soc. Am., 76 , 455–462.

Weed, A.S., Ayres, M.P., Bentz, B.J. 2015. Population dynamics of bark beetles, in Vega, F.E., Hofstetter, R.W. (Eds.), Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species, Elsevier, London, United Kingdom, pp. 157–208.

Wegensteiner, R., Weiser, J., 2004. Annual variation of pathogen occurrence and pathogen prevalence in *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) from the BOKU University Forest Demonstration Centre. J. Pest Sci. 77, 221–228.

Wermelinger, B., 2002. Development and distribution of predators and parasitoids during two consecutive years of an *Ips typographus* (Col., Scolytidae) infestation. J. Apl. Entomol. 126, 521–527.

Wermelinger, B., 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—a review of recent research. Forest. Ecol. Manag. 202, 67–82.

Wermelinger, B., Epper, C., Kenis, M., Ghosh, S., Holdenrieder, O., 2012. Emergence patterns of univoltine and bivoltine *Ips typographus* (L.) populations and associated natural enemies. J. Apl. Entomol. 136, 212–224.

Wermelinger, B., Obrist, M.K., Baur, H., Jakoby, O., Duelli, P., 2013. Synchronous rise and fall of bark beetle and parasitoid populations in windthrow areas. Agr Forest Entomol 15, 301–309.

Wermelinger, B., Seifert, M., 1998. Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L) (Col., Scolytidae). J. Appl. Entomol. 122, 185–191.

Wermelinger, B., Seifert, M., 1999. Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. Ecol. Entomol. 24, 103–110.

Weslien, J., 1992. The arthropod complex associated with *Ips typographus* Species composition, phenology, and impact on bark beetle productivity. J. Apl. Entomol. 114(3), 228–232

Weslien, J., 1994. Interactions within and between species at different densities of the bark beetle *Ips typographus* and its predator *Thanasimus formicarius*. Ent. Exp. Appl. 71, 133–143.

Weslien, J., Regnander, J., 1992. The influence of natural enemies on brood production in *Ips typographus* (Col. scolytidae) with special reference to egg-laying and predation by *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae). Entomophaga 37, 333–342.

Weslien, J., Schroeder, L.M., 1999. Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. Forest. Ecol. Manag. 115, 267–275.

Williams, D.W., Liebhold, A.M., 2002. Climate change and the outbreak ranges of two North American bark beetles. Agric. For. Entomol. 4, 87–99.

Wood, D.L., 1972. Selection and colonization of ponderosa pine by bark beetles. In: van Emden, H.F. (Ed.), *Insect/Plant Relationships*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 101–117.

Wood, S.L., 1982. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph.

Wood, S.L., 1986. A reclassification of the genera of scolytidae(Coleoptera) Great Basin Naturalist Memoirs 10, 1 –126.

Wright, L.C., Berryman, A.A., Gurusiddaiah, S., 1979. Host resistance to the fir engraver beetle, *Scolytus ventralis* (Coleoptera: Scolytidae): 4. Effect of defoliation on wound monoterpene and inner bark carbohydrate concentrations. *Can. Entomol.* 111, 1255–1262.

Z

Zhang, Q. H., et Schlyter, F. 2003. Redundancy, synergism, and active inhibitory range of non-host volatiles in reducing pheromone attraction in European spruce bark beetle *Ips typographus*. *Oikos*, 101, 299–310.

Zhang, Q.–H., Jakuš, R., Schlyter, F., Birgersson, G., 2003. Can *Ips typographus* (L.)(Col., Scolytidae) smell the carrion odours of the dead beetles in pheromone traps? Electrophysiological analysis. *J. Apl. Entomol.* 127, 185–188.

Zolubas, P., Byers, J.A., 1995. Recapture of dispersing bark beetle *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in pheromone–baited traps: regression models. *J. Apl. Entomol.* 119, 285–289.

Zumr, V., 1992. Dispersal of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) in spruce woods1. *J. Apl. Entomol.* 114, 348–352.

Rôles de la compétition intraspécifique, des ennemis naturels et de la température dans la modulation des pullulations d'*Ips sexdentatus* (Börner)

RESUME.

Chez les scolytes (Curculionidae : Scolytinae) réalisant des pullulations éruptives, les processus conditionnant l'intensité et la durée des pullulations sont généralement mal connus. Nous avons étudié trois facteurs susceptibles de moduler les pullulations d'*Ips sexdentatus* (Börner) : la compétition intraspécifique, les ennemis naturels et la température. Les densités de colonisation et le seuil critique de densité d'attaques sur arbres ont été estimés lors d'une pullulation, et les effets de ces densités sur la productivité et la fitness des insectes ont été mesurés en laboratoire. L'entomofaune associée au scolyte a été étudiée dans des peuplements de pins présentant différents niveaux de dégâts de l'insecte. Les effets thermiques ont été estimés via des élevages à différentes températures. Les densités de colonisation sur arbres, ou celle correspondant à la valeur du seuil critique, ont fortement affecté la productivité et la fitness d'*I. sexdentatus*. L'entomofaune associée était peu sensible aux niveaux de population du scolyte, dont la productivité a cependant été réduite par la durée d'exposition aux ennemis naturels. L'estimation des besoins thermiques de l'espèce a permis de calculer qu'un réchauffement de 1°C augmenterait les effectifs et permettrait l'apparition d'une troisième génération annuelle, tout en réduisant la fitness des insectes. La compétition intraspécifique serait un facteur critique de régulation des pullulations d'*I. sexdentatus* alors que les ennemis naturels joueraient un rôle plus secondaire. Une élévation de température pourrait aggraver les pullulations mais aussi réduire la fitness des insectes et augmenter la compétition intraspécifique.

Mots clés : scolytes, *Pinus pinaster*, dynamique des populations, facteurs de régulation, communautés d'insectes, rétrogradation, réchauffement climatique

Influence of intraspecific competition, natural enemies, and temperature on the modulation of the outbreaks of *Ips sexdentatus* (Börner)

ABSTRACT.

For eruptive bark beetles (Curculionidae: Scolytinae), the processes affecting the intensity and duration of outbreaks are generally poorly known. We have investigated three factors that may affect the population dynamics of *Ips sexdentatus* (Börner), namely the intraspecific competition, the natural enemies and the temperature. Colonization densities and the critical threshold of attack densities on trees have been estimated during an outbreak. How such densities affected the productivity and fitness of the beetles has been evaluated under laboratory conditions. The insect community associated with the bark beetle has been characterized in pine stands exhibiting different damage levels. To assess the thermal effects, the insects have been reared at different temperatures. Colonization densities on trees, or equivalent to the critical threshold of attacks, dramatically affected both the productivity and fitness of *I. sexdentatus*. The associated fauna was loosely related to the population levels of the bark beetle, although the duration of the exposure to the natural enemies affected its productivity. The assessment of thermal requirements allowed calculating that an average warming of 1°C during the activity period would increase the population levels and number of generations per year, but also decrease the beetles' fitness. Intraspecific competition is probably a critical regulating factor for *I. sexdentatus*, while natural enemies would rather play a secondary role. A temperature increase could aggravate the outbreaks, but this could be counterbalanced by a fitness reduction and an increase of intraspecific competition.

Keywords: bark beetles, *Pinus pinaster*, population dynamics, regulatory factors, insect communities, outbreak decline, global warming.